

4. Über Organisation und Knospung von *Rhabdopleura*.

Von Dr. Alexander Schepotieff.

(Zweite Mitteilung¹.)

(Mit 7 Figuren.)

eingeg. 10. März 1905.

Durch die Publikationen von Fowler² und Conte u. Vaney³ ist das allgemeine Interesse für *Rhabdopleura* so verstärkt worden, daß eine kurze Zusammenfassung der Resultate meiner fast abgeschlossenen Untersuchungen, die ich seit der Publikation meines ersten Berichtes fortgesetzt habe, nicht ohne Interesse sein werden. Sie bestätigen einerseits die von andern Forschern bestrittenen Angaben Fowlers⁴, anderseits füllen sie noch zahlreiche Lücken in unsrer Kenntnis der Organisation von *Rhabdopleura* aus.

Das Tier selbst läßt äußerlich eine Dreisegmentierung deutlich erkennen, welche 1) durch den Kopfschild (Fig. 1 *Ks*), 2) die schwach angeschwollene Halspartie (*Hs*), aus welcher dorsal der Lophophor (*La*) entspringt, und 3) den eiförmigen Rumpf (*Rf*) charakterisiert ist. Ventralwärts und median entspringt von dem Rumpf der kontraktile Stiel (*c.St*), der das Hauptbewegungsorgan darstellt und dessen veränderte und stark modifizierte Fortsetzung den schwarzen Stolo der Kolonie bildet.

Bei den meisten Tieren läßt sich eine Asymmetrie erkennen, die sich in der stärkeren Entwicklung der linken Körperhälfte, sowie in der Lage einiger Organe, z. B. des Mundes, auf der linken Körperseite ausspricht (s. z. B. Fig. 3).

Der Kopfschild (erstes Segment) ist ein, von der Bauchseite betrachtet, blattartiges, ovales oder pentagonales Gebilde, das hinten und seitlich durch eine Einschnürung von der Halsregion abgesetzt ist. Seine dorsale Wand ist eine direkte Fortsetzung der Körperwand (Fig. 1); nach hinten überdeckt er den Mund und ist durch einen halbkreisförmigen Pigmentstreifen (*p* Fig. 1) in einen vorderen größeren und einen hinteren (*hp*) Teil gesondert. Im vorderen Teil liegt ein Aggregat von Drüsenzellen (Drüsenpartie, *Dp* Fig. 1, 2 und 3).

Zwischen der Basis der Lophophorarme und der Verbindungsstelle des Kopfschildes mit der Halsregion beginnen zwei tiefe, stark bewimperte Rinnen, die längs der Grenze zwischen Kopfschild und Halsregion

¹ Siehe den ersten Bericht »Zur Organisation von *Rhabdopleura*« in Bergens Museums Aarbog 1904.

² Fowler, Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 48. 1904.

³ Conte v. Vaney, Comptes rendus Ac. Sc. Paris T. 145. 1902.

⁴ Fowler, Festschr. z. 70. Geburtst. L. Leuckarts, Leipzig 1893.

zum Mund verlaufen. Ich bezeichne sie als Kiemenrinnen (*Kr* Fig 3, auch 4). Sie sind mit sehr hohem Zylinderepithel ausgekleidet, das sich manchmal zu Längsfalten erhebt. Dies Epithel unterscheidet sich dadurch von dem der übrigen Körperwand der Halsregion, daß alle seine Kerne in gleicher Höhe liegen. Die Rinnen gehen durch die Mundspalte in den Oesophagus über und sind noch auf eine ziemlich lange Strecke in diesem zu verfolgen. Auf den Querschnitten unterscheiden sie sich

sehr deutlich von den übrigen Oesophagusfalten durch die einschichtige Anordnung der Kerne (*Pl* Fig. 5). Sie entsprechen also vollständig den sog. »Pleurochorden« Mastermans bei *Cephalodiscus*⁵, die sicher nichts mit Chordaanlagen zu tun haben. Bei *Rhabdopleura* sind die Kiemenrinnen auf ihrer ganzen Länge offen und noch nicht in geschlossene Kiemenspalten umgewandelt. Nur zweimal schien eine rechte Kiemenrinne vor dem Übergang in den Mund geschlossen zu sein.

Fig. 1.

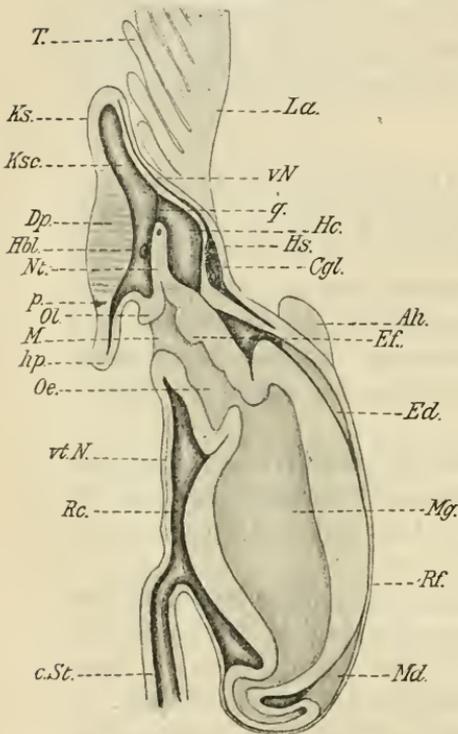


Fig. 2.

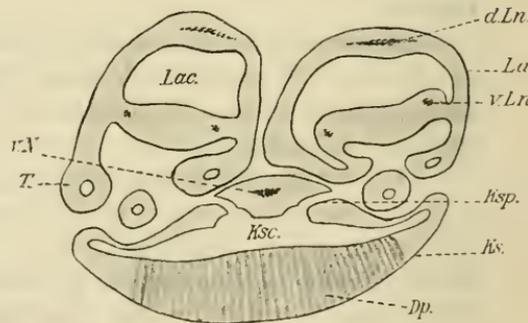


Fig. 1. Schema der Gesamtorganisation des Körpers von *Rhabdopleura*. Medianer Längsschnitt von der linken Seite gesehen. *Ah*, Afterhügel; *Cgl*, Cerebralganglion; *c.St*, kontraktiver Stiel; *Dp*, Drüsenpartie des Kopfschildes; *Ed*, Enddarm; *Ef*, Epi-branchialfalte; *Hbl*, Herzblase; *Hc*, Halsregioncölo; *hp*, hintere Partie des Kopfschildes; *Hs*, Halsregion; *Ks*, Kopfschild; *Ksc*, Kopfschildcölo; *La*, Lophophorarm; *M*, Mundspalte; *Md*, Mitteldarm; *Mg*, Magen; *Nt*, Notochorda; *Oe*, Oesophagus; *Ol*, Oberlippe; *p*, Pigmentstreif; *q*, erstes Querseptum des Körpers; *Rc*, Cölo des Rumpfes (*Rf*); *T*, Tentakel des Lophophors; *vN*, vorderer Dorsalnerv; *vt.N*, ventraler Mediannerv.

Fig. 2. Querschnitt durch das Tier in der Höhe der dorsalen Kopfschildporen. Vergr. 365. *Dp*, Drüsenpartie des Kopfschildes (*Ks*); *Ksp*, Kopfschildporus; *Ksc*, Cölo des Kopfschildes; *La*, Lophophorarm; *Lac*, — dessen Cölo; *v.N*, vorderer Dorsalnerv des Körpers; *d.Ln*, dorsaler Lophophorarmnerv; *v.Ln*, ventrale Lophophorarmnerven.

⁵ Masterman, Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 40. 1897.

In der vordersten Partie der Kiemenrinnen, von welchen die rechte oft viel schwächer entwickelt ist als die linke, öffnen sich zwei Poren, die in das Cöloin des Kopfschildes führen (Kopfschildporen, *Ksp* Fig. 2).

Die Halsregion (zweites Segment) ist der komplizierteste Körperabschnitt. Ventral findet sich in ihr die Mundöffnung (*M* Fig. 1), die unmittelbar unter dem hinteren Fortsatz des Kopfschildes liegt und vorn von der kleinen Oberlippe (*Ol* Fig. 1) begrenzt ist. Sie erscheint in Bauchansicht als eine schmale Längsspalte. Die Kiemenrinnen treten durch die mittlere oder hintere Partie dieser Mundspalte in den Oesophagus ein. Von der Basis der Lophophorarme gehen beiderseits seitliche lippenförmige Anschwellungen aus (Seitenlippen, *Sl* Fig. 3), die sich beide hinter der Mundspalte miteinander verbinden. Sie sind immer stark färbbar und die rechte ist stets viel stärker entwickelt (*Sl* in Fig. 5). Sie sind fast vollständig vom Kopfschild bedeckt, so daß die Kiemenrinnen und die Mundspalte äußerlich nicht zu erkennen sind.

Hinter der Basis der Lophophorarme liegen dorsal oder seitlich ein

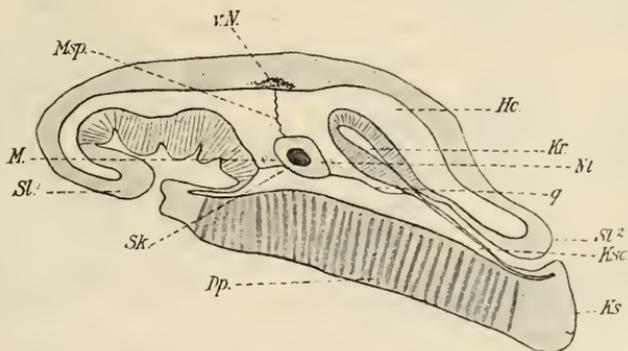


Fig. 3. Querschnitt durch den mittleren Teil des Körpers in der Höhe der Spitze der Notochorda. Vergr. 305. *Hc*, Halsregioncöloin; *Dp*, Drüsenpartie des Kopfschildes (*Ks*); *Kr*, linke Kiemenrinne; *Ksc*, Kopfschildcöloin; *M*, Muskelfasern; *Msp*, Medianseptum des Halscoeloms; *Nt*, Notochorda; *q*, erstes Querseptum des Körpers; *Sk*, Stützkörper der Notochorda (»gelatinoid part« Fowlers); *Sl*¹, *Sl*², die beiden Seitenlippen; *v.N.*, vorderer Dorsalnerv.

Paar Öffnungen, die in das Cöloin der Halsregion führen (Halsregionporen).

Der Lophophor besteht aus zwei dicht nebeneinander entspringenden Armen (*La* Fig. 1 und 2), die an ihren Rändern je eine Reihe ventraler Tentakel (*T*) tragen, etwa 50 auf jedem Arm; zwischen diesen beiden Tentakelreihen bildet die ventrale Armwand eine Art Verdickung oder Falte (ventrale Armfalte). Jeder Tentakel ist vom andern vollständig unabhängig.

Der Rumpf (*Rf* Fig. 1) oder das dritte Segment ist eiförmig und

trägt dorsal und etwas nach rechts einen kegelförmigen Fortsatz (Afterhügel, *Ah* Fig. 1), an dessen Spitze der After und der männliche Genitalporus liegen, insofern reife Hoden vorhanden sind.

Die Körperwand besteht auf der ventralen und dorsalen Seite des Kopfschildes sowie am Lophophor und der Halsregion aus hohem Epithel, dessen Kerne mehrschichtig angeordnet sind, im Rumpf und den Seitenwänden des Kopfschildes aus niederem Epithel mit einschichtig angeordneten Kernen. Zahlreiche Pigmentflecken sind im Epithel über den ganzen Körper zerstreut und charakterisieren das Ectoderm von *Rhabdopleura*. Besonders zahlreich sind sie im Lophophor, den Kopfschildrändern, Seitenlippen und im Stiel; sie treten auch im Oesophagus- und Enddarmepithel auf. Bewimperung des Epithels wurde am Lophophor, den Kopfschildrändern, Kiemenrinnen und Seitenlippen beobachtet.

Fig. 4.

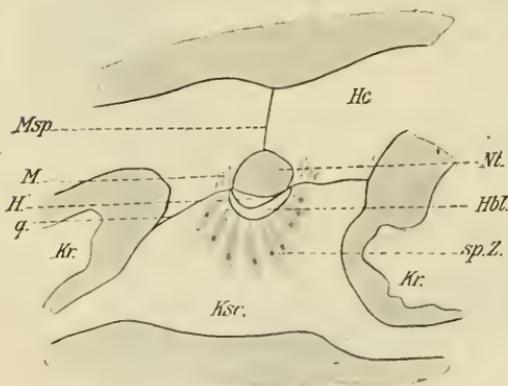


Fig. 5.

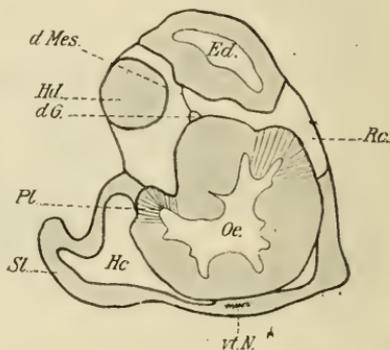


Fig. 4. Eine Partie des Querschnittes durch den Körper in der Höhe der Mittelpartie der Notochorda und der Herzblase. Vergr. 610. *H*, Herz; *Hbl*, Herzblase (= Glomerulus des *Balanoglossus*); *He*, Halsregioncölom; *Kr*, Kiemenrinnen; *Kse*, Kopfschildcölom; *M*, Muskelfibrillen; *Msp*, Medianseptum des Halsregioncöloms; *Nl*, Notochord; *q*, erstes Querseptum des Körpers; *sp.Z.*, spindelförmige Zellen, die die Herzblase umhüllen.

Fig. 5. Querschnitt durch den Körper unmittelbar hinter der Mundspalte. Vergr. 365. *d.G.*, Dorsalgefäß; *d.Mes*, dorsales Mesenterium; *Ed*, Enddarm; *Hd*, Hoden; *He*, Fortsetzung des Halsregioncöloms in die Seitenlippe (*Sl*); *Pl*, »Pleurochord« oder Fortsetzungen der Kiemenrinnen in den Oesophagus (*Oe*); *vt.N*, ventraler Medianerv; *Re*, Rumpfcölom.

Die Leibeshöhle besteht aus drei miteinander nicht kommunizierenden Abschnitten.

1) Das unpaare Cölom des Kopfschildes (*Kse* Fig. 1, 2, 3 und 4) öffnet sich durch die erwähnten dorsalen Kopfschildporen nach außen (*Ksp* Fig. 2) und liegt nur im Kopfschild selbst. Es ist durch ein Querseptum von dem Cölom der Halsregion getrennt (*q* Fig. 1, 3 u. 4). Sein

Peritonealepithel ist mäßig entwickelt, doch ziehen zahlreiche feine Muskelstränge durch das Cölom von dem ersten Querseptum zur ventralen Kopfschildwand.

In der hinteren Partie des Kopfschildcöloms, dicht an dem ersten Querseptum, liegt zwischen besonders modifizierten Zellen des Peritonealepithels ein kleineres Zellaggregat, das nicht in jedem Tier gut zu sehen ist. Es stellt ein geschlossenes Bläschen dar, die Herzblase (oder Glomerulus, *Hbl* Fig. 1 und 4), dessen dem Querseptum anliegende Wand etwas eingestülpt ist, so daß zwischen ihr und dem Septum ein spaltförmiger Raum bleibt, den ich als Herz (*H* Fig. 4) bezeichne. Stark verlängerte spindelförmige Peritonealepithelzellen bilden eine Art Hülle um die Herzblase (*Sp.Z* Fig. 4).

2) Das Cölom der Halsregion (*He* Fig. 1, 3 und 4) ist paarig, indem es durch ein senkrechtes Medianseptum (*Msp* Fig. 3 und 4) in zwei Hälften getrennt wird. Es sendet einerseits Fortsetzungen in die beiden Seitenlippen (z. B. *He* Fig. 5), weshalb es auf Querschnitten einen hufeisenförmigen Umriss zeigt, andererseits setzt es sich in die Lophophorarme (*Lac* Fig. 2) und in jeden Tentakel fort; der ganze Lophophor ist also nichts anderes als eine dorsale Körperausstülpung der Halsregion. Jede Hälfte des Halscöloms öffnet sich nach außen durch eine der erwähnten Halsregionporen.

Das Peritonealepithel ist in dem Halscölom sehr stark entwickelt; einzelne Zellen bilden zahlreiche Fortsätze ins Innere, wandern sogar ganz hinein und erfüllen in einigen Fällen fast vollständig die Cölomräume.

3) Das Cölom des Rumpfes (*Rc* Fig. 1 und 5) öffnet sich nicht nach außen. Es ist um den Oesophagus gut entwickelt, sonst aber fast vollständig von dem sackförmigen Magen und dem Darm ausgefüllt. Es ist ebenfalls paarig und durch ein medianes Mesenterium in zwei Hälften getrennt (z. B. *d.Mes* Fig. 5). Da der kontraktile Stiel median ausgeht, setzt sich die ventrale Partie des Mesenteriums in ihn fort und teilt das Stielcölom, das eine Fortsetzung des Rumpfcöloms ist, ebenfalls in zwei Hälften.

Der Darmkanal bildet eine U-förmige Schlinge und ist in Oesophagus, Magen, Mitteldarm und Enddarm differenziert.

Der Oesophagus (*Oe* Fig. 1 und 5) fängt mit dem Mundspalte an und bildet ein schief nach hinten gehendes, äußerlich glattes oder schwach gefaltetes Rohr, das im Innern zahlreiche Falten bildet; von ihnen sind die erwähnten Fortsetzungen der Kiemenrinnen (*Pl* Fig. 5) stets deutlich zu unterscheiden. Die Oesophaguswand ist sehr stark pigmentiert, und in der vorderen Partie berührt seine dorsale Wand sogar die dorsale Körperwand. Hier tritt eine kleine, sehr stark färbbare und bewimperte Längsfalte deutlich hervor, die ich als Epibranchial-

falte (*Ef* Fig. 1) bezeichne. Nach hinten ist der Oesophagus durch eine starke Verengung vom Magen getrennt, der schief von vorn dorsal nach hinten ventral zieht, so daß der Magen vorn eine Strecke auf dem Oesophagus liegt.

Von der vorderen und dorsalen Wand des Mundraumes entspringt nach vorn die Notochorda (oder der Eicheldarm; *Nt* Fig. 1, 3 und 4); sie liegt in der Verbindungsstelle des Medianseptums des Halsregioncöloms (*Msp* Fig. 3 und 4) mit dem ersten Querseptum (*q*). Die Notochorda bildet meist einen soliden, bei einigen Exemplaren jedoch hohlen Zellstrang und gehört zur Halsregion. An ihrer Ursprungsstelle bildet der Mundraum stets eine kleine Blindtasche, die bei den hohlen Notochorden die Höhlung hervorruft und bis nahe an deren Ende zieht. Die Notochorda erstreckt sich nie bis zur Dorsalwand des Körpers, sondern hört stets vor dieser auf. Herz und Herzblase liegen immer dicht an der Notochorda im Cölom des Kopfschildes, manchmal neben ihrer vorderen Hälfte (wie in Fig. 1 und 4), manchmal aber dicht vor ihrer Spitze. In der Endspitze der Notochorda befindet sich ein ovaler Körper (Fowlers »gelatinoid part of notochord«), der wahrscheinlich stützend wirkt (Stützkörper, *Sk* Fig. 3). Die Notochorda ist nie pigmentiert; oft entwickeln ihre Zellen Vacuolen, besonders in der distalen Partie. Histologisch ähnelt sie sehr dem Eicheldarm der Enteropneusten.

Von den übrigen Darmpartien ist der Magen (*Mg* Fig. 1) ein sehr weites, sackförmiges Organ, das sich allmählich zum Mitteldarm (*Md* Fig. 1) verengert. Mittel- und Enddarm (*Ed* Fig. 1 und 5) sind ein feines Rohr. Pigmentierung tritt nur im Enddarm, d. h. in der distalen Partie des aufsteigenden Teiles der Darmschlinge auf. Der gesamte Darmkanal ist bewimpert.

Das Nervensystem liegt überall direkt unter dem äußeren Epithel. Es besteht aus einem dorsalen Cerebralganglion (*Cgl* Fig. 1), das zwischen der Basis der Lophophorarme, den Halsregionporen und dem Afterhügel liegt, und dem peripherischen Nervensystem. Aus dem Cerebralganglion entspringt 1) nach hinten der dorsale Hinternerv, den man bis zum Afterhügel verfolgen kann, 2) ein dorsaler Vordernerv (*v.N* Fig. 1, 2 und 3), der zwischen den Lophophorarmen und den Kopfschildporen bis zur Spitze des Kopfschildes verläuft, 3) seitlich zwei dicke Nerven zu den Seitenlippen, die beiden Seitennerven, die rasch abnehmen und sich zu einem feinsten medianen Ventralnerv (*vt.N* Fig. 1 und 5) verbinden, der bis zum Ursprung des Stieles nach hinten zieht und in den Stiel übergeht. In den Lophophorarmen kann man einen breiten dorsalen (*d.Ln* Fig. 2) und zwei feine ventrale (*v.Ln* Fig. 2) Armnerven erkennen, die neben den Tentakelreihen verlaufen. Sie gehen von dem vorderen Dorsalnerv ab.

Das Cerebralganglion besteht aus einer inneren Faserschicht und einer äußeren Ganglienzellschicht; zwischen beiden läßt sich oft ein innerer Hohlraum erkennen. Das Ganglion ist von der Oberfläche wie von den Seiten durch besondere, stark verlängerte Epithelzellen (Stützzellschicht) von den übrigen Epithelzellen getrennt. Nach innen reicht die Faserschicht bis zum Halscölom. Die außerordentlich geringen Dimensionen des Tieres lassen nur die Hauptstämme des Nervensystems erkennen.

Auch von einem Gefäßsystem konnte ich nur ein ventrales und ein dorsales Gefäß (*d. G* Fig. 5) in Mesenterien des Rumpfes, der Darmwand anliegend, deutlich bemerken. Ihre Beziehungen zum Herzen konnte ich mit Sicherheit nicht feststellen.

Die Muskulatur ist am kräftigsten im Stiel entwickelt, wo zwei im Querschnitt halbkreisförmige Längsmuskelstränge in der ventralen Wand des paarigen Stielcöloms verlaufen. Die Muskelstränge treten in den Rumpf ein, wobei sie viel schwächer werden, biegen jederseits um den Oesophagus herum und treten in die Halsregion ein; eine Partie dieser Muskelfasern zieht dann in die dorsale Wand der Lophophorarme, die andre parallel zur Notochorda (*M* Fig. 3 und 4) bis zu deren Spitze und von da fächerartig durch das Cölom des Kopfschildes zu dessen Ventralwand. Die Notochorda wird also dadurch zu einer Art Stützorgan für den Kopfschild.

Da die Kopfschildporen sich nach innen erweitern (*Ksp* Fig. 2), und da die Halsregionporen aus einem trichterförmigen inneren Anfang und einem bewimperten feinen Kanal bestehen, betrachte ich beide als modifizierte Nephridien.

Von Geschlechtsorganen fand ich nur Hoden (*Hd* Fig. 5), die ein unpaariges, ovales Gebilde darstellen; dieses liegt in der rechten Körperwand des Rumpfes und steht in keinerlei Verbindung mit dessen Cölom. Der Hoden zieht in der rechten Körperhälfte von der hintersten Körperspitze bis zum Afterhügel, wo er sich mit einem kleinen Genitalporus unmittelbar hinter dem After öffnet. In ganz reifen Tieren besteht er aus einem ovalen, eiförmigen Hinterteil, wo die eigentliche Spermatogenese stattfindet (eigentlicher Hoden), und einem vorderen, langen Rohr, das nur reife Spermatozoen enthält (*Vas deferens*). Beide kommunizieren miteinander durch einen kurzen, engen Verbindungskanal. Von Ovarien fand ich keine Spur; die meisten Tiere waren überhaupt steril.

Die jüngsten Stolonen sind hohle, frei in dem Raum der Wohnröhren liegende Stränge, deren innerer Cölomraum durch ein Längsseptum in zwei seitliche Teile getrennt ist. Der junge Stolo besteht aus einer äußeren Zellschicht, in der Pigmentflecken vorhanden sind, und

aus einem Peritonealepithel, das die beiden Cölräume auskleidet. Aus solchen Stolonen bilden sich die Knospen durch Entwicklung von Anschwellungen, die sich zu bläschenförmigen Anhängen entwickeln. Das Längsseptum des jungen Stolo setzt sich in die Knospe fort und bildet das Medianseptum der Knospe, deren Cölom durch die Bildung von zwei Quersepten in drei Segmente geteilt wird. Die Räume des hintersten Segments (des Rumpfes der Knospe) stehen sehr lange Zeit noch in direkter Verbindung mit den Räumen des jungen Stolos.

Die Umwandlung des jungen und freien Stolo in den schwarzen Stolo der Kolonie, der in die basale, herangewachsene Wand der Wohn-

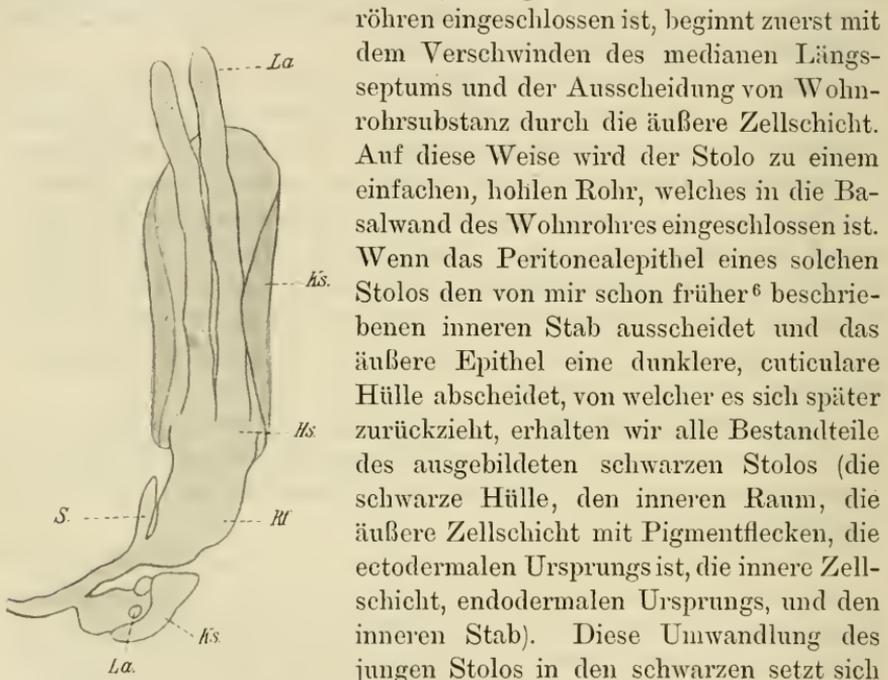


Fig. 6. Die weiter wachsende Spitze des Stolos (*S*), an der zwei Knospen sitzen. Ansicht der dorsalen Seite der großen Knospe. Vergr. 100. *Hs*, Halsregion; *Ks*, Kopfschild; *Rf*, Rumpf; *La*, Lophophorarm.

röhren eingeschlossen ist, beginnt zuerst mit dem Verschwinden des medianen Längsseptums und der Ausscheidung von Wohnrohrsubstanz durch die äußere Zellschicht. Auf diese Weise wird der Stolo zu einem einfachen, hohlen Rohr, welches in die Basalwand des Wohnrohres eingeschlossen ist. Wenn das Peritonealepithel eines solchen Stolos den von mir schon früher⁶ beschriebenen inneren Stab ausscheidet und das äußere Epithel eine dunklere, cuticulare Hülle abscheidet, von welcher es sich später zurückzieht, erhalten wir alle Bestandteile des ausgebildeten schwarzen Stolos (die schwarze Hülle, den inneren Raum, die äußere Zellschicht mit Pigmentflecken, die ectodermalen Ursprungs ist, die innere Zellschicht, endodermalen Ursprungs, und den inneren Stab). Diese Umwandlung des jungen Stolos in den schwarzen setzt sich noch auf die basale Region des Knospenstieles fort, welche dadurch zu den Seitenzweigen des schwarzen Stolos werden, die distale Region des Knospenstiels dagegen bildet den kontraktilen Stiel des Individuums.

Leider war mein Knospenmaterial zu ungenügend, als daß ich bestimmte Regeln der Knospenbildung und Anordnung hätte finden können. Alle Knospen, die ich zur Verfügung hatte, waren immer mit ihrer ventralen Fläche gegen die obere freie Wohnrohrwand gerichtet und lagen größtenteils in Ein- oder Mehrzahl in geschlossenen Wohn-

⁶ Vgl. Schepotieff, Bergens Museums Aarbog 1904.

rohrkammern, die später in freie, nach oben aufsteigende und geöffnete Wohnröhren auswachsen.

Die jüngsten Knospenstadien, die ich fand, waren schon dreisegmentiert; die spätesten Stadien, welche direkt zu den wohlentwickelten Tieren führten, fehlten. Alle Stadien, die ich beobachtete, zeigten stets eine sehr eigentümliche Körperform — ihr Kopfschild war nämlich im Vergleich mit dem übrigen Körper ungemein groß (*Ks* Fig. 6). Auch die Lophophorarme treten sehr früh auf als einfache Ausstülpungen der dorsalen Wand des zweiten Segments und werden auf späteren Stadien sehr lang. Doch fehlen ihnen die Tentakeln auf allen Knospenstadien noch vollständig (*La* Fig. 6).

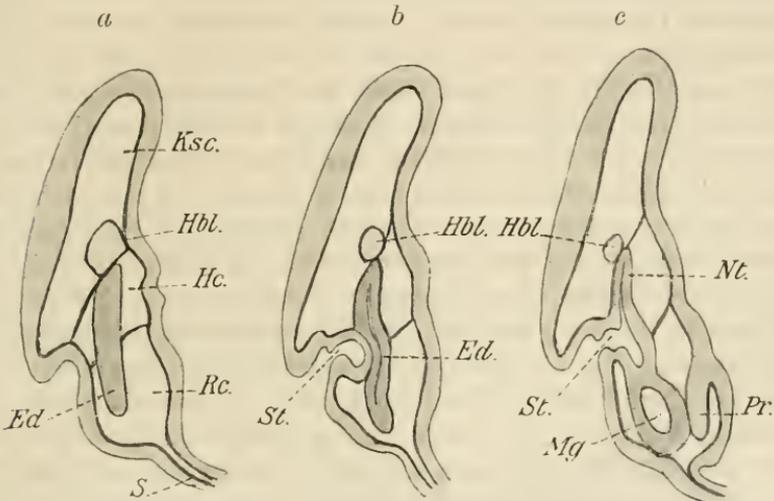


Fig. 7 a—c. Schemata dreier aufeinander folgender Knospenstadien in medianem Längsschnitt, um die Beziehungen des endodermalen Darmes zu den übrigen Knospenteilen zu zeigen. *Ed*, endodermaler Darm; *Hbl*, Herzblase; *Hc*, Halsregioncölo; *Ksc*, Cöloin des Kopfschildes; *Mg*, Magen; *Nt*, Notochorda; *Pr*, Proctodäum; *Re*, Rumpfcöloin; *St*, Stomadäum; *S*, Stolo.

Nach ihrer inneren Organisation unterscheidete ich an den Knospen folgende Stadien:

1) Knospen, die dreisegmentiert sind, aber noch keine Darmanlage besitzen. Bei diesen Knospen ist das Cöloin in allen drei Segmenten paarig; doch sind die Cöloinhälften nur in dem Hals- und Rumpsegment gleichgroß. In dem Kopfsegment ist die rechte Hälfte schon stark reduziert, aber noch gut zu erkennen.

2) Knospen mit der ersten Darmanlage (Fig. 7 a). Sie zeigen schon ein unpaariges Kopfschildcöloin (*Ksc*); die rechte Cöloinhälfte ist ein geschlossenes Bläschen geworden, nämlich die oben beschriebene Herzblase (*Hbl*), die dem ersten Querseptum dicht anliegt. Sie ist noch relativ

groß und mit Peritonealepithel ausgekleidet. Die endodermale Darmanlage (*Ed*) liegt in dem Medianseptum des Halssegments und der vordersten Hälfte des Rumpfsegments als ein rohrförmiger Zellstrang, der nach vorn stets bis zur Herzblase zieht, d. h. stets das erste Querseptum berührt.

3) Bei weiterer Entwicklung der Knospe tritt direkt hinter dem Kopfschild ventral eine Vertiefung der Knospewand auf, die sich bis zum endodermalen Darm erstreckt; es ist die Anlage des Stomadäums, die also aus dem Ectoderm hervorgeht (*St Fig. 7 b*). In der Darmanlage findet man bei einigen Knospen schon eine spaltartige Darmhöhle.

4) Das Stomadäum verbindet sich bei seiner weiteren Entwicklung mit dem endodermalen Darmrohr (*St Fig. 7 c*) etwas vor dessen Mitte, wodurch die Darmanlage in zwei Partien geteilt wird; die vor dem Stomadäum gelegene, die sich bis zur Herzblase erstreckt, ist die Anlage der Notochorda (*Nt*); die hintere Partie der Darmanlage entwickelt sich zum Magen (*Mg*) und Mitteldarm. Wenn in der endodermalen Darmanlage im vorigen Stadium (3) schon eine innere Darmhöhle vorhanden war, so tritt diese mit der Höhle des Stomadäums in direkte Verbindung. Das Stomadäum selbst wird zum Oesophagus und der Mundhöhle.

Das letzterwähnte Stadium hat Fowler in allerletzter Zeit⁷ beschrieben und aus ihm, ohne Kenntnis der vorhergehenden Stadien, den ectodermalen Ursprung der Notochorda für wahrscheinlich erklärt. In Wirklichkeit ist aber die Notochorda, wie ich zeigte, endodermalen Ursprungs. Man kann ihre Entstehung auf die Bildung eines nach vorn gerichteten Auswuchses des endodermalen Urdarmes zurückführen, wobei der ursprüngliche Hohlraum der Anlage als der obenerwähnte Zentralkanal der Notochorda erhalten bleibt. Diese strangförmige Notochordaanlage wird durch das sich entwickelnde Stomadäum nach vorn gedrängt und vom übrigen endodermalen Darm getrennt.

5) Das letzte Stadium der Knospenentwicklung, über das ich verfügte, hatte neben dem mit dem Urdarm in Verbindung befindlichen Stomadäum noch eine ectodermale Anlage des Proctodäums an der dorsalen Körperwand (*Pr Fig. 7 c*), die bis zum Hinterende des endodermalen Darmes verläuft.

Auf den Knospenstadien 4 und 5 konnte man ein wohlentwickeltes Cerebralganglion erkennen, während auf den jüngeren eine mediane Längsrinne von der Basis der Lophophorarme bis zur Stelle, wo später das Proctodäum hervortritt, zu beobachten ist. Man kann vermuten, daß diese Rinne mit der Entstehung des Cerebralganglions in Beziehung steht.

⁷ Vgl. Fowler, Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 48. 1904.

Mit der fortschreitenden Entwicklung der Knospe wird die Herzblase immer kleiner.

Alle Knospen entwickeln sich an jungen Stolonen der in Wachstum begriffenen Partien der Kolonie, sowie an jungen Stolonen, welche in den älteren Partien der Kolonie als Sprossen des alten, schwarzen Stolos an beliebigen Stellen der Wohnröhren auftreten.

Abgesehen von den bis jetzt beschriebenen normalen Knospen treten noch sogenannte Winterknospen auf, die einfache, etwa eiförmige Körper darstellen, welche sich stets in abgeschlossenen Kammern der Wohnröhren befinden; sie lassen nur eine äußere Zellschicht und inneres Bindegewebe erkennen, welches sehr stark von Dotterkörnern erfüllt ist. Sie treten besonders in älteren Partien der Kolonie auf, und ihre Bildung aus dem Stolo beginnt mit dem Auftreten von Dotterkörnern im inneren Zellstrang des schwarzen Stolos. An jüngsten, freien, vorwachsenden Ausläufern des Stolo (S Fig. 6) fehlen sie vollständig.

Der basale Teil des kontraktiven Stieles der Individuen ist sehr oft auch von Dotterkörnern erfüllt. Man findet auch zuweilen Wohnröhren, welche nur solche Stiele enthalten, und deren Tierkörper degeneriert ist.

Wie die Winterknospen, so regenerieren auch die erwähnten, von Dotterkörnern erfüllten basalen Stielteile neue Individuen, indem aus ihnen Knospen (sogenannte Regenerationsknospen) heranwachsen, deren Entwicklungsstadien vollständig mit denen der oben geschilderten normalen Knospen übereinstimmen.

Auch die einzelnen Organe der Individuen (z. B. Lophophor oder Kopfschild) können regenerieren.

Den feineren Bau der Wohnröhren und des schwarzen Stolos will ich hier nicht betrachten⁸. Ich bemerke nur, daß im Gegensatz zu der von mir früher ausgesprochenen Ansicht die Kolonien eine besondere Anfangsstelle zeigen. Sie besteht aus einer Anzahl besonders entwickelter Wohnröhren und einigen in verschiedenen Richtungen angeordneten Ringen des schwarzen Stolos. Die regelmäßige oder gewöhnliche Aufeinanderfolge der Wohnröhren beginnt erst später.

Als besonders charakteristische Merkmale, die für die Beurteilung der systematischen Stellung von *Rhabdopleura* wichtig sind, betrachte ich die Dreisegmentierung, die Kopfschild- und Halsregionporen, die endodermale Notochorda und die Kiemenrinnen.

Aus dieser kurzen Übersicht wird klar, daß *Rhabdopleura* in naher Verwandtschaft mit *Cephalodiscus* und mit den Enteropneusten steht. *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* (oder die *Pterobranchia* Ray Lankesters und *Discophora* Hatscheks) stehen den Ahnen der Entero-

⁸ Vgl. Schepotieff, Bergens Museums Aarvog 1904.

pneusten jedenfalls sehr nahe, und *Rhabdopleura* ist viel primitiver als *Cephalodiscus*. Wenn wir aber in der Reihe *Rhabdopleura* — *Cephalodiscus* — *Enteropneusta* eine direkt aufsteigende Linie erkennen, die in einer Trochophora vermutlich ihren Ausgang hat, sind doch die Beziehungen zu andern Tiergruppen nicht ausgeschlossen. In erster Reihe kommen hier die Tiere mit deutlicher Dreisegmentierung, wie die Brachiopoden, vielleicht auch *Sagitta* in Betracht, die wahrscheinlich mit *Rhabdopleura* direkt verwandt sind. Etwas entferntere Verwandtschaft existiert mit *Phoronis* und den Bryozoen einerseits und durch die Enteropneusten mit den Echinodermata und den Chordata andererseits. Alle erwähnten Gruppen haben in *Rhabdopleura*- und *Cephalodiscus*-artigen Formen ihren ursprünglichen Ausgangspunkt. Diese zwei Gattungen kann man betrachten als den Ausgangspunkt des von mehreren Forschern neulich begründeten⁹ Typus der »*Trimetamera*« oder dreisegmentierten Tieren, zu welchen *Phoronis*, *Rhabdopleura*, *Cephalodiscus*, *Enteropneusta*, Bryozoen, Brachiopoden und *Chaethognatha* gehören und aus dem auch die Echinodermata und Chordata entsprungen sind.

Ich spreche hier meinen besten Dank Herrn Dr. Appelöf, mit dessen Hilfe ich zu dem so seltenen *Rhabdopleura*-Material aus der Umgebung von Bergen gelangte, aus.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Bütschli, der mich bei der Untersuchung und deren Darstellung unterstützte, sowie Herrn Prof. Schuberg, danke ich ergebenst.

Heidelberg, März 1905.

5. Eine neue Milbengattung *Nilotonia* n. g., von Dr. E. Nordenskiöld als *Teutonia loricata* Nordenskiöld beschrieben.

Von Dr. Sig Thor, Kristiania.

eingeg. 23. März 1905.

Dr. Erik Nordenskiöld hat soeben¹ die von Dr. Jägerskiöld und Dr. I. Trägårdh aus dem Sudan heimgebrachten Wassermilben bearbeitet und darunter 6 neue Arten und 3 neue Gattungen beschrieben. Nach meiner Meinung befindet sich darunter noch eine distinkte neue Gattung, indem die (Sep. S. 10—11 Fig. 6 a—b) beschriebene neue Art *Teutonia loricata* Nordenskiöld nicht der Gattung *Teutonia* Koe-

⁹ Z. B. Masterman, Proc. Roy. Soc. Edinbg. Vol. 22. 1898. Schimkewitsch, Congrès intern. Zool. Moscou 1893. Schulz, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75. 1903 usw.

¹ E. Nordenskiöld, Hydrachniden aus dem Sudan, in: »Results of the Swedish Zool. Exped. to Egypt and the White Nil 1901 under the Direction of L. A. Jägerskiöld«, Nr. 20. A., Stockholm 1905. 29.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [28](#)

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

Artikel/Article: [Über Organisation und Knospung von Rhabdopleura.
795-806](#)