

Über einige Actinotrochen der norwegischen Fjorde.

Von

Dr. Alexander Schepotieff

(St. Petersburg).

Mit Tafel V und VI.

Die Actinotrochen treten im Plancton der norwegischen Fjorde gewöhnlich nur zufällig auf (SELYS LONGCHAMPS 1902, S. 565); *Phoronis* ist dort sogar noch niemals beobachtet worden. Unter den von mir untersuchten Actinotrochen aus der Umgebung von Bergen haben sich zwei streng voneinander geschiedene Formen unterscheiden lassen. Die erste oder die Form A (Taf. V, Fig. 1) hat geringe Dimensionen, einen ansehnlichen Präorallappen (*Prlp*), einen wenig gestreckten Rumpf (*Rf*) und 24 Tentakel (*T*), die in Gestalt eines nach der Ventralseite sehr stark gedehnten Ringes angeordnet sind; die Halsregion (*Hr*) nimmt mindestens ein Drittel des ganzen Körpers ein. Die zweite oder die Form B (Taf. V, Fig. 2) hat sehr beträchtliche Dimensionen, einen großen cylindrischen Körper, 38 Tentakel (*T*), die doppelt so fein sind, als bei der vorigen Form und einen kleinen Präorallappen (*Prlp*), der an konservierten Exemplaren stets zurückgebogen ist. Ihre Halsregion (*Hr*) ist schmal und der Tentakelring horizontal angeordnet.

Augenblicklich lassen sich noch nicht alle verschiedenen Formen von *Actinotrocha* genau feststellen, denn aller Wahrscheinlichkeit nach hat jede einzelne Species von *Phoronis* ihre eigne Form von *Actinotrocha*. Da diese sich mit dem Wachstum verändert (es wächst die Zahl der Tentakel, es ändert sich die Form der Präorallappen und des Rumpfes, die Größe des Körpers usw.) so müssen, bevor die Entwicklung aller einzelnen Arten von *Phoronis* bekannt ist, alle Discussionen darüber (SCHNEIDER, 1861, 1862; COBBOLD, 1858; CLAPARÈDE, 1862; CONN, 1885; CUNNINGHAM, 1886; SHRUBSOLE, 1886; McINTOSH, 1886; MEEK, 1892) ohne Halt bleiben. Überdies ist auch

die Zahl der Arten von *Phoronis* ungeachtet der langen Reihe von Gelehrten, die sich damit abgegeben haben (wie STRETHILL WRIGHT, 1856; DYSTER, 1858; MCINTOSH, 1881; HASWELL, 1882; ROULE, 1896; DALLA TORRE, 1889; CORI, 1891; ANDREWS, 1890; OKA, 1897; TORREY, 1901; SELYS LONGCHAMPS, 1904¹) noch nicht zuverlässig konstatiert.

Ungeachtet der umfangreichen Literatur bleibt die Kenntnis der Organisation von *Actinotrocha* noch unbefriedigend. Unter den heutigen Forschern herrscht selbst über Bau und Bedeutung der wichtigsten Organe Meinungsverschiedenheit. Obschon *Actinotrocha* schon seit 1846 bekannt ist, beginnt unsere Bekanntschaft mit ihrer Organisation doch erst mit den Forschungen von CALDWELL (1885) und besonders von MASTERMAN (1896, 1897), und alle übrigen Untersuchungen früherer Zeit können gegenwärtig nur noch auf historische Bedeutung Anspruch machen. Bekanntlich erregten die Arbeiten MASTERMANS große Aufmerksamkeit und erweckten das Interesse für *Actinotrocha*, die in der Folge von einer ganzen Reihe Gelehrter studiert worden ist, wie IKEDA (1901), ROULE, MENON (1902), GOODRICH (1903), SELYS LONGCHAMPS (1902, 1904²), SCHULZ (1903²). Dadurch wurde eine lebhaft Polemik hervorgerufen, die damit zum Abschluß gelangte, daß fast alle Behauptungen MASTERMANS widerlegt wurden. Aber auch die Resultate jener Gelehrten stimmen in vielen Dingen miteinander nicht überein. Insbesondere stehen zahlreiche Ergebnisse von ROULE (1896, 1899¹, 1899², 1900¹, 1900², 1900³, 1900⁴, 1901) in direktem Widerspruch sowohl mit den Angaben der meisten übrigen oben erwähnten Forscher, als auch mit meinen eignen. Den Untersuchungen ROULES liegt aller Wahrscheinlichkeit nach sehr schlecht erhaltenes Material zugrunde. In jedem Falle entbehren sie für weitere Betrachtungen wesentlicher Bedeutung.

Die innere Gestaltung beider Formen (A und B) ist, abgesehen von einer gewissen Verschiedenheit in der relativen Größe der Organe, absolut identisch und deshalb kann bei der Besprechung der verschiedenen, den inneren Bau betreffenden Fragen die äußere Form nicht in Betracht kommen.

Die bis jetzt nicht ganz klaren Seiten der Organisation von *Actinotrocha* sind folgende:

1) Die Körperhöhlen und die Zahl der Segmente. Bekanntlich sind alle Angaben von MASTERMAN, der bestrebt war, im Bau der Höhlen eine Identität zwischen den Phoroniden und den Enteropneusten und den Pterobranchiern (*Rhabdopleura*, *Cephalodiscus*)

nachzuweisen (1896, 1897, 1901, 1902), von den späteren Forschern vollkommen widerlegt worden.

Die Forschungen von IKEDA (1901) haben vor allen Dingen dargetan, daß das erste Querseptum MASTERMANS nicht ein zusammenhängendes Septum ist und daß infolgedessen die Höhle des Präoralappens mit der der Halsregion unmittelbar komuniziert: im Körper der *Actinotrocha* gibt es nur ein Querseptum, das die Rumpfhöhle von der der Halsregion trennt, d. h. das zweite Septum MASTERMANS. Außerdem existiert nur noch eine, überdies nicht vollständige Teilung der Höhle des Rumpfes in eine rechte und eine linke Hälfte durch ein ventrales Mesenterium. Das Medianseptum der Halsregion fehlt gänzlich. Somit gibt es nur zwei Abteilungen der Körperhöhle, eine »präseptale« und eine »postseptale«, und diese sind dabei nicht gleichen Ursprungs; nur die Rumpfhöhle ist cölomatisch, während die präseptale bei der Metamorphose in das Blutgefäß der *Phoronis* übergeht und also das Blastocöl darstellt.

MENON (1902) nähert sich mehr der Ansicht MASTERMANS, indem er die Existenz zweier Quersepten zugibt, die beiden Höhlen aber nicht als gleichartig betrachtet: nur die Rumpfhöhle bezeichnet er als cölomatisch, die des Präoralappens als »präseptal hämocöl«.

Die Forschungen von GOODRICH (1903) haben gezeigt, daß abgesehen von dem dem Präoralappens und der Halsregion gemeinsamen Blastocöl im Körper der *Actinotrocha* zwei Cölome vorhanden sind, das Cölom des Rumpfes mit ventralem Mesenterium und das Cölom der Halsregion, das im Querseptum an der Dorsalseite liegt und die Halsregion in Gestalt eines unvollständigen Ringes hufeisenförmig umfaßt. Dieses Halsregioncölom bildet am Basalteile jedes Tentakels kurze Vorsprünge und ist, da es kein Medianseptum besitzt, unpaarig. Der Umstand, daß zwischen dem Präoralappens und der Halsregion ein unvollständiges Septum besteht, bringt ihn auf die Vermutung, die Höhle des Präoralappens sei mit der der Halsregion oder dem Blastocöl sekundär in Verbindung getreten, so daß man bei *Actinotrocha* die Präoralappenhöhle von den übrigen unterscheiden könne.

Aus einer Reihe von Querschnitten (Taf. V, Fig. 6 u. 7; Taf. VI, Fig. 5—8) und Längsschnitten (Taf. V, Fig. 5), kann man sehen, daß das erste Querseptum MASTERMANS ein Bündel Muskelfibrillen darstellt (*Mf* und *Mf'* der Figuren), die von der Dorsalwand des Körpers, vom Cerebralganglion (*Cgl*) durch die Körperhöhle bis zur Ventralwand des Präoralappens gehen, wo sie sich unmittelbar vor der Mundöffnung (*M*) anheften. Sie sind in einem Halbkreise von hinten

dorsal nach vorn ventral geneigt, so daß in einem Querschnitte unter dem Cerebralganglion nur ihre proximalen Teile sichtbar sind (Taf. V, Fig. 7), was zur Folge hat, daß man das von ihnen umfaßte Gebiet (*Btc*) leicht für eine geschlossene Blase oder einen Sinus ansehen kann, was auf einem Irrtum beruht. Das Vorhandensein eines besonderen Septums oder der Spuren eines solchen zwischen der Höhle des Präorallappens und der der Halsregion muß in Abrede gestellt werden. Wie Fig. 1—4, Taf. VI zeigen, ist fast die ganze vordere Partie der Präorallappenhöhle von Mesenchym erfüllt (*Mes*), das in der Richtung nach jenem oben erwähnten Faserbündel (Taf. VI, Fig. 5—8 *Mf*, *Mf'*) hin allmählich verschwindet oder nur an den Rändern des Präorallappens erhalten bleibt (*Mes*, Taf. VI, Fig. 5—10). Die vor dem kräftig ausgebildeten zwischen Halsregion und Rumpf liegenden Querseptum (*q'*, Taf. V, Fig. 9—12 und 16; Taf. VI, Fig. 11—18) befindliche Körperhöhle zeigt nicht eine Spur von einem Medianseptum oder einem Peritonealepithel. Folglich ist sie nicht cölomatisch, sondern sie ist, da darin Blutzellenkomplexe (*Bx* u. *Bx'*, Taf. V, Fig. 3; Taf. VI, Fig. 15—18) vorhanden sind und sie mit den Blutgefäßen in Verbindung steht, als Rest der primitiven Körperhöhle aufzufassen (*Btc*, Taf. V, Fig. 3—7, 9—10, 12 u. 14; Taf. VI, Fig. 4—18).

Die vordere cölomatische Höhle (*vC*, Taf. V, Fig. 3, 4, 12, 14, 15; Taf. VI, Fig. 16—19) liegt im vorderen Teile des Querseptums (*q¹—q²*, Taf. V, Fig. 12) und bildet bis zur halben Länge jedes Tentakels eine Blindtasche (*Tc*, Taf. V, Fig. 8 u. 12). Sie schließt sich an der Dorsalseite des Körpers zu einem fast vollen Ringe, indem ihre beiden Hälften nur durch einen schmalen Zwischenraum getrennt sind.

Die hintere cölomatische Höhle des Körpers (*hc*, Taf. V, Fig. 3, 4, 9, 10, 12, 15, 16; Taf. VI, Fig. 12—14), die eine sog. Inaginationstasche (*Invt*, Taf. V, Fig. 16; Taf. VI, Fig. 15—23) und den Entodermalteil des Darmkanals einschließt, ist durch ein ventrales Mesenterium in zwei Teile geteilt, aber nicht vollständig, denn das Mesenterium beginnt etwas unterhalb des Querseptums (*vMes*, Taf. VI, Fig. 21—24) und läßt einen freien Raum übrig.

Wie aus diesem Überblick hervorgeht, entspricht die Zahl der Segmente bei den Actinotrochen nicht der äußeren Dreiteilung des Körpers: es lassen sich nur zwei Segmente nachweisen, die nicht einmal mit der äußeren Teilung zusammenfallen.

2) Die »proboscis pores« MASTERMANS. Die von MASTERMAN (1897) beschriebenen Poren des Präorallappens, die zu beiden Seiten

des Cerebralganglions liegen und die Höhle des Präorallappens mit der Außenwelt in Verbindung setzen sollen, haben sich der Beobachtung aller späteren Forscher, darunter auch der meinigen, entzogen. Da einerseits die Vorderpartie des Präorallappens mit Parenchym ausgefüllt ist und andererseits die hintere unmittelbar mit dem Blastocöl kommuniziert, so erscheint die Existenz solcher Poren sogar theoretisch unmöglich.

3) Die Nephridien. Schon im Jahre 1847 hatte WAGENER (1847) in der Halsregion eigentümliche Gebilde entdeckt, die CALDWELL (1885) zuerst als geschlossene Nephridien bezeichnet hatte, deren Enden mit besonderen Excretionszellen besetzt sind. Nach MASTERMAN (1897) ist ein Paar offener Nephridien vorhanden. IKEDA (1901) und SELYS LONGCHAMPS (1902) haben darauf nachgewiesen, daß die Nephridien nicht offen, sondern geschlossen sind. Allein erst seit der Veröffentlichung der Untersuchungen GOODRICHS (1903) und seiner Entdeckung der Solenocyten bei *Actinotrocha* ist es klar geworden, daß in der Halsregion der Actinotrochen ein Paar mit Solenocyten ausgestattete Protonephridien vorhanden sind, die sich hinter dem Querseptum an beiden Seiten des Körpers öffnen (Fig. 11, Taf. V auch Taf. VI, *Sol* Fig. 16 u. 17, *Prn* Fig. 18, *Prnk* Fig. 17—20). Doch sind diese nicht einfach, sondern an den inneren Enden verzweigt. Auf Fig. 9, 10 und 11, Taf. V sind vier besondere dicht mit Solenocyten (*Sol*) besetzte Erweiterungen (*Prn*¹—*Prn*⁴) sichtbar, deren Höhlungen außerhalb jeder Verbindung mit den Körperhöhlen stehen. Indem diese Erweiterungen zunächst zu zwei (*Prng*¹, *Prng*², Fig. 11, Taf. V), dann zu einem (*Prng*) sich allmählich verengernden Stamm verschmelzen, vereinigen sich auch ihre Höhlungen zu einem gemeinsamen Ausführungsgang (*Prnk*, Fig. 9 u. 10). Die Enderweiterungen und die paarigen Stämme liegen frei im Blastocöl und erst, nachdem sie zu einem Stamm verschmolzen sind, tritt das Protonephridium mit dem Querseptum (*q*¹) in Berührung. Der gemeinsame Ausführungsgang hat die Gestalt eines kurzen Kanals, der in der Richtung nach der Oberfläche des Körpers enger wird. Die Blutzellen des Blastocöls stehen an den von mir untersuchten Exemplaren in keiner Berührung mit den Solenocyten.

4) Die Notochorda. Nach MASTERMAN (1896, 1897) besitzen die Actinotrochen eine unpaarige »subneural gland« oder ein Homologon des Eicheldarms der Enteropneusten in Gestalt einer Ausstülpung der Oesophaguswand, nach vorn im Präorallappen im Bereiche des Querseptums. Die Existenz eines ähnlichen Organs hat schon

MENON erkannt, der es nicht mit dem Eicheldarm sondern mit der Chorda der Vertebraten verglich. Nach IKEDA, SELYS LONGCHAMPS (1902, 1904²) und GOODRICH kann man zuweilen an der Stelle des Darmkanals, der dem Eicheldarme der Enterozneusten entspricht, Falten beobachten, allein da an diesen keinerlei histologische Veränderung im Vergleich mit den übrigen Partien des Oesophagus bemerkbar ist, müssen sie als Zufälligkeiten betrachtet werden. Von einer Ähnlichkeit dieser Falten, sowie auch der Längsfalte an der Ventralwand des Präorallappens, die von der Mundöffnung nach vorn verläuft und sich ziemlich weit in den Körper erstreckt (*Kf*, Taf. VI, Fig. 1—4), mit der Notochorda der Pterobranchier oder der Enterozneusten kann natürlich keine Rede sein.

5) Die »oral and atrial grooves« MASTERMANS. Nach MASTERMAN (1897) gibt es bei *Actinotrocha* zwei Paar Vertiefungen oder Rinnen in der Körperoberfläche, die zur Mundöffnung führen. Man kann sie als Rudimente der Kiemenspalten auffassen. Ihre Existenz ist indes von allen übrigen Forschern in Abrede gestellt worden und auch ich habe sie nicht entdecken können. Bei der Konservierung entstehen häufig an der Oberfläche des Körpers von *Actinotrocha* zahlreiche Fältchen, die in der Halsregion radial von der Mundöffnung auszugehen pflegen. Zur Zahl solcher Gebilde gehören auch die »oral and atrial grooves«.

6) Die vacuolisierten Blindtaschen. Die Vorderpartie des Magens bildet bei *Actinotrocha* ein Paar Blindtaschen (seltener eine unpaarige) die an der Ventralseite oder lateral im Blastocöl liegen (*rv.Bdt*, Taf. V, Fig. 4; *rv.Bdt* und *lv.Bdt*, Taf. V, Fig. 3; Taf. VI, Fig. 10—13). Diese Blindtaschen, die auch an Totalpräparaten erkennbar sind, sind schon von MÜLLER im Jahre 1846 bemerkt und als paarige Blinddärme bezeichnet worden (MÜLLER, 1846). Ihr Bau unterscheidet sich scharf von dem des übrigen Darmkanals, da ihre Wandungen aus vacuolisiertem oder blasigem Gewebe bestehen. GEGENBAUR (1854) bezeichnete diese Gebilde als »Haufen der Leberzellen«, WAGENER (1847) als »Leberblinddärme«, CLAPARÈDE (1863) als dunkle Massen mit Vacuolen, METSCHNIKOFF (1869, 1871) als braune Protuberanzen, und WILSON (1880, 1881) als drüsige Lappen des Magens. MASTERMAN (1897) hat ihnen eine ganz andre Bedeutung zugeschrieben, indem er sie auf Grund der Vacuolisation ihrer Zellen als paarige Chordarudimente »Diplochorden« oder »Pleurochorden« bezeichnete. Diese fanden bei den Zoologen (HARMER, 1897, SELYS LONGCHAMPS, 1904²) sehr skept-

tische Aufnahme. IKEDA fand, ohne zu einer bestimmten Vorstellung von ihrer Bedeutung zu gelangen, nur eine unpaarige ventrale Blindtasche, deren Lage allen Begriffen von einer Chorda widersprach. MASTERMAN hat meines Erachtens vor allen Dingen außer acht gelassen, daß bei *Cephalodiscus* das ähnliche Gebilde im Oesophagus liegt — ist also ectodermalen Ursprungs — und nicht im Magen und daß es in untrennbarem Zusammenhange mit den Kiemenspalten steht, deren Wände einen ganz ähnlichen histologischen Aufbau aus blasig-vacuolisiertem Gewebe zeigen, wie die Pleurochorden (MASTERMAN, 1897, SCHEPOTIEFF, 1905²), daß diese also nichts anderes darstellen als die respiratorische Partie des Oesophagus von *Cephalodiscus*. Ebenso sind auch bei *Rhabdopleura* die ähnlichen Gebilde nichts weiter, als die Fortsetzungen der Kiemerinnen an der inneren Oberfläche des Oesophagus (SCHEPOTIEFF, 1905¹), d. h. sie stehen ebenfalls mit der respiratorischen Funktion dieses Organs im Zusammenhang. Bei *Actinotrocha* liegen sie nicht im Oesophagus, sondern im Magen und ventral und verschmelzen sogar ausnahmsweise bei einigen Formen zu einer ventralen Protuberanz. Abgesehen davon, daß sie bei *Actinotrocha* auf der der Notochorda entgegengesetzten Körperseite liegen, stehen sie bei den Pterobranchiern mit der Entstehung der Kiemenspalten im Zusammenhang und es ist demnach klar, daß sie nichts mit den Chordarudimenten zu schaffen haben. Die »Diplochorden« verdienen also keine Beachtung.

Den Bau dieser Gebilde sieht man auf Fig. 13 u. 14, Taf. V. An allen Exemplaren der beiden von mir untersuchten Formen waren sie paarig und lagen auf der Ventralseite des Körpers (*rv.Bdt* und *lv.Bdt*, Taf. VI, Fig. 10 u. 11). Ihre Zellen zeigen eine bestimmt ausgesprochene Vacuolisation, meistens jedoch nur an der äußeren Oberfläche der Ausstülpungen, während ihre Innenfläche, namentlich in der proximalen Hälfte, sehr häufig eine Schicht Protoplasma bewahrt. Die Kerne der Zellen sind mehrschichtig angeordnet und ziemlich klein im Vergleich mit denen der übrigen Teile des Magens. Die Vacuolen (*Zr*) selbst erscheinen zuweilen kugelförmig, haben jedoch meist im optischen Durchschnitt polygonalen Umriss. Die Grenzen zwischen ihnen zeigen sich auf dem Querschnitte als feine scharf markierte Linien, an deren Kreuzungspunkten die Kerne verstreut sind. Was für diese Ausstülpungen besonders charakteristisch ist, das ist ihre in Beziehung auf die übrigen Teile des Magens sehr bestimmte Begrenzung. Ähnlich, wie bei den Oesophagusausstülpungen der Pterobranchier macht sich bei ihnen kein allmählicher Übergang bemerkbar

und bei der Vereinigung mit den Magenwänden hat die Vacuolisation der Zellen unvermittelt ein Ende.

Bekanntlich treten diese Ausstülpungen relativ spät auf und verschwinden bei der Metamorphose der *Actinotrocha*, ohne in irgend ein Organ der *Phoronis* überzugehen.

Wie aus den Figuren ersichtlich ist, fallen diese Gebilde in ihrem Bau, sowie in ihrer ventralen, zum Teil lateralen Lage zum Darmkanal bis in die feinsten Details mit den Kiemenspalten des *Cephalodiscus* zusammen (s. WILLEY, 1899). Das einzelne Hindernis für die Vergleichung dieser Blindtaschen mit den Rudimenten der Kiemenspalten der Pterobranchier besteht darin, daß sie nicht im Oesophagus, in der ectodermalen Darmpartie, sondern im Magen, im endodermalen Darm liegen.

7) Das Gefäßsystem. Vor MASTERMAN ist die vollständigste Beschreibung des Blutgefäßsystems von CALDWELL (1885) geliefert worden, der, abgesehen von den bereits mehrfach erwähnten Blutzellenkomplexen im Blastocöl (*Bx*, der Figuren) eine Reihe von Gefäßen unterscheidet, die nach seiner Auffassung kein geschlossenes System bilden, sondern mit der Höhle der vorderen Körperpartie kommunizieren.

Nach MASTERMAN (1897) dagegen ist der ganze Blutumlauf geschlossen und besteht aus einem System zahlreicher miteinander kommunizierender Sinus.

Die späteren Untersuchungen haben indes den Angaben MASTERMANS keine Bestätigung gebracht, während die CALDWELLS an Wahrscheinlichkeit gewonnen haben. Nachdem IKEDA (1901) zuerst bemerkt hatte, daß bei der Metamorphose die Leibeshöhle der vorderen Körperhälfte der *Actinotrocha* in ein ringförmiges Blutgefäß der *Phoronis* übergeht, machte er darauf aufmerksam, daß das übrige Circulationssystem, von dem er übrigens nur ein Dorsalgefäß gefunden hat, in direkter Verbindung mit dieser Höhle steht und nicht geschlossen ist. Der ihm entgangene Perianalring ist von MENON und GOODRICH entdeckt worden. Außerdem hat SELYS LONGCHAMPS (1904), abgesehen von dem einen Dorsalgefäß, noch ein längs der linken Seite des Darmkanals verlaufendes laterales nachgewiesen.

Wie die in Fig. 12—19, Taf. VI abgebildete Serie von Querschnitten erkennen läßt, verläuft das Dorsalgefäß (*Dg*, Taf. V, Fig. 3 und 16; Taf. VI, Fig. 12—19), von einer dicken Zellschicht des Peritonealepithels umgeben (*Pep*), vom ersten Querseptum (*q'* der

Figuren) bis zum Hinterende des Magens und ist schwer zu übersehen, während das Lateralgefäß (*Sg*, Taf. V, Fig. 3 u. 16; Taf. VI, Fig. 14—17) viel kürzer ist und nur längs der vorderen Magenwand verfolgt werden kann. Dieses Gefäß liegt rechts von jenem und sehr nah dabei, so daß gewöhnlich die Schicht von Peritonealepithelzellen beide bedeckt. Im Querschnitte haben beide Gefäße gewöhnlich halbmondförmigen Umriß.

Außer diesen Gefäßen kann man noch am hintersten Körperende längs dem Perianalwimperring den Perianalring (*Perr*, Taf. V, Fig. 3) erkennen.

8) Das Nervensystem. Durch die späteren Forschungen ist es nachgewiesen worden, daß die Mehrzahl der von MASTERMAN (1897) beschriebenen zahlreichen Nerven nur Komplexe des subepithelialen Nervenplexus sind. IKEDA (1901) hat außer diesem nur noch ein Cerebralganglion (*Cgl*, Taf. V, Fig. 5—7; Taf. VI, Fig. 5 und 6), eine Reihe von Nervenfibrillen an den Rändern des Präoralappens und zwischen dem Cerebralganglion und der Scheitelplatte konstatieren können. Die übrigen Nerven MASTERMANS sind vom Nervenplexus nicht zu unterscheiden. Die Existenz eines Neuroporus hat MASTERMAN selbst in seinen späteren Abhandlungen (1901, 1902) wieder in Abrede gestellt. Die Untersuchungen von SCHULZ (1903²) über die Regeneration des Präoralappens bei einer kurz vor der Metamorphose stehenden *Actinotrocha* haben indes gezeigt, daß hinter dem Cerebralganglion die Bildung einer besonderen Vertiefung im Epithel erfolgt, deren Zellen sich in Nerven-elemente verwandeln.

9) Die Scheitelplatte. Was die in der Mitte des Präoralappens liegende Scheitelplatte betrifft, so stellt sie ein typisches Sinnesorgan dar, eine centrale Verdickung der Dorsalwand des Präoralappens, worin der subepitheliale Nervenplexus besonders kräftig ausgebildet ist (*Sch*, Taf. V, Fig. 5; Taf. VI, Fig. 3). An der Oberfläche bilden die länglichen Zellen des über dem Plexus liegenden Cylinderepithels sehr lange Wimpern.

10) Die Tentakel (*T*, Taf. V, Fig. 1 u. 2; Taf. VI, Fig. 10 usw.). Der seiner Lage und der Zahl der Einzeltentakel nach bei den verschiedenen Actinotrochenarten so mannigfaltig gestaltete Tentakelring entspricht zum Teil im allgemeinen dem Typus des Lophophors der Pterobranchier oder der Phylactolämaten: die Tentakel stellen hohle Ausstülpungen der Körperwand dar, in die außer der Fortsetzung des Blastocöls (*Tbl*, Taf. V, Fig. 8 u. 12; Taf. VI, Fig. 10) bis

zu ihrer halben Länge auch noch Ausstülpungen des Halsregion-cölooms (vorderes Cölom) eindringen (*Tc*, Taf. V, Fig. 8 u. 12).

Wie Fig. 8, Taf. V, zeigt, haben die Tentakel im Querschnitt einen länglichen, polygonalen Umriß. Ihre Ventralseite besteht aus sehr hohem cylindrischen Flimmerepithel mit verlängerten Kernen (*T ν*), die Dorsalseite aus sehr niedrigem, flachem Epithel. In der Mitte bildet dieses innen eine geringe Verdickung (*Vd*), eine innere Längsfalte. Eine Bewimperung fehlt an der Dorsalseite.

Von den übrigen Körperteilen der *Actinotrocha* zerfällt der Darmkanal in

a. den ectodermalen Oesophagus (*Oe*, Taf. V, Fig. 4, 5, 7 u. 14; Taf. VI, Fig. 7—14),

b. den sackförmigen Magen (*Mg*, Taf. V, Fig. 2—4, 9, 10, 13, 14 und 16; Taf. VI, Fig. 12—18) mit den beiden ventralen vacuolisierten Blindtaschen,

c. den Mitteldarm (*Md*, Taf. V, Fig. 2 u. 4; Taf. VI, Fig. 19 u. 20), der bei der Form B schmaler und länger ist als bei der Form A,

d. die besondere Erweiterung des Darmes in der hinteren Rumpfpartie (*Der*, Taf. V, Fig. 2 u. 4; Taf. VI, Fig. 21) und

e. den kurzen, schmalen Enddarm (*Ed*, Taf. V, Fig. 4; Taf. VI, Fig. 22—24).

Die erwähnte Erweiterung (*Der*) ist stets an allen von mir beobachteten Actinotrochen, auch auf Totalpräparaten, sehr deutlich sichtbar.

An allen Exemplaren treten in den seitlichen Magenwänden, gewöhnlich in der hinteren Partie des Magens zwei, seltener eine äußere oder innere Verdickung auf. Diese sehen wie solide Anhänge aus, deren Inneres eine Anzahl blasiger Gebilde enthält, die zwischen den stark ausgedehnten Zellen der Magenwände unregelmäßig zerstreut sind (Taf. V, Fig. 17). Diese Gebilde sehen entweder wie ovale Gebilde aus, die ein Aggregat von Alveolen darstellen, worin sich ein oder zwei Kerne in verschiedenen Stadien der Teilung befinden (*iE*), oder wie stark verlängerte Aggregate von Alveolen, in denen sich mehrere verlängerte, stark färbbare kernähnliche Körper befinden (*iE'*). Diese Gebilde gehören, meiner Ansicht nach, trotz ihrer Häufigkeit (man kann ähnliche Gebilde teilweise auf Figuren von IKEDA oder SELYS LONGCHAMPS¹ finden), zu den pathologischen Erscheinungen, die wahrscheinlich durch Anwesenheit einiger Ent-

¹ Z. B. SELYS LONGCHAMPS, 1904, Pl. I, Fig. 18; Pl. II, Fig. 50 (neben *Est*); Pl. V, Fig. 110.

wicklungsstadien von Sporozoen hervorgerufen sind. Das Auffallendste bei ihnen ist ihre regelmäßige Anwesenheit an ein und derselben Stelle bei vielen von mir untersuchten Exemplaren.

Die übrigen Körperteile der *Actinotrocha*, wie das Muskelsystem (*Mf* der Figuren), der Perianalring (*Perr*), der Bau der Körperwand, sowie der ventralen Invaginationstasche (*Invt*), die eine so bedeutsame Rolle bei der Metamorphose spielt, sind schon von den Vorgängern MASTERMANS sehr genau beschrieben worden.

Wie aus diesem Überblick hervorgeht, sprechen die hervorstechendsten Züge in der Organisation der *Actinotrocha*, die Existenz des Blastocöls in der vorderen Partie des Körpers, das Vorhandensein zweier ungleich großer Cölome, die Protonephridien und das vollständige Fehlen der Notochorda entschieden gegen die Zulässigkeit des Vergleichs zwischen *Actinotrocha* und den Pterobranchiern (und den Enteropneusten) (s. McINTOSH, 1887), die hauptsächlich nur auf Grund der Angaben MASTERMANS möglich erscheinen konnte. Das einzige, beiden Gruppen gemeinsame Merkmal sind die nach einem übereinstimmenden Plane angeordneten Tentakel und vielleicht auch das Vorhandensein der Kiemenspaltenrudimente.

Aus diesem Grunde scheint mir die frühere Anschauung HATSCHEKS (1888), wonach die *Actinotrocha* eine Modifikation der *Trochophora* darstellte, der Wahrheit am nächsten zu kommen (s. auch SCHULZ 1904²). Zugunsten dieser Auffassung läßt sich das Vorhandensein der Scheitelplatte, des Perianalwimperringes, des Präoral-lappens, der Protonephridien, des Blastocöls oder der primären Leibeshöhle in der vorderen Körperpartie, sowie die Lage der Cölome in der hinteren anführen. Die rudimentären Kiemenspalten (?) oder die ventralen vacuolisierten Blindtaschen können kein Hindernis für die Annäherung zwischen *Actinotrocha* und *Trochophora* bilden, da sie erst spät auftauchen und bei der Metamorphose verloren gehen.

Wie ich schon mehrere Male in meinen Berichten über die Organisation von *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* erwähnt habe (SCHEPOTIEFF, 1904, 1905¹, 1905²), steht *Phoronis* nach ihrem Gesamtbau (nicht nach dem Bau ihrer Larve) den Bryozoen *Phylactolaemata* einerseits, den Pterobranchiern andererseits am nächsten. Etwas entferntere Beziehungen bestehen zwischen ihr und den Brachiopoden (BLOCHMANN, 1892). Sie gehört also zu den oligomeren Formen, die alle wegen ihrer Beziehungen zu den Pterobranchiern auch untereinander in einer gewissen Verwandtschaft stehen und eine Gruppe

der »Triarticulata« (SCHIMKEWITSCH, 1892) bilden. Diese Beziehungen lassen sich in folgendem Schema darstellen:

oligomere Tierformen . .	{	typische Triarticulata . .	{	Enteropneusta
				Pterobranchia
		modifizierte Triarticulata	{	mit Epistom
	mit Schale .	Ectoprocta		
				Brachiopoda

Als Gruppen, die den Oligomeren nahe stehen, aber untereinander in keinem Falle verwandt sind, kann man bezeichnen einerseits die Chaetognatha, anderseits die Endoprocta.

Bei allen diesen Formen, bei welchen die Entwicklungsgeschichte bekannt ist, kann der Bau ihrer freischwimmenden Larven (*Cyphonautes*, *Tornaria*, Brachiopodenlarven usw., auch *Actinotrocha*) auf den allgemeinen Typus der *Trochophora* zurückgeführt werden. Durch das Vorhandensein des Tentakelkranzes weicht jedoch die *Actinotrocha* von diesen Larven bedeutend vom *Trochophora*-Typus ab.

St. Petersburg, im Januar 1906.

Literatur.

1890. E. ANDREWS, On a new american species of the remarkable animal Phoronis. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. V.
1892. F. BLOCHMANN, Über die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden. Archiv Naturg. Mecklenbg. Rostock.
1885. W. CALDWELL, Blastopore, mesoderm and metameric Segmentation. Qu. Journ. Micr. Sc. Vol. XXV.
1863. E. CLAPARÈDE, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere usw. Leipzig.
1858. T. COBBOLD, On a probably new species or Form of Actinotrocha from the Firth of Forth. Trans. micr. Soc. Vol. VI.
1885. H. CONN, Marine Larvae and their Relations to Adults. Biol. Lab. J. Hopk. Univ. Vol. III.
1891. J. CORI, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung Phoronis. Diese Zeitschr. Bd. LI.
1886. T. CUNNINGHAM, Tornaria and Actinotrocha of the British Coasts. Nature. Vol. XXXIV.
1889. K. DALLA TORRE, Die Fauna von Helgoland. Zool. Jahrb. Jena.
1858. F. DYSTER, Notes on Phoronis hippocrepia. Trans. Linn. Soc. London. Vol. XXII.
1854. C. GEGENBAUR, Bemerkungen über Pilidium gyrans. Actinotrocha branchiata und Appendicularia. Diese Zeitschr. Bd. V.

1903. E. GOODRICH, On the Body-cavities and Nephridia of the Actinotrocha Larva. Qu. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVII.
1897. S. HARMER, On the Notochord of Cephalodiscus. Zool. Anz. Bd. XX.
1882. W. HASWELL, Preliminary note on an australian species of Phoronis (Phoronis australis). Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. Vol. VII.
- 1888—91. B. HATSCHKE, Lehrbuch der Zoologie. Jena.
1901. J. IKEDA, Observations on the development, Structure and Metamorphosis of Actinotrocha. Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo. Vol. XIII.
1881. W. MCINTOSH, Note on a Phoronis dredged in H. M. S. Challenger. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XI.
1886. — Actinotrocha of the British Coasts. Nature. Vol. XXXIV.
1887. — Report on Cephalodiscus dodecalophus. Challenger's Reports. Zoology. Vol. XX. Appendix von S. HARMER.
1889. — On the pelagic fauna of the Bay of St. Andrews during the Months of 1888. 8th Ann. Rep. of Fishery Board for Scotld.
1896. A. MASTERMAN, On the Structure of Actinotrocha considered in relation to the suggested chordate affinities of Phoronis. Proc. Roy. Soc. Edinbg. Vol. XXI.
1897. — On the Diplochorda. I. The Structure of Actinotrocha. Qu. Journ. Micr. Sc. Vol. XL.
1899. — On the Notochord of Cephalodiscus. Zool. Anz. Bd. XXII.
1901. — Professor ROULE upon the Phoronidea. Zool. Anz. Bd. XXIV.
1902. — Review of Mr. IWAJI IKEDA's Observations on the Development, Structure and Metamorphosis of Actinotrocha. Qu. Journ. Micr. Sc. Vol. XLV.
1892. A. MEEK, Dredging Products. Nature. Vol. XLIV.
1902. R. MENON, Notes on Actinotrocha. Qu. Journ. Micr. Sc. Vol. XLV.
1869. E. METSCHNIKOFF, Über die Metamorphose einiger Seetiere (Cyphonautes, Mitraria, Actinotrocha). Nachr. d. Ges. Wiss. Göttingen.
1871. — Über die Metamorphose einiger Seetiere. III. Über Actinotrocha. Diese Zeitschr. Bd. XXI.
1846. J. MÜLLER, Bericht über einige neue Tierformen der Nordsee. MÜLLERS Archiv.
1854. — Über verschiedene Formen von Seetieren. Ibid.
1897. A. OKA, Sur une nouvelle espèce japonaise du genre Phoronis. Annot. Zool. Japon. Vol. I.
1896. L. ROULE, Sur les metamorphoses larvaires du Phoronis Sabatieri. Compt. Rend. Ac. Sc. T. CXXII.
- 1899¹. — La structure de la larve Actinotroque des Phoronidiens. Proc. 4. Intern. Congr. Cambridge.
- 1899². — Considerations sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Bull. Acad. Sc. Toulouse. T. II.
- 1900¹. — Sur les affinités zoologiques des Phoronidiens et des Nemertiens. Compt. Rend. Ac. Sc. T. CXXX.
- 1900². Considerations générales sur l'histolyse phagocytaire de l'Actinotroque. Ibid. T. LII.
- 1900³. — Remarques sur la métamorphose de la larve Actinotroque des Phoronidiens. Ibid. T. LII.
- 1900⁴. — Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens. Ann. Sc. Nat. Zool. T. XI.

1901. L. ROULE, Remarques sur un Travail recent de M. MASTERMAN concernant le développement embryonnaire des Phoronidiens. Zool. Anz. Bd. XXIII.
1902. M. SELYS LONGCHAMPS, Recherches sur le développement des Phoronis. Arch. de Biol. T. XVIII.
- 1904¹. — Über Phoronis und Actinotrocha bei Helgoland. Wiss. Meeresunters. Komm. wiss. Unters. deut. Meere. Kiel. Bd. VI.
- 1904². — Développement postembryonnaire et Affinités des Phoronis. Mem. de la Classe Sc. Ac. Roy. Belgique T. I.
1904. A. SCHEPOTIEFF, Zur Organisation von Rhabdopleura. Berg. Mus. Aarb.
- 1905¹. — Über Organisation und Knospung von Rhabdopleura. Zool. Anz. Bd. XXVIII.
- 1905². — Zur Organisation von Cephalodiscus. Berg. Mus. Aarb.
1892. W. SCHIMKEWITSCH, Sur les relations génétiques de quelques groupes des Métazoaires. Congr. intern. Zool. Moscou.
1886. W. SHRUBSOLE, Actinotrocha of the British Coasts. Nature. Vol. XXXIV.
1861. A. SCHNEIDER, On the Development of Actinotrocha branchiata. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. IX.
1862. — Über die Metamorphose der Actinotrocha branchiata. Arch. Anat. u. Phys.
- 1903¹. E. SCHULZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. III. Über Regenerationserscheinungen bei Phoronis Mülleri Sel. Long. Diese Zeitschr. Bd. LXXV.
- 1903². — IV. Über Regenerationserscheinungen bei Actinotrocha branchiata Müller. Ibid.
1856. STRETHILL WRIGHT, Description of two Tubicolar Animals and on the existence of thread-cells on the Tentacles of Cydippe. Edinb. New Phil. Journ. Vol. IV.
1901. H. TORREY, On Phoronis pacifica n. sp. Mar. Biol. Lab. Bull. Bost. Vol. II.
1847. R. WAGENER, Über den Bau der Actinotrocha branchiata. Müll. Archiv.
1899. A. WILLEY, Enteropneusta from the South Pacific. WILLEY's Zool. Results. P. III. Cambridge.
1880. E. WILSON, The metamorphosis of Actinotrocha. Amer. Ass. Adv. Sc. Boston.
1881. — The origin and Significance of the Metamorphosis of Actinotrocha. Qu. Journ. Micr. Sc. Vol. XXI.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

<i>A</i> , After;	<i>hc</i> , hinteres Cöloim;
<i>Btc</i> , Blastocöl;	<i>Hr</i> , Halsregion;
<i>Bz</i> , Blutzellenkomplexe;	<i>Inv</i> , Invaginationstasche;
<i>Cgl</i> , Cerebralganglion;	<i>iE</i> , innere blasige Einschließung;
<i>Der</i> , Darmerweiterung;	<i>Kf</i> , Körperfalte;
<i>Dg</i> , Dorsalgefäß;	<i>l.v.Bdt</i> , linke vacuolisierte Blindtasche;
<i>Ed</i> , Enddarm;	<i>M</i> , Mundöffnung;
<i>Ep</i> , Epithel;	<i>Md</i> , Mitteldarm;

<i>Mes</i> , Mesenchym;	<i>rv.Bdt</i> , rechte vacuolisierte Blindtasche;
<i>Mf</i> , Muskelfibrillen;	<i>Sg</i> , Seitengefäß;
<i>Mg</i> , Magen;	<i>Sch</i> , Scheitelplatte;
<i>Oe</i> , Oesophagus;	<i>Sol</i> , Solenocyten;
<i>Pep</i> , Peritonealepithel;	<i>T</i> , Tentakel;
<i>Perr</i> , Perianalring;	<i>Tbl</i> , Blastocöl des Tentakels;
<i>Prlp</i> , Präorallappen;	<i>Te</i> , Tentakelölom;
<i>Prn</i> , Protonephridium;	<i>Tw</i> , Tentakelwand;
<i>Prng</i> , Protonephridialgang;	<i>v.Bdt</i> , vacuolisierte Blindtasche;
<i>Prnk</i> , Protonephridialkanal;	<i>vC</i> , vorderes Cölom;
<i>p.Wr</i> , Perianalwimperring;	<i>Vd</i> , Verdickung;
q^1 , erstes } Querseptum;	<i>v.Mes</i> , ventrales Mesenterium;
q^2 , zweites }	<i>Zr</i> , Zwischenräume.
<i>Rf</i> , Rumpf;	

Tafel V.

Fig. 1. *Actinotrocha*; Form A. Ansicht von der linken Körperseite. Vergr. 20.

Fig. 2. *Actinotrocha*; Form B. Vergr. 15.

Fig. 3. Schema des Gefäßsystems von *Actinotrocha* (Form A). Dorsalansicht des Tieres.

Fig. 4. Schema des Darmkanals von *Actinotrocha* (Form A) von der linken Körperseite.

Fig. 5. Längsschnitt durch den Präorallappen (Form A). Vergr. 107.

Fig. 6 u. 7. Zwei Querschnitte durch das Cerebralganglion und die schief durch das Blastocöl verlaufenden Muskelfibrillen.

Fig. 6. Schnitt oberhalb der Mundöffnung in der Höhe der mittleren Partie des Cerebralganglions. Vergr. 305.

Fig. 7. Schnitt in der Höhe der Mundöffnung und der hinteren Partie des Cerebralganglions. Vergr. 305.

Fig. 8. Querschnitt durch die proximale Partie eines Tentakels (bei der Form A). Vergr. 543.

Fig. 9 u. 10. Zwei etwas schräg getroffene Längsschnitte durch das Protonephridium. Vergr. 610.

Fig. 11. Schema des Protonephridiums.

Fig. 12. Eine Partie eines Querschnittes durch das vordere Cölom. Schema.

Fig. 13. Ein Längsschnitt durch eine vacuolisierte Blindtasche des Magens. Vergr. 610.

Fig. 14. Ein Flächenschnitt durch die rechte vacuolisierte Blindtasche des Magens. Vergr. 610.

Fig. 15. Schnitt unterhalb der Ausgangsstelle eines Tentakels. Vergr. 543.

Fig. 16. Eine Partie des Querschnittes durch das Tier in der Höhe der Protonephridien mit zwei Dorsalgefäßen. Eine Partie der Invaginationstasche (*Invnt*) ist schräg getroffen. Vergr. 610.

Fig. 17. Ein Schnitt durch die äußere Verdickung der Magenwand mit inneren Einschließungen. Vergr. 214.

Tafel VI.

Alle Figuren stellen eine Serie von Querschnitten durch *Actinotrocha* Form A dar. Vergr. 86.

Fig. 1. Querschnitt durch die vorderste Spitze des beim untersuchten Exemplar nach vorn gebogenen (wie bei Fig. 5, Taf. V) Präorallappens.

94 Alexander Schepotieff, Über einige Actinotrochen der norweg. Fjorde.

Fig. 2. Schnitt durch die mittlere Partie des Präoralappens oberhalb der Scheitelplatte.

Fig. 3. Schnitt in der Höhe der Scheitelplatte.

Fig. 4. Schnitt durch den Präoralappen zwischen Scheitelplatte und Mundöffnung.

Fig. 5. Schnitt in der Höhe des Cerebralganglions.

Fig. 6. Schnitt in der Höhe der Mundöffnung.

Fig. 7. Schnitt in der Höhe der hintersten Partie der Mundöffnung.

Fig. 8. Schnitt unterhalb der Mundöffnung.

Fig. 9. Schnitt in der Höhe der Mittelpartie des Oesophagus.

Fig. 10. Schnitt in der Höhe der vordersten Spitzen der vacuolisierten Blindtaschen.

Fig. 11. Schnitt oberhalb des Querseptums.

Fig. 12. Schnitt in der Höhe der vordersten Partie des Magens.

Fig. 13. Schnitt oberhalb der Verbindungsstelle des Oesophagus mit dem Magen.

Fig. 14. Schnitt unterhalb der Verbindungsstelle des Oesophagus mit dem Magen.

Fig. 15. Schnitt in der Höhe der Blutzellenkomplexe.

Fig. 16. Schnitt in der Höhe der distalsten Partien der Protonephridien.

Fig. 17. Schnitt in der Höhe der mittleren Partien der Protonephridien.

Fig. 18. Schnitt in der Höhe der Protonephridialkanäle.

Fig. 19. Schnitt in der Höhe der hintersten Partie des vorderen Cöloms.

Fig. 20. Schnitt in der Höhe des ventralen Porus der Invaginationstasche.

Fig. 21. Schnitt in der Höhe der Darmerweiterung.

Fig. 22. Schnitt unterhalb der Darmerweiterung.

Fig. 23. Schnitt in der Höhe der proximalen Partie des Enddarms.

Fig. 24. Schnitt oberhalb des Perianalrings.



5



12
11 Bdt
Dg
he

Prp
Bdt
roBdt
ng
Mg



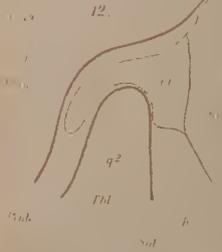
16
16

Md

17



12



q2
Fid
h
Sol



15

hy



17

17



7

10

Mg



Prp

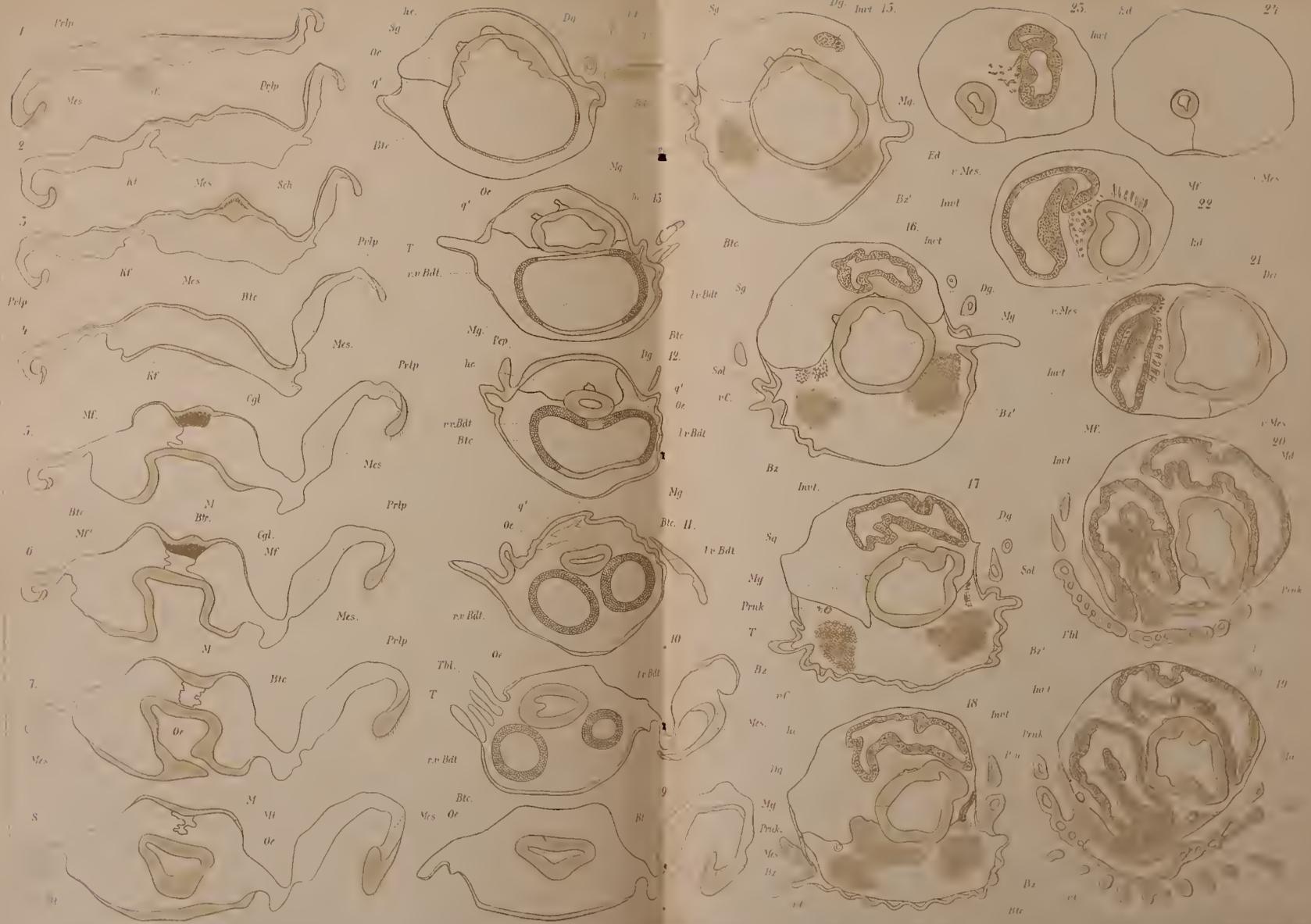


14

Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LXXXIV







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [84](#)

Autor(en)/Author(s): Schepotieff Alexander

Artikel/Article: [Über einige Actinotrochen der norwegischen Fjorde 79-94](#)