

VII. c₂

Phoronidea

von CARL I. CORI, Prag

Mit 24 Abbildungen

10794

Geschichtliches

Phoronis wurde von STR. WRIGTH 1856 im Bristol-Kanal entdeckt und erstmalig als neue Gattung und Art beschrieben. Dagegen war die zugehörige Larve bereits im Jahre 1845 von JOHANNES MÜLLER bei Helgoland gefunden und von ihm »*Actinotrocha*« genannt worden. Die Metamorphose der Actinotrocha-Larve in die *Phoronis* beobachtete als erster A. KROHN (1857).

Charakteristik

Die *Phoronidea* (*Prosopygia*, Hufeisenwürmer) werden in dem Kladus der *Tentaculata* (*Molluscoidea*) zusammen mit den Bryozoen und Brachiopoden vereint. Auch die Phoroniden besitzen,

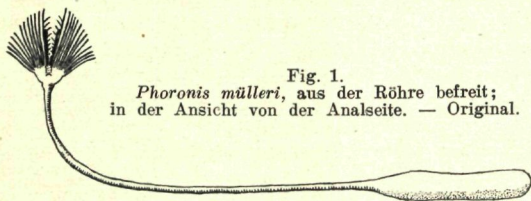


Fig. 1.
Phoronis mülleri, aus der Röhre befreit;
in der Ansicht von der Analseite. — Original.

wie die beiden anderen Formengruppen, am Vorderende eine Tentakelkrone. Der eigentliche Körper, der von einer selbsterzeugten Röhre geschützt wird, ist wurmförmig langgestreckt, nicht segmentiert und durch den Besitz einer zölomatischen Leibeshöhle ausgezeichnet. Es handelt sich um sessile Tiere, deren Körper mit der Wohnröhre jedoch nicht verwachsen ist (Fig. 1).

Technik des Sammelns und der Untersuchung

Phoronis bildet in der Gezeitenzone durch Verflechtung und enge Aneinanderlagerung ihrer Röhren Rasen oder treibt in Kalkfelsen oder in Muschelschalen Bohrgänge oder bewohnt den aus grobem Sand oder Schlick bestehenden Meeresgrund. Die rasenbildende *Phoronis* (Hafen von Neapel) wird mittels des sogenannten Kratzers, eines Netzes mit einem Schabeisen, das an einer Stange befestigt ist, durch Abkratzen von der Unterlage gesammelt. Um die felsbohrende *Phoronis* zu beschaffen, müssen die mit Hilfe einer Dredge erbeuteten kleineren, losen Kalksteine oder leere, morsch gewordene Schalen von Austern, *Pecten jacobaeus*, *P. maximus* oder *Venus verrucosa* u. a. in Aquarien sich selbst überlassen werden.

Wenn dann die Tiere in der Ruhe ihre Tentakelkronen entfalten, kann man die von *Phoronis* bewohnten Stücke herausfinden. Die den Sandgrund bewohnende *Phoronis* wird im seichten Küstenwasser mit einem Rechenetz, das an einer Stange befestigt ist und bei Berufsfischern zum Sammeln von kleineren Muscheln (*Venus gallina* usw.) in Verwendung steht, herausgebaggert oder in tieferem Wasser mit einer Rahmendredge gefischt. Die Schlick-*Phoronis* gewinnt man entweder mit einem Bodengreifer oder mit einer Schlammredge. Letztere muß genügend beschwert sein, damit sie wirklich in den Schlamm eingreift. Durch Ausschlämmen und Sieben des Schlammes bleiben dann in den Siebresten die sich als Schlammwürstchen präsentierenden *Phoronis*-Röhren zurück. Eine Verwechslung mit gewissen schlammbewohnenden Anneliden, die ähnlich aussehende Röhren bilden, ist möglich.

Für die Untersuchung der *Phoronis* im lebenden und konservierten Zustande, für Schnittserien usw. sind ganze, unverletzte Exemplare nötig. Durch Zerreißen der Röhren erhält man nur selten unlädierte Tiere. Folgende Methode liefert ohne besondere Mühe und ohne großen Zeitverlust befriedigende Resultate: Als Hilfseinrichtung zieht man ein etwa 10 cm langes Glasrohr in eine Kapillare aus, deren Lichtweite mit dem Lumen der *Phoronis*-Röhren annähernd übereinstimmt. An dieses Glasrohr steckt man einen etwa 20 cm langen Gummischlauch. Die Tiere werden in $\frac{1}{10}\%$ Alkohol-Seewasser betäubt. Das leere vordere Ende der Röhre reißt man ab; indem man die Kapillaröffnung der vorbereiteten Glasröhre an die *Phoronis*-Röhre ansetzt, kann man durch Saugen mit dem Munde am Gummischlauch das Tier in mehreren Etappen unverletzt aus ihrer Röhre herausziehen. DE SELYS-LONGCHAMP (1903) gibt an, daß die Tiere, wenn man ihre Röhren im Aquarium auf Sandgrund legt, dann die Wohnröhren verlassen, um sich in den Sand einzugraben.

Zur Narkose kann neben verdünntem Alkohol auch Kokain oder Magnesiumchlorid verwendet werden. Um die aus den Röhren befreiten Tiere in gestrecktem Zustand zu konservieren, überträgt man die narkotisierten Exemplare auf trockene Objektträger mittels einer Pipette, so daß sie nur von einer ganz geringen Wassermenge bedeckt sind, und tropft zunächst nur soviel Konservierungsflüssigkeit zu, daß die Adhäsion am Objektträger nicht aufgehoben wird. Auf diese Weise wird ein Krümmen oder Zusammenziehen der Tiere verhindert. Nach kurzer Zeit erlischt die Reaktionsfähigkeit, und nun überträgt man die Objekte in eine reichliche Menge von Konservierungsflüssigkeit. Für die Konservierung eignen sich die gebräuchlichen Konservierungsmittel, wie Sublimat, Formalin, Pikrinsäure, Chromosmiumessigsäure usw. Im gut gepflegten Aquarium lassen sich *Phoronis*, besonders die bohrenden Formen, wochenlang lebend erhalten, so daß man auch die auschwärmenden Larven auf diesem Wege gewinnen kann.

Eidonomie und Anatomie

Das Äußere. — *Phoronis* hat die Gestalt eines Wurmes (Fig. 1). Das Vorderende besitzt eine Tentakelkronen (Lophophor). Im Vergleich mit den Anneliden kann dieser

Körperabschnitt als Prosoma bezeichnet werden, während das Metasoma durch den restlichen, im Querschnitt runden, eigentlichen Körper dargestellt wird.

Am Prosoma befindet sich der weite, halbmondförmige Mund, der mit dem sogenannten Epistom geschlossen werden kann. Das Epistom ist seiner Genese nach das Prostomium (Akron) und geht aus der Epispähre der *Actinotrocha*-Larve hervor. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, überragt es die Mundöffnung; somit würde diese ventral gelegen sein. Anatomisch hat der Mund, im Hinblick auf den ge-

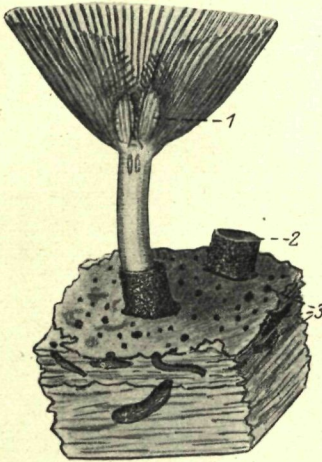


Fig. 2.

Phoronis hippocrepia, Habitusbild der forma perforans von Roscoff. 1 Eigelege; 2 das hervorragende kurze Stück der Wohnröhre, das mit Sandkörnchen beklebt ist; 3 Bohrgänge von *Cliona* in der Schale von *Pecten*; von der inneren Tentakelreihe sind nur jene zu beiden Seiten der Mittellinie gezeichnet. — Original.

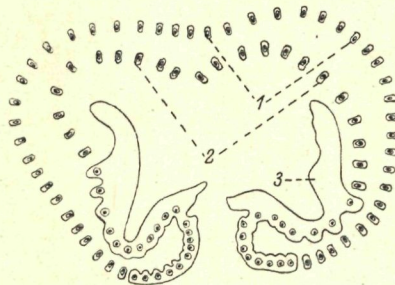


Fig. 3.

Phoronis hippocrepia; Querschnitt durch die Tentakelkrone zur Demonstration der Anordnung der Tentakel. 1 äußere, 2 innere Reihe der Tentakel; 3 Lophophororgan. — Original.

ringen Umfang des Epistoms, eine terminale Lage.

Auf der aboralen Seite der Mundklappe liegt im Zusammenhange mit dem schleifenförmig gekrümmten Darm in geringer Entfernung von der Mundspalte die Afteröffnung, und beiderseits dieser finden sich die beiden Nephropori (Fig. 2, 11).

Die Tentakelkrone erweist sich durch die Entwicklungsgeschichte als eine postorale Bildung. Es läßt sich eine äußere und eine innere Tentakelreihe unterscheiden, welche letztere dorsal vom Mund bis zur Medianebene reicht und hier ihre Zuwachsstelle besitzt. Die beiden jüngsten Tentakel finden sich daher hinter dem Epistom. Der Grundriß des Tentakelkranzes hat Hufeisengestalt (Fig. 3). Er umgrenzt einerseits die Mundöffnung und andererseits mit seiner Konkavität einen Raum rückwärts vom Munde, die Lophophor-Konkavität, welche als Brutraum für Eigelege dient. Vom Boden der Lophophor-Konkavität (das ist das Gebiet des Zerebralganglions) kann es zur Entwicklung eines Paares keulenförmiger Epithelwucherungen, der sogenannten Lophophororgane, kommen, die möglicherweise Bildungen wie Primärtentakeln entsprechen könnten (Fig. 9).

Die entfaltete Tentakelkrone hat die Gestalt eines Trichters und erscheint vom Metasoma durch eine seichte Einschnürung abgegrenzt (Fig. 23). Ihrer Entstehung nach sind die Tentakel Ausstülpungen der Leibeswand im Umkreise des Mundes. An ihrem Aufbau beteiligen sich alle Schichten derselben. Die Tentakel sind hohl und von einer Peritonealschicht ausgekleidet. Daher hat die Tentakelhöhle den Charakter des Zöloms. Jeder Tentakel enthält an seiner dem Munde zugekehrten Seite ein am distalen Ende blind geschlossenes Blutgefäß (Fig. 7, 10). Der ganze Tentakelapparat ist durch eine Basalmembran des Epithels gestützt. Durch die Tätigkeit des Wimperepithels der Tentakelkrone wird ein Aspirationsstrom im Wasser erzeugt, der den Austausch der Atemgase ermöglicht und gleichzeitig Nahrung herbeischafft.

Das Metasoma verjüngt sich gegen die Ansatzstelle des Lophophors ein wenig, während das Hinterende in der Ausdehnung etwa eines Fünftels der ganzen Körperlänge bulbös aufgetrieben ist zur Fixierung des Tieres in der Röhre bzw. zur Bildung eines Widerlagers beim Zurückziehen in die Wohnröhre. Die Leibeswand läßt, mit Ausnahme des verdickten Hinterendes, das glattwandig ist, zahlreiche Ringfalten erkennen.

Dem Gesamteindruck nach kann man die Färbung der *Phoronis* als fleischfarben bezeichnen. Die Lophophorbasis kann jedoch durch ein dem Körperepithel eingelagertes Pigment blaß zinnoberrot gefärbt erscheinen. Im Metasoma lassen sich durch die Leibeswand hindurch die rotes Blut enthaltenden Blutgefäße erkennen.

Abgesehen von einer sekundär zustande gekommenen Asymmetrie der Längsmuskelschicht der Leibeswand ist der Bauplan der *Phoronis* ein symmetrischer. Die Medianebene wird durch die beiden Schenkel des u-förmig gebogenen Darmrohres bestimmt. Über die Orientierung des Körpers in bezug auf ventral und dorsal gibt die Entwicklungsgeschichte Aufschluß. Auf Grund dieser wäre die Oberfläche des ganzen Metasoma als ventrale Körperregion anzusprechen, da sie aus einem Bruchsack der ventralen Partie der Leibeswand der Larve hervorgeht. Die larvale Dorsalseite ist dagegen durch die sekundäre Verlagerung des Afters vom Hinterende in nächste Nähe des Mundes verkürzt. Unter Bezugnahme auf das verwandelte Tier erweisen sich als zweckmäßiger die Bezeichnungen oral für das Gebiet unterhalb des Mundes bis zum Hinterende, und anal für die Region unterhalb des Afters bis zum Leibesende.

Die Leibeswand im Bereiche des Metasoma besteht aus dem einschichtigen Körperepithel, das außen eine dünne Cuticula ausscheidet. Dann folgt eine Ringmuskel-, als dritte eine Längsmuskelschicht und als vierte das somatische Peritoneum (Fig. 4). Das äußere Körperepithel hat den Charakter eines einschichtigen gemischten Epithels und besteht aus Deck-Drüsen- und Stützzellen, deren gegenseitiges Massenverhältnis je nach der Körperregion wechselt. Am Grunde des Körperepithels finden sich noch Zellen, die wohl als Ersatzzellen von embryonalem Charakter aufzufassen sind. An seiner Basis scheidet das Epithel besonders im Gebiete der Tentakelkrone eine Basalmembran aus.

Im genetischen Zusammenhange mit dem Körperepithel steht die Wohnröhre der *Phoronis*. Die Grundlage für diese bildet nach der Verwandlung der Larve eine Sekretauusscheidung des Körperepithels in Form eines durchsichtigen, zarten Schlauches. Bei den in Kalkgestein und Muschelschalen bohrenden *Phoronis*-Arten dient diese Sekretöhre zur Auskleidung der Bohrgänge, und nur das aus dem Substrat hervor-

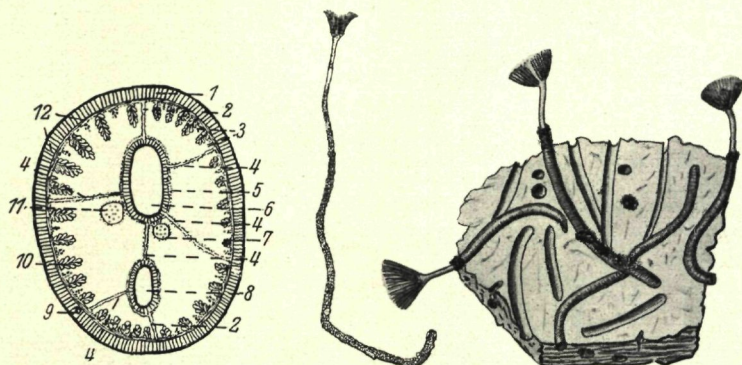


Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 4. *Phoronis hippocrepia*; schematischer Querschnitt durch das Metasoma.

1 Körperepithel; 2 Hauptmesenterium; 3 Somatopleura; 4 Nebenmesenterium; 5 Splanchnopleura; 6 Vormagen; 7 Mediangefäß; 8 Intestinum; 9 linker Lateralrohr; 10 Band der Längsmuskulatur; 11 Lateralgefäß; 12 Ringmuskelschicht. — Original.

Fig. 5. *Phoronis mülleri* von Helgoland, in der Wohnröhre, die mit Sandkörnchen bedeckt ist. — Original.

Fig. 6. *Phoronis hippocrepia* von Roscoff; ein Stück Austernschale gespalten, um die von *Phoronis* hergestellten Bohrgänge, bzw. ihre Wohnröhren sichtbar zu machen. — Original.

ragende kurze Röhrenstück überzieht sich mit Sandkörnchen und dergleichen (Fig. 2). Bei den anderen *Phoronis*-Formen tritt die bei der Bildung an ihrer Oberfläche offenbar noch klebrige Röhre mit dem Sediment unmittelbar in Berührung und verbindet sich mit Partikelchen desselben. Dadurch erhält die *Phoronis*-Wohnröhre je nach der Beschaffenheit des Substrates ihren Charakter. An dem Hinterende hat die Röhre eine im Vergleich zum Röhrenlumen verengte Öffnung und erscheint ein wenig blasig aufgetrieben (Fig. 5).

Die Frage, ob *Phoronis* die von *Cliona* hergestellten Bohrgänge im kalkigen Substrat bezieht oder ob sie selbsttätig Gänge herstellt, ist dahin zu beantworten, daß zweifelsohne das letztere der Fall ist. In überzeugender Weise wird diese Tätigkeit demonstriert, wenn man eine von *Phoronis* bewohnte Austernschale in ihre Lamellen spaltet und dann den Verlauf der glattwandigen Bohrgänge in vollständiger Übereinstimmung mit der Form der Sekretöhren des in Rede stehenden Tieres findet. Der Chemismus des Bohrens ist noch nicht untersucht worden (Fig. 6).

Die Ringmuskelschicht des Muskelschlauches der Leibeshöhle, die sich aus zirkulär angeordneten Muskelementen zusammensetzt, erinnert in ihrem histologischen Charakter an die Ringmuskeln der Anne-

liden. Die Längsmuskelschicht bildet eine zusammenhängende Schicht nur im vordersten und hintersten Abschnitt des Körpers. Dagegen erscheint sie in der mittleren Körperregion durch Faltung in einzelne Muskelfahnen aufgelöst, d. h. in Gruppen von Muskelzellen, die in die Leibeshöhle vorspringende Muskelbänder bilden (Fig. 4). Dabei ist bemerkenswert, daß die Muskelbänder, die in der mittleren Rumpregion auf der rechten Seite stärker entwickelt sind als linksseitig, eine Asymmetrie im Aufbau der Körperwand bewirken. Ihre Zahl und Anordnung gewährt Anhaltspunkte für die Systematik.

Die innerste Schicht der Leibeswand wird vom somatischen Anteil des Zölomepithels gebildet. Im vorderen und hinteren Abschnitt des Körpers, in dem die Längsmuskelschicht schwach entwickelt ist, ist die Somatopleura durch ein einschichtiges Epithel gebildet. In der mittleren Körperregion, wo die Längsmuskulatur in Muskelbänder

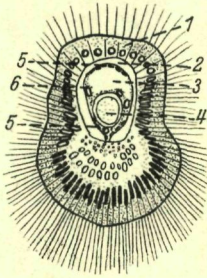


Fig. 7.
Phoronis hippocrepia; Querschnitt eines Tentakels. — 1 Körperepithel; 2 Stützmembran; 3 Zölom; 4 Tentakelgefäß; 5 Muskelfibrillen; 6 Peritoneum.
Original.

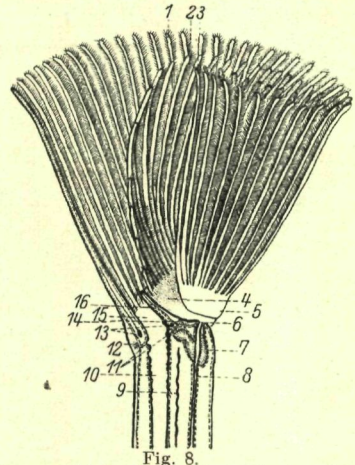


Fig. 8.
Phoronis; Schema des halbierten Vorderendes. 1 Tentakel der äußeren, 2 der inneren Reihe; 3 Tentakel am Ende des Lophophorarmes; 4 Lophophorkonkavität; 5 Lophophor; 6 After; 7 Nephridium; 8 Darm; 9 Mediangefäß; 10 Ösophagus; 11 Diaphragma; 12 Ringnerv; 13 Lophophorgefäß; 14 Zerebralganglion; 15 Mundspalte; 16 Epistom.
Original.

aufgelöst erscheint, häufen sich die Peritonealzellen in den Rinnen zwischen den Muskelfahnen (Fig. 4).

Die hohlen Tentakel zeigen den gleichen Schichtenbau wie die Leibeswand. Bemerkenswert ist die starke Ausbildung der Basalmembran zu einem Stützskelett der ganzen Tentakelkrone. Die beiden Muskelschichten sind hier wohl nur durch zarte und distant angeordnete Muskelfasern vertreten. Ihnen verdankt der einzelne Tentakel eine selbständige Beweglichkeit (Fig. 7).

Das Nervensystem setzt sich aus einem Zerebralganglion, einem Ringnerv und einem oder zwei Längsnerven zusammen. Bemerkenswert ist die epitheliale Lage aller Teile des Nervensystems. Das Gehirnganglion ist der Wand der Lophophor-Konkavität eingelagert und bildet hier eine Verdickung des ektodermalen Leibeswandepithels durch An-

häufung von Ganglienzellen und Nervenfibrillen. Man kann mit einiger Sicherheit annehmen, daß die Region des Ganglions dem Gebiete der Scheitelplatte der Larve entspricht. Aus dem Ganglion entspringen Nerven, deren Organzugehörigkeit sich nicht genau feststellen läßt. Aber Nerven können in Lophophor, im Epistom und in den Tentakeln nachgewiesen werden. Ein anderer Teil dieser aus dem Hirnganglion entspringenden Nervenbahnen bildet einen geschlossenen Nervenring (als eine Verdickung des Körperwandepithels) an der Basis des Lophophors (Fig. 8). Mit dem Zerebralganglion steht ferner ein auf der analen Körperseite links von der Mittellinie verlaufender Nerv in Verbindung. Seine Lage im Leibeswandepithel ist durch die Ansatzstelle des linken Lateralmesenterium bestimmt (Fig. 4). Manche *Phoronis*-Arten, wie *Ph. architecta* und *Ph. pacifica*, besitzen auch noch einen rechten solchen Längsnerven, der in jedem Fall immer nur von einem einzigen an beiden Enden verjüngten und bis in die Ampulle des Metasoma reichenden Achsenzylinder von ansehnlichem Querschnitt repräsentiert ist. Man hat diese Achsenzylinder mit den im Bauchmark der Anneliden vorkommenden sogenannten Neurochorden verglichen. Nach dieser Auffassung würde diese Nervenleitung motorischer Natur sein und zur raschen Fernleitung von Erregungen dienen. Eigentlich macht dieser Teil des Nervensystems den Eindruck der Reduktion, wofür auch der Umstand spricht, daß bei den meisten *Phoronidea* der wohl ursprüngliche paarige Nerv durch Wegfall seines rechten Partners unpaar geworden ist. Ein Vergleich des Nervensystems der Phoroniden mit jenem anderer zölomater Invertebraten würde eine eingehende Diskussion erfordern, wofür hier der Raum fehlt. Abgesehen von den sogenannten Lophophor-Organen, die sich aus Wimper- und Drüsenzellen sowie Nervenelementen zusammensetzen und die als Sinnesorgane gedeutet wurden, fehlen andere und spezifische Sinnesorgane. Manche *Phoronis*-Arten besitzen an Stelle der genannten Organe grubenartig vertiefte Epithelverdickungen (Fig. 9).

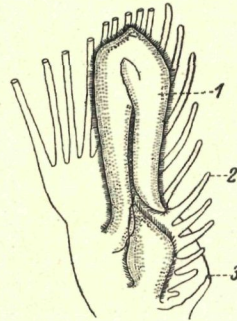


Fig. 9.
Phoronis hippocrepia;
Lophophororgan.
1 Lophophororgan; 2 Tentakel
der inneren Reihe;
3 Epistom. — Original.

Der Darmkanal bildet eine U-förmige Schleife, deren beide Schenkelenden durch den Mund und den ihm benachbarten After gegeben sind. Den absteigenden Schenkel der Darmschleife stellt der Ösophagus und der Vormagen, den aufsteigenden Schenkel der Magen, der Darm und das Rectum dar. Am Aufbau der Darmwand beteiligt sich das Darmepithel, eine Ring- und Längsmuskelschicht und das splanchnische Peritoneum.

Der Mund wird von den Tentakeln der äußeren und inneren Reihe reußenartig umgrenzt. An seiner analen Seite ist er vom Epistom, das als Klappe funktioniert und eine Oberlippe (Kopflappen, Akron) darstellt, überdacht (Fig. 8).

Der Ösophagus ist trichterartig erweitert und mit Wimperepithel ektodermaler Herkunft ausgekleidet. Am lebenden Tier läßt sich dieser Darmabschnitt durch seine braungelbe Färbung von dem sich anschließenden Mitteldarm abgrenzen.

Der nun folgende, bis zum Körperende reichende Darmteil wird als Vormagen bezeichnet. Er ist durch eine wimpernde Typhlosolis ausgezeichnet, die sich in den angrenzenden Magen fortsetzt. Letzterer stellt einen erweiterten, braun pigmentierten Abschnitt des Darmes im Gebiete des bulbösen Körperendes dar. Zwischen dem Magen und dem sich anschließenden Intestinum ist eine Ringklappe eingeschaltet. Hier im Darm, der ein gleichmäßig dünnes Rohr darstellt, wird die verdaute und extrahierte Nahrung zu spindelförmigen Kotballen formiert. Mit dem After mündet das kurze Rectum auf einer Afterpapille nach außen.

Über die Verhältnisse der Leibeshöhle der *Phoronis* gibt die Entwicklungsgeschichte wichtige Aufschlüsse. Es kommen zwei Paar Zölomsäcke zur Anlage. Das eine betrifft die Region des Lophophors (I. Somit) und das andere das Metasoma (II. Somit). Das bedingt die Bildung eines dorsoventralen Mesenterium des Darmes und eines Dissepimentes, des sogenannten Diaphragma, zwischen dem vorderen und hinteren Leibeshöhlsack, an der Grenze von Tentakelkrone und Rumpf. Dem eben verwandelten Tier fehlt zunächst der dorsale Anteil des Mesenterium zwischen seinen beiden Schenkeln. In der Folge kommt es jedoch zur Ausbildung von sekundären oder Nebenmesenterien des Darmes. Eines dieser ist das rechte und linke laterale Mesenterium des oralen und analen Darmschenkels, das aus den Aufhängebändern des rechten und linken Nephridium hervorgeht. Beide Nephridienmesenterien verbinden sich mit dem Ösophagus, das linke verlötet sich auch noch mit dem Intestinum. Auf diese Weise wird das Hauptmesenterium in seinem Anteil zwischen den Darmschenkeln sekundär vervollständigt. Der Vormagen wird ferner durch bindegewebige Stränge, die vom Peritoneum zwischen den Muskelbändern ausstrahlen und am besagten Darmabschnitt inserieren, in der Leibeshöhle fixiert (Fig. 4).

Durch die erwähnten Mesenterien wird die Leibeshöhle des Rumpfes in Kammern geteilt; da jedoch diese Aufhängebänder des Darmes vielfach Durchbrechungen aufweisen und die Nebenmesenterien nicht durch die ganze Länge des Metasoma reichen, so ist die Unterkammerung der Leibeshöhle nur unvollkommen. Die Mesenterien enthalten vielfach auch Muskelemente.

Das Diaphragma bilden im Zusammenhang mit seiner Entstehung zwei Epithelblätter. Seine Insertion an der Leibeswand liegt im Niveau des zirkumoralen Nervenringes. Äußerlich ist die Insertionsstelle durch eine leichte Einschnürung zwischen Lophophor und Metasoma angedeutet. Nur der Ösophagus durchsetzt dieses Septum, während der Enddarm unterhalb desselben ausmündet. Funktionell dürfte dem Diaphragma die Aufgabe zukommen, bei den Kontraktionen des

Rumpfabschnittes den Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit auf das Gebiet der Tentakelkrone abzufangen und zu mildern (Fig. 8, 11, 24).

Phoronis besitzt ein geschlossenes Blutgefäßsystem mit Blut, welches durch hämoglobinhaltige Erythrozyten rot gefärbt erscheint. Im Rumpfabschnitt finden sich zwischen den beiden Darmschenkeln 2 Hauptgefäßstämme, ein rechtes (Mediangefäß) und ein linkes stärkeres (Lateralgefäß genannt). Beide sind zu beiden Seiten des medianen Darmmesenterium am absteigenden Darmschenkel durch kurze Mesenterien befestigt. Diese Gefäßzüge stehen im Gebiete der Umbiegungsstelle der Darmschleife durch Anastomosen und durch einen Blutsinus in der Magenwand untereinander in Verbindung. Dazu kommt noch, daß das Lateralgefäß mit einer großen Anzahl kurzer, blind geschlossener, kontraktiler Seitenzweige (Gefäß-Coeca) besetzt ist, die in ihrer Gesamtheit ein ansehnlich großes Blutreservoir darstellen. Die zweite für einen geschlossenen Blutkreislauf notwendige Beziehung der beiden Hauptgefäße ist durch einen Gefäßring in der Lophophorhöhle, das Lophophorgefäß, gegeben (Fig. 10).

Wie erwähnt, funktioniert die Tentakelkrone auch als Kiemena p p a r a t. Jeder Tentakel enthält ein Gefäß, und alle Tentakelgefäße entspringen aus dem Lophophorgefäße. Auf die besondere Form dieses Gefäßringes mit seiner Unterteilung in zwei übereinander liegende Bluträume, die mit dem gegabelten proximalen Ende jedes Tentakelgefäßes zur Scheidung des arteriellen und venösen Blutes in Verbindung stehen, soll hier nicht näher eingegangen werden, da die Verhältnisse aus dem Schema des Blutgefäßsystems ersichtlich sind (Fig. 7, 10).

Der Blutkreislauf findet so statt, daß das venös gewordene Körperblut durch Pulsation des Mediangefäßes von hinten nach vorn in die Tentakelgefäße strömt und hier arteriell gemacht wird. Das regenerierte Blut fließt dann durch das Lateralgefäß in den Körper zurück. In Wirklichkeit erfolgt aber die Blutzirkulation nicht in solcher Regelmäßigkeit; vielmehr schwankt speziell in den Tentakelgefäßen die Blutmenge hin und her, was nicht anders möglich ist, da die Tentakelgefäße einfach sind, bzw. eine in die Länge gezogene Blutgefäßschleife darstellen.

Daß auch die Lumina der Blutgefäße von *Phoronis*, wie bei allen zölomaten Tieren, Lückenräume darstellen, die auf das Blastozöl zurückzuführen sind, ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie. Die Gefäße besitzen nebst der peritonealen Zellschicht auch eine Muscularis und ein Endothel.

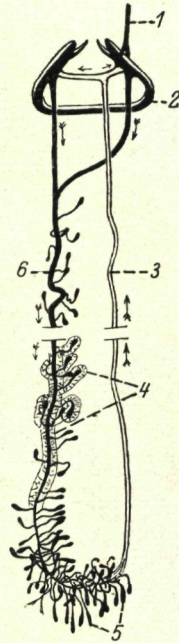


Fig. 10.

Schema des Blutgefäßsystems von *Phoronis*.

- 1 Tentakelgefäß; 2 Lophophorgefäß; 3 Mediangefäß; 4 Fettkörper; 5 Gefäßzotten des Lateralgefäßes; 6 Lateralgefäß. — Original.

Das *Phoronis*-Blut besteht aus ungefärbtem Blutplasma und aus kern- und hämoglobinhaltigen Blutkörperchen. Letztere sind rund in der Flächenansicht und erscheinen konvex-konkav in der Seitenansicht. Ihr Durchmesser beträgt bei erwachsenen Tieren je nach der Art 10 bis 15 μ . Bei eben verwandelten Exemplaren sind die Maße der Erythrozyten um die Hälfte kleiner. Die Vermehrung erfolgt in der Jugend karyokinetisch.

Die Verbindung der Leibeshöhle mit der Außenwelt besorgt ein Paar Zölokanäle, gewöhnlich Nephridien genannt. Der Actinotrocha kommt ein Nephridium nach dem Typus eines Protonephridium zu, das außerhalb des Zöloms bzw. in der primären Leibeshöhle der Krage region gelegen ist. Dagegen gehört das Nierenorgan des verwandelten Tieres dem zweiten Metasomzölom an. Daher können zwischen dem Larvenorgan und dem definitiven Nephridium keine Beziehungen bestehen. Über die Entstehung des Imago-Nephridium liegen keine Beobachtungen vor.

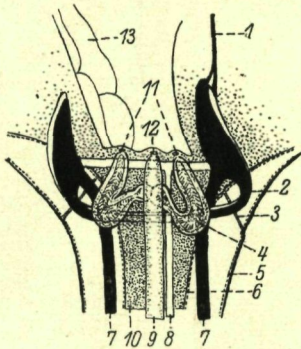


Fig. 11.

Schema des Nephridium von *Phoronis*.
 1 Tentakelgefäß; 2 Lophophorgefäß;
 3 Diaphragma; 4 Nephridium;
 5 Somatopleura; 6 Splanchnopleura;
 7 rechter und linker Gabelast des
 Lateralgefäßes; 8 Mediangefäß;
 9 Intestinum; 10 Oesophagus;
 11 Nephropori; 12 After;
 13 Lophophororgan. — Original.

Die paarigen Nephridien finden sich zu beiden Seiten des Enddarmes unterhalb des Diaphragma in retroperitonealer Lage. Das einzelne Organ hat die Form eines zu einer Schleife gebogenen, ziemlich weiten Kanals, der sich mit der Leibeshöhle mittels eines Nephrostoms verbindet. Im Zytoplasma der Wimperzellen, welche die Wand des Nierenkanals aufbauen, werden Exkretkörnchen eingelagert. Am lebenden Objekte ist der Nierenapparat nicht leicht zu überblicken. Immerhin gelingt es bei entsprechend starkem Druck mit dem Deckglas, die allgemeine Form und die Gestalt der Nephrostome (von Bedeutung für die Systematik!) festzustellen. Auch läßt sich die Entleerung von Harn nebst spindelförmigen Körpern, deren Herkunft und physiologische Bedeutung noch nicht voll aufgeklärt ist, durch die Nierenpori beobachten. Letztere liegen zu beiden Seiten des Afters, treten aber wenig hervor. Die Nierenorgane funktionieren auch als Gonodukte (Fig. 11, 24).

Das „Fettgewebe“ geht aus dem Gefäßperitoneum des Lateralgefäßes und seiner Gefäß-Zöka hervor. Die sehr charakteristischen großen Zellen dieses Gewebes enthalten verschiedene Einschlüsse, wie degenerierende rote Blutkörperchen, Pigment, und besonders auffallend sind jene „spindelförmigen Körper“, die durch die Nieren nach außen entleert werden. Eine erneute Untersuchung mit modernen Methoden des in Rede stehenden Gewebes in Bezug auf seine Entstehung, gewebliche Beschaffenheit und Funktion wäre sehr erwünscht.

Fortpflanzung

Phoronis ist Zwitter. Die primordialen Geschlechtszellen entstehen im peritonealen Überzug jenes Abschnittes des Lateralgefäßes, welcher der Ampulle des Hinterendes angehört. Von hier aus breiten sich die Gonadenzellen auf die Gefäßzotten aus, wo sie sich, von dem sogenannten Fettgewebe umgeben, weiter entwickeln. Die Geschlechtsprodukte gelangen durch Dehissenz in die Leibeshöhlenflüssigkeit, in der sie erst ihre Reifung durchmachen. Schließlich werden sie durch die Nierenkanäle nach außen entleert.

Die Eier sind groß (Durchmesser je nach der Art 50 bis 120 μ); die Spermien haben die Form von Geißelzellen. Die Reifung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte erfolgt entweder gleichzeitig, oder es liegt Proterandrie vor. Im ganzen sind unsere Kenntnisse, die Geschlechtsorgane und Geschlechtstätigkeit betreffend, noch recht lückenhaft.

Ontogenese

Phoronis mülleri legt ihre Eier direkt ins Wasser ab. Bei anderen Arten werden sie in die Lophophorkonkavität entleert, wo auch die Befruchtung stattfindet, und hier durchlaufen die Gelege im Schutze der Tentakelkrone ihre Embryonalentwicklung bis zur jungen Larve. Ausnahmsweise geschieht Selbstbefruchtung der Eier bereits in der Leibeshöhle, wo auch die Entwicklung bis zur Larve vor sich gehen kann.

Die Furchung ist eine totale und nicht ganz regelmäßige. Im Achterstadium werden 4 Mikromeren und 4 Makromeren, die nur einen geringen Größenunterschied aufweisen, gebildet. Es resultiert dann eine regelmäßige Zöloblastula. Ein auffälliger Unterschied in der Größe der Zellen für das spätere Ekto- und Entoderm besteht nicht. Die Gastrulation erfolgt nach dem Typus der Invagination. Der Blastoporus ist zunächst weit, und sein Verschluss vollzieht sich entlang der späteren Ventralseite der Larve in der Richtung nach vorn. Der verbleibende Rest wird bei der Bildung des Stomodaeum in die Tiefe versenkt.

Mit diesen eben geschilderten Vorgängen ist die Ausbildung des Larvenzustandes eingeleitet. Die Epispäre hat die Form eines über die Mundöffnung vorspringenden Daches und wird als Kopfschild bezeichnet. Sein bewimperter Rand entspricht dem präoralen Wimperkranz. Am Kulminationspunkt des Schildes ist eine Scheitelplatte ausgebildet. Unterhalb des Mundes wird bei jungen Larven zunächst die Partie der Hyposphäre von einer wulstartigen Epithelverdickung, d. i. einem postoralen Wimperkranz in dorso-ventraler Richtung, begrenzt. Diese postorale Partie hat man »Kragen« oder »Schurz« genannt. Im Sinne der Oberflächenvergrößerung wird in der Folge der postorale Wimperkranz in die Larvententakel umgebildet. In der zirkumanalen Zone entsteht ferner ein nach voller Ausbildung recht breiter präanaler Wimperkranz. In diesem Entwicklungsstadium hat die Leibeshöhle der Larve durchaus die Eigenschaft der primären Leibeshöhle, die jedoch zahlreiche Mesenchymzellen enthält. Zu beiden Seiten des Afterdarmes kommt es zur Anlage je eines Larvennephridium (Protonephridium) (Fig. 12).

Weiterhin verlängert sich der hyposphärische Abschnitt der Larve,

und dann stülpt sich an seiner ventralen Seite unterhalb der Kragenregion die Leibeshöhle in Form eines schlauchartigen Säckchens gegen die Leibeshöhle ein. Diese sackartige Einstülpung ist die Leibeshöhle des künftigen Metasoma der *Phoronis* nach ihrer Verwandlung. Damit hat die Larve jene charakteristische Form erlangt, wie sie unter dem Namen *Actinotrocha* von JOH. MÜLLER beschrieben worden ist (Fig. 13).

Der Darm einer vollausgebildeten Larve setzt sich aus 3 gut voneinander unterscheidbaren Abschnitten zusammen: dem Stomodaeum, dem Mesenteron und dem sehr kurzen Proctodaeum. Dem Munde ist

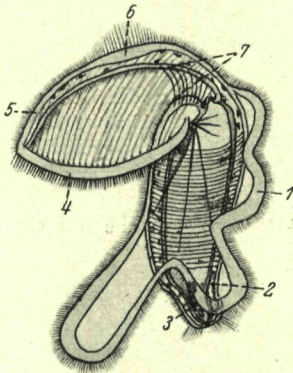


Fig. 12.

Actinotrocha hatscheki der *Phoronis hippocreptia*, in Roscoff im Aquarium aufgezogen. — 1 postoraler Wimperkranz in Tentakel ausgezogen, die die Kragenregion begrenzen; 2 zweites Zölomsäckchen; 3 Protonephridium; 4 präoraler Wimperkranz umsäumt den Kopfschild; 5 Kopfschild; 6 Scheitelplatte; 7 Mundpforte. — Original.

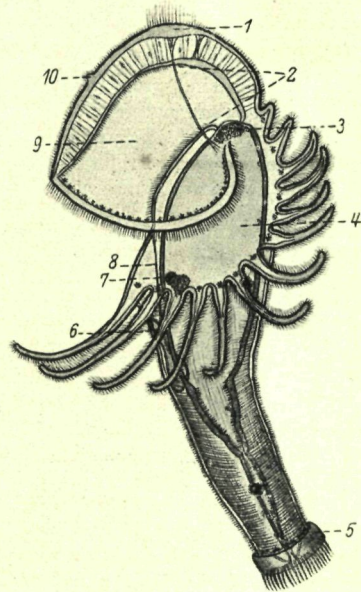


Fig. 13.

Actinotrocha branchiata (Larve von *Phoronis mülleri*), aus dem Plankton von Helgoland; nach dem Leben. 1 Scheitelplatte; 2 Mund; 3 Leberdivertikel; 4 Magen; 5 präoraler Wimperkranz; 6 Metasomdivertikel; 7 Larvennephridium und Anlage der Erythrozyten; 8 Muskelband; 9 Vestibulum; 10 Sinnesorgan des Kopfschildes. — Original.

ein ansehnlich großer Vorraum (Vestibulum) vorgelagert, der durch den Kopfschild und die Kragenfläche begrenzt wird. Als Mundring kann man anatomisch jene Partie des Vestibulum auffassen, in der unvermittelt Ringmuskulatur auftritt. Hier inserieren einerseits Muskelfasern (Dilatatoren des Mundes), die an der Leibeshöhle im Gebiete des Kragens ihre zweite Anheftung finden, und andererseits die Längsmuskulatur der Speiseröhre. Letztere besitzt eine kräftige Bewimperung und ist vom Mesenteron durch eine Ringklappe geschieden. Der Mitteldarm, auch Magen genannt, von der Form einer länglichen Blase, setzt sich aus einem größeren Abschnitt, in dem die Verdauung erfolgt, und aus einer kleineren hinteren Kammer mit kräftigen Wimperhaaren zur Formierung der Faeces-Ballen zusammen.

Am Pylorusabschnitt weist der Magen rechts und links je ein kleines Divertikel auf, das an der lebenden Larve sepia Braun gefärbt ist und eine sehr zarte Wimperung besitzt. Diese Magendivertikel wurden von MASTERMAN als Chorda-Anlage und von WILEY als Anlagen von Kiemenspalten gedeutet. In den Zellen, welche die besagten Magenaus-sackungen zusammensetzen, lassen sich Kügelchen einer fettähnlichen Substanz (Osmiumreaktion) und zwischen diesen feine Körnchen eines braungelben Pigments feststellen. Es handelt sich hier um larvale Differenzierungen der Magenwand, deren Deutung in dem oben angedeuteten Sinne keine Berechtigung hat. Wenn man diesen Bildungen einen Namen geben wollte, könnte man sie als Leberdivertikel bezeichnen (WAGNER 1847).

Wichtige Vorgänge während des Larvenlebens betreffen die Bildung des Mesoderms. Die Angaben über diese Frage sind nicht einheitlich. Nach DE SELYS-LONGCHAMPS, dem letzten Untersucher der Entwicklung von *Phoronis*, handelt es sich nicht um die Entstehung eines enterischen Mesoderms in Form von Darmdivertikeln (CALDWELL, MASTERMAN), sondern dieses gehe ausschließlich aus solitären Mesodermzellen hervor, die schon bei der Gastrulation im Gebiete des Blastoporus aus dem Entoderm in die Leibeshöhle übertreten und sich später epithelartig zu Mesodermblasen zusammenschließen. Auf diese Weise entsteht zu beiden Seiten des

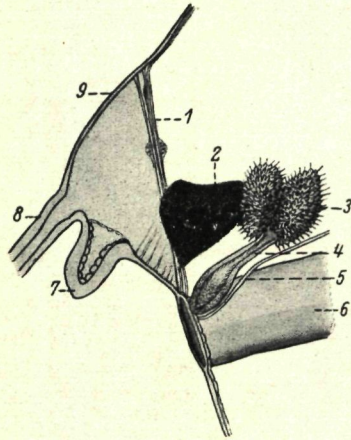


Fig. 14.
Phoronis mülleri, Larvennephridium und Bildungsstätte der Erythrozyten (nach dem Leben). — 1 Muskelband; 2 Bildungsstätte der Erythrozyten; 3 Solenozyten des Nephridium, 4 Ausführungsgang desselben; 5 larvales Septum (s. S. VII. c 113); 6 Metasomdivertikel; 7 Anlage eines definitiven Tentakels; 8 Larvententakel; 9 Fläche des Kragens. — Original.

larvalen Enddarmes je ein zunächst kleines Zölomsäckchen, das sich in der Folge immer mehr ausweitet und schließlich bis in das Gebiet des Kragens reicht, unter Bildung einer Somato- und Splanchnopleura und eines ventralen Darmmesenterium.

Mit dem Wachstum des eben erwähnten Zölomsäckchenpaars steht in engem Zusammenhang die allmähliche Verlagerung des Larvennephridium aus dem Gebiete seiner ersten Anlage zu beiden Seiten des Proctodaeum nach vorn bis in die Region des Kragens. Nach Erlangung der maximalen Größe des zuerst gebildeten Zölomsäckchenpaars liegt dann das Nephridium der Vorderwand der Zölomblasen auf, die als larvales Septum bezeichnet wird. In diesem Stadium besteht die Larvenniere aus einem schlauchförmigen Ausführungsgang, der zu beiden Seiten der Öffnung der Metasomeinstülpung der Leibeshöhle nach außen mündet. Das innere Ende des Nierenkanals erweitert sich zu einer dünnwandigen Blase, der mit kurzen, engen Röhren Solenozytenzellen in großer Zahl aufsitzen. Jede solche Terminalzelle hat einen feinen protoplasmatischen Fortsatz gegen die Leibeshöhle. Die Wimperlamelle spielt in dem röhrenartigen Verbindungsstück (Fig. 14).

Im Gebiete der Nephridien lenkt die Aufmerksamkeit des Beobachters je ein roter rundlicher Körper auf sich, der die Anlage von Erythrozyten aus Mesenchymzellen ist. In dieser Larvenperiode sind auch schon die beiden Hauptgefäße der *Phoronis* in der dorsalen Wand des Magens als kanalartige, durch Deshisenz in der Splanchn-

nopleura entstandene Räume angelegt. Auch die Gefäßzöka kommen jetzt zur Ausbildung. Die beiden Gefäßanlagen stehen in offener Verbindung mit dem Blastozöl im Gebiete des Kragens (Fig. 14).

Sobald unterhalb der Larvententakel die imaginalen Tentakel hervorzusprossen beginnen, schließen sich in dieser Region solitäre Mesenchymzellen zu einem zweiten Zölmsackpaar zusammen, das die nachherige Lophophorhöhle auskleidet. Durch den Kontakt des ersten und zweiten Mesodermsackpaares entsteht die als *Diaphragma* bezeichnete Scheidewand des verwandelten Tieres zwischen der Lophophorhöhle und der Leibeshöhle des Metasoma (Fig. 8, 11, 24).

Das Leibeshöhlsystem einer Actinotrocha setzt sich dann zusammen aus dem Blastozöl des Kopfschirmes, aus der Anlage eines ersten zunächst eng begrenzten Zölmsackpaares als Auskleidung der nachherigen Lophophorhöhle und aus einem zweiten sehr geräumigen Zölmsackpaar des Metasoma.

Den reinen Typus der Trochophora stellt die Actinotrocha demnach nur solange dar, als das Metasomzölom eben erst in Bildung begriffen ist. Mit der Fertigstellung der beiden Zölmsackpaare entspräche sie einer Annelidenlarve, bei der die Bildung des Metasoma gerade einsetzt.

Ein bemerkenswerter und interessanter Vorgang ist die Verwandlung der Larve in das definitive Tier. Da sich die Metamorphose rasch vollzieht, ist die Verfolgung der sich dabei abspie-

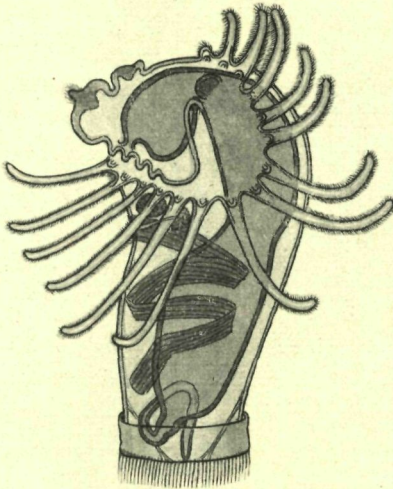


Fig. 15.

Actinotrocha branchiata, knapp vor der Verwandlung, aus dem Plankton von Helgoland; nach dem Leben. — Original.

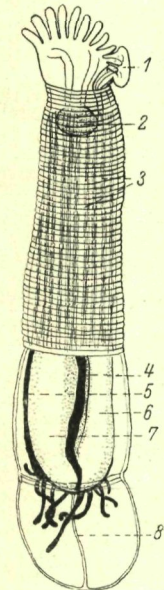


Fig. 16.

Junge *Phoronis mülleri*, unmittelbar nach der Verwandlung; nach dem Leben.

1 Rest des präanalen Wimperkranzes der Actinotrocha; 2 Rest des Divertikel des Magens der Actinotrocha; 3 Längsmuskelbänder; 4 Mediangefäß; 5 Lateralgefäß; 6 Intestinum; 7 Magen; 8 Funiculus. Original.

lenden Vorgänge nicht leicht. Bei den zur Verwandlung reifen Larven ist das eingestülpte Metasomdivertikel der Leibeswand groß und lang geworden und nimmt einen ansehnlichen Teil der Leibeshöhle neben dem Darm in Anspruch (Fig. 15). Die Verwandlung beginnt damit, daß sich das Metasomdivertikel durch konvulsivische Kontraktionen der Leibeswand

ausstülpt, wobei der Larvendarm passiv mitgenommen wird. Dem Darm wird dadurch seine Schleifenform aufgezwungen, und in diesem Zusammenhang steht auch die Verlagerung des Afters in die Nähe des Mundes unter Schrumpfung der dorsalen Larvenleibeswand. Der Kopfschild verkleinert sich ebenfalls und bildet das Epistom. Die Larvententakel unterliegen der Rückbildung. An ihrer Basis waren indessen schon die definitiven Tentakel als kleine Höcker angelegt gewesen (Fig. 14). Sie umstellen nun den Mund als postorale Bildungen. Damit ist der Vorgang der Verwandlung zu Ende geführt und die junge *Phoronis* beginnt ihre Lebensstufe als sessiles Tier am Meeresgrunde (Fig. 16).

Vorkommen *Phoronis* ist Bewohnerin des Schelfmeeres. Sie wurde sowohl in seichten küstennahen Gebieten als auch in küstenfernen Zonen tieferen Wassers festgestellt. Die meisten Fundortangaben betreffen die Niedrigwasserzone. In der Küstenzone ist das Vorkommen der *Phoronis* auf Hafenspählen und auf Kaimauern des Binnenhafens von Neapel als rasenbildende Kolonien bekannt, oder sie wurde im Grunde groben Sandes (Pantani bei Messina) oder im Schlick (Helgoland) gefunden. Um hinzuweisen, worauf man allenfalls beim Suchen nach *Phoronis* zu achten hätte, sei das Vorkommen von *Ph. australis* in leeren *Cerianthus*-Röhren in Port Jackson (Australien) erwähnt.

Als Substrat kann dienen: Pfähle, Hafenuauern, leere Mollusken-schalen (*Neptunia*, *Ostrea*, *Pecten*, *Venus*), in denen *Phoronis* Bohrgänge treibt, ferner Sandgrund, wobei an den *Phoronis*-Röhren Sandkörnchen, Fragmente von Krebs- und Echinodermenpanzern u. dgl. festhaften, und endlich Schlickgrund. Auch in diesem Biotop sind die Röhren mit Sandkörnchen besetzt, die aber erst sichtbar werden, wenn der anhaftende Schlamm entfernt wurde.

Salzgehalt. — *Phoronis* bewohnt, soweit die bekannt gewordenen Fundorte ein diesbezügliches Urteil erlauben, vorwiegend Meeresgebiete mit stärkerem Salzgehalt (von etwa 35 bis 40‰), wie das europäische Mittelmeer und das Nordseegebiet. Im Étang de Thau bei Cette war seinerzeit *Phoronis* in 1 bis 2 m Tiefe sehr zahlreich zu finden und lebte dort in Wasser mit wechselndem Salzgehalt, der sich zu Zeiten dem des brackigen Wassers näherte. Nach persönlicher Erhebung CORIS an Ort und Stelle ist *Phoronis* in diesem Gebiete seit dem Jahre 1907 ausgestorben, wie man annimmt: im Zusammenhang mit einer starken Veränderung des Salzgehaltes und mit der Ausbreitung der Industrie. Das Vorkommen von *Phoronis* bei Sebastopol (Schwarzes Meer) ist ein weiterer Beleg dafür, daß unser Tier auch in salzärmerem Wasser gedeihen kann.

Temperatur. — In Bezug auf die Frage nach der Einstellung der *Phoronis* zur Temperatur sind wir, um ein Kriterium zu gewinnen, auf die wenigen Fundorte angewiesen, die z. T. Küstenpunkte Europas, z. T. 6 Örtlichkeiten im Pazifik betreffen, alles Gebiete der gemäßigten Klimate. Daß *Phoronis* aber auch wärmeres Wasser verträgt, ergibt sich daraus, daß die Vegetationszeit von *Phoronis kowalevskiji* im Hafen von Neapel

in die Zeit vom V. bis XI. fällt, wobei zu beachten ist, daß es sich um eine Örtlichkeit im Innenhafen von Neapel handelt, dessen Wasser sich im Sommer gewiß auf einige 20° C erwärmen wird. Nach dieser Vegetationszeit, d. h. im Winter, werden die *Phoronis*-Rasen in Neapel in einem nichtaktiven, degenerierten Zustand gefunden. Auf Grund von Angaben, die CORI Herrn Prof. HAGMEIER in Helgoland verdankt, werden in diesem Gebiete die Röhren der *Phoronis mülleri* im Winter vielfach leer gefunden. Der Gewährsmann hat diese Beobachtung allerdings auf die Lebensdauer der *Phoronis* bezogen.

Reinheit des Wassers. — Für Tiere des Schelfgebietes ist die Beschaffenheit des Wassers wohl eine schwankende. Man spricht von unreinem und schmutzigem Wasser, wenn es nicht vollkommen durchsichtig oder, wie man sagt, kristallklar ist. Es handelt sich hierbei um eine Trübung durch Suspendierung mineralischer Stoffe des Substrates (Schlammes). Die Tatsache also, daß *Phoronis* ein Bewohner der Schelfzone ist, daß sie im verschmutzten Hafenwasser (Neapel) sogar ausgezeichnet gedeiht, spricht für keine Empfindlichkeit gegenüber getrübttem und durch Abfallstoffe verunreinigtem Wasser.

Wasserentzug. — Eine längere Entblößung von Wasser verträgt *Phoronis* nicht.

Horizontalverbreitung

Wenn bis jetzt auch keine große Zahl von Fundorten für *Phoronis* festgestellt worden ist, so kann man immerhin auf Grund dieser Angaben sagen, daß das in Rede stehende Tier im Atlantik, Pazifik und Indik verbreitet ist (für den Indik liegen allerdings nur Nachrichten über *Actinotrocha* vor). Für die Aufgaben des vorliegenden Werkes interessiert aber in erster Linie die Verbreitung von *Phoronis* in den Nordmeeren, und diese wird hier in einem Kärtchen zur Darstellung gebracht (Fig. 17).

Zur Ergänzung der Verbreitungskarte möge auch noch die folgende Zusammenstellung der *Phoronis*-Arten, ihrer zugehörigen *Actinotrocha*-Formen und ihrer Fundplätze dienen (Synonyme s. S. VII. c 124 ff.):

1. *Phoronis hippocrepia* Wright 1856.

Fundorte in der Nordsee: Ilfracombe (WRIGHT 1856; DYSTER 1858); Roscoff (CORI 1925); Tatihou (HARTLAUB 1904); Wimereux (GIARD 1878); Ostende (VAN BENEDEN 1858; GARSTANG 1891).

Fundorte im Mittelmeer: Neapel, Faro (Messina), Fusarosee und Lukrinersee (b. Neapel), Etang de Thau (Cette).

Zugehörige Larve: *Actinotrocha hatscheki* de Selys-Longchamps 1907 bzw. *A. sabatieri* de Selys-Longchamps 1907.

2. *Phoronis ovalis* Wright 1856.

Fundorte in der Nordsee: Inchkeith (WRIGHT 1856 ?); Ostende (VAN BENEDEN 1858); St. Mary's Island, Northumberland (S. F. HARMER 1917).

Zugehörige Larve: *Actinotrocha pallida* Schneider 1862.

3. *Phoronis mülleri* de Selys-Longchamps 1902.

Fundort in der Nordsee: Helgoland.

Zugehörige Larve: *Actinotrocha branchiata* Joh. Müller 1846, die auch gefunden wurde bei Helgoland, Bergen, St. Andrews, Millport, Valencia (W-Irland), Plymouth, Kiel; ferner im Mittelmeergebiet bei Neapel, Triest, Rovigno.

Aus der Zusammenstellung der Fangstationen für *Phoronis hippocrepia* und *Ph. mülleri* läßt sich der Schluß ziehen, daß beide Arten in

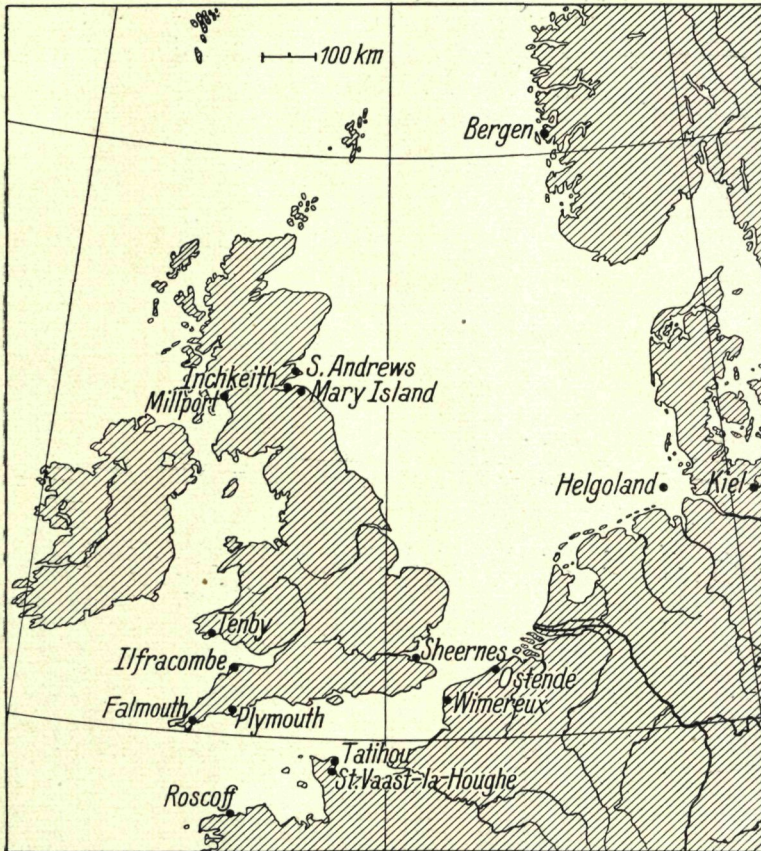


Fig. 17. Karte der Verbreitung von *Phoronis* im Gebiete der Nord- und Ostsee.
Original.

der Nordsee und im Mittelmeer verbreitet sind. Für *Ph. hippocrepia* bezieht sich die Mehrzahl der Fundangaben auf das erwachsene Tier, während für die zugehörige Larve nur Nachweise für das Mittelmeergebiet vorliegen. Wir selbst haben von *Ph. hippocrepia* in Roscoff, die im Aquarium gehalten wurde, Larven bis zum Stadium mit 6 Tentakel

(Fig. 12) gezogen und glauben eine Übereinstimmung mit den bei DE SELYS-LONGCHAMPS abgebildeten *Actinotrocha hatscheki* bzw. *A. sabatieri* zu finden. Auch eine in Helgoland beobachtete Larve dürfte derselben *Phoronis*-Art angehört haben.

Die Schwierigkeit der Identifizierung der *Actinotrocha* ist dadurch bedingt, daß sie erst von einem gewissen Alter an zum pelagischen Leben übergeht und daher geschlossene und vergleichbare Entwicklungsreihen nicht zur Verfügung stehen. So hat man in Helgoland von *A. branchiata* immer nur ältere Stadien gefunden. Maßgebend für die richtige Darstellung der Form sind auch nur im Leben beobachtete und gemessene und mit der Camera lucida gezeichnete Tiere.

Vertikale Verbreitung

Wie schon erwähnt, ist *Phoronis* eine Bewohnerin des Schelfmeergebietes und vorwiegend der Gezeitenzone. Ihre Wohnröhre schützt sie gegen eine vollständige Wasserentblößung und gegen das Austrocknen selbst zur Ebbezeit. Im tieferen Wasser wurde sie bis etwa 50 m Tiefe erbeutet.

Bewegung

Bei *Phoronis* kommt Bewegung einerseits durch die Aktion des Wimperepithels der Tentakelkrone und anderseits durch Muskulatur zustande. Die Leistung des Wimperepithels findet ihre Würdigung im Kapitel über Stoffwechsel und Ernährung (s. S. VII. c 120).

Durch die Tätigkeit der Muskulatur des Körpers erfolgt das Hervortreten des Vorderendes aus der Röhre und das Entfalten des Tentakelapparates sowie das Zurückziehen in die Röhre als Fluchtbewegung. An der Mechanik dieser Vorgänge beteiligen sich die Ring- und Längsmuskelschichten der Leibeswand. Kontrahiert sich die erstgenannte Muskelschicht, so wird der Querschnitt des Körpers verkleinert, und die Längsmuskelbänder werden gedehnt. Als Erfolg ergibt sich die Streckung des Körpers in der Richtung gegen die Röhrenmündung, wodurch das Vorderende aus der Röhre vorgeschoben wird. Dazu gesellt sich noch als zweites Moment, daß durch die Kontraktion der Ringmuskulatur die Leibeshöhlenflüssigkeit unter erhöhten Druck gesetzt wird, der die Tentakelkrone zur Entfaltung bringt und sich aber auch gegen das ampullenartige Hinterende fortpflanzt. Letzteres wird dadurch im Röhrenlumen festgeklemmt.

Dieses Sichfestklemmenkönnen ermöglicht dem Tiere die Bewegung in der Röhre. Röhrenbewohnenden Anneliden dienen die Borsten als Stützpunkte in der Röhre für die Aktion des Hautmuskelschlauches. Die Bryozoen können ihre Tentakelkrone ausstrecken und einziehen, weil ihre Leibeswand mit der Hülle verbunden ist und dadurch die Muskeln feste Insertionspunkte haben. Bei den *Phoroniden* liegt ein ähnliches Verhältnis im Bereiche der Ampulle vor, nur mit dem Unterschied, daß sich dieser Abschnitt in verschiedenen Abschnitten der Röhre jedoch nur vorübergehend mit der Röhrenwand in festen Kontakt setzen kann. Wenn das Tier ungestört ist und seinen Tentakelapparat entfaltet, sitzt es in dem vorderen Teil der Röhre, wird es dagegen gereizt, so rückt es entsprechend der Reiz-

stärke gegen das Ende zu. Wie fest das Ampullenende in der Röhre haften kann, ergibt sich aus der Schwierigkeit, *Phoronis* durch Zerreißen der Röhre aus dieser zu isolieren.

Die Bewegungen der Larve, soweit sie Sch w i m m b e w e g u n g e n sind, werden durch Aktion von Wimpern bewirkt. In frühen Stadien, solange es noch nicht zur Differenzierung des Kragens und der Tentakel gekommen ist, ist der gesamte Körper bewimpert. Später beschränkt sich die Bewimperung auf den Rand des Kopfschildes (präorale Wimperzone), auf die Tentakel (postorale Wimperzone) und auf einen präanal Wimperkranz. Die Richtung des Arbeitsschlages der Wimpern ist bei Betrachtung von der Scheitelplatte gegen den Uhrzeiger orientiert. Beim Schwimmen kann der Kopfschild und der Kragen mit den Tentakeln eine verschiedene Lage einnehmen. Die Larven schwimmen mit der Scheitelplatte voran; dabei ruht der Kopfschild auf der Fläche des Kragens, offenbar infolge des Wasserdruckes. Es kann beim Schwimmen eine Rotation entweder um die Längsachse des Körpers in beiden Richtungen erfolgen, oder die Larve überschlägt sich nach rückwärts und dreht sich also um eine senkrecht auf der Sagittalebene stehende Achse solange, bis sie wieder in die aufrechte Stellung kommt. Trotz des niedergeschlagenen Kopfschildes wird ein Wasserstrom in den Vorraum des Mundes geführt, der für die Gewinnung der Nahrung eine Rolle spielt. Der Kopfschild kann aber auch beim Schwimmen nach vorn aufgeklappt gehalten werden. Solches wurde an Larven mit 6 Tentakeln von *Phoronis hippocrepia* beobachtet. Bei älteren Larven mit 20 und mehr Tentakeln — bezogen auf *Actinotrocha branchiata* — ist der Fortbewegungsmechanismus durch die Wimperkränze ein anderer. Der Wimperschopf auf der Scheitelplatte zeigt eine nur geringe Aktion, relativ schwach ist auch die Wirkung der präoralen Wimperzone. Am einzelnen Tentakel ist an seinen beiden Seiten die Richtung des Wimperschlages entgegengesetzt, aber in der Gesamtheit so, daß der Arbeitsschlag, bei Beobachtung von vorn, gegen den Uhrzeiger verläuft. Besonders kräftig ist aber die Bewimperung des ein breites Band bildenden präanal Wimperkranzes. Am lebenden Objekte hat man den Eindruck, als ob dieser den Hauptmotor (gleich einem Propeller am Schiff) darstellt. Solche Larven schwimmen mit ausgebogener (d. h. hohler) Rückseite, wobei der Kragen mit den Tentakeln fast horizontal vom Körper weggespreizt gehalten wird. Der Kopfschild ist dabei niedergelegt. Die Enden der Tentakel krümmen sich von Zeit zu Zeit nach oben und strecken sich dann wieder gerade, offenbar durch Kontakteize mit flottierenden festen Körperchen zu diesen Bewegungen veranlaßt.

Die Larve verfügt auch über ein ganzes System von Muskeln. Am Schirmrande inserieren lange, fadendünne Muskelzellen, deren andere Enden sich an der Leibeswand im Gebiete hinter dem Stomodaeum anheften. Dabei ist die Anordnung eine solche, daß sich die Muskelzellen von ihrem dorsalen Insertionsgebiet gegen den Schirmrand fächerartig ausbreiten. Durch Verkürzung dieses Muskelsystems wird der Kopfschild aufgeklappt. Auch parallel zum Schildrand sind Muskeln angeordnet. Zahlreiche Muskelzellen verbinden ferner die Ober- und Unter-

seite des Schildes. Eine zweite Gruppe, ebenfalls fächerartig angeordneter langer, dünner Muskelzellen liegt in der Wand des Kragens. Sie sind die Levatoren desselben und bewirken die horizontale Haltung der Tentakel beim Schwimmen. Ferner wäre eine Ringmuskelschicht der Leibeswand im Gebiete der Hyosphäre zu nennen. Außerdem gibt es noch Muskeln mit besonderen Aufgaben, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Alle diese Muskelgruppen der Larve dienen eigentlich nicht der Bewegung oder nehmen höchstens indirekten Einfluß auf dieselbe; vielmehr bewirken sie Veränderungen der Gestalt. Eine wichtige Rolle spielt die Larvenmuskulatur bei der Metamorphose.

Ernährung und Stoffwechsel

Sowohl die *Actinotrocha* als auch *Phoronis* gewinnen durch die Strudelwirkung des Wimperepithels ihre Nahrung. Sie besteht aus beschalteten und unbeschalteten einzelligen Algen, Protozoen und organischem Detritus.

Bei *Phoronis* wird, wenn ihre Tentakelkrone entfaltet ist, durch die Strudelung der Wimpern der einzelnen Tentakel ein Aspirationsstrom im Wasser erzeugt, der dem Tiere frisches Wasser zum Gasaustausch und gleichzeitig Nahrung zuführt. Zwischen den Tentakeln strömt das Wasser wieder ab. Das Auslösen und Zurückhalten der Nahrungspartikel scheint nicht nach dem Prinzip der Filterung durch den Wimperwald zu erfolgen, sondern in der Weise, daß, sobald ein Nahrungsteilchen mit einer Wimper in Berührung kommt, es von dieser weitergeschleudert wird und dadurch in das Wirkungsfeld einer nächsten Wimper und so weiter kommt. Da der Arbeitsgang der Wimpern in der Richtung zur Tentakelbasis gerichtet ist, werden die Nahrungsteilchen der Mundöffnung zugeführt. Dabei findet eine Sortierung nach Größe und vielleicht auch nach Beschaffenheit statt. Größere Partikelchen werden durch die Zwischenräume der Tentakel wieder ausgestoßen, wobei sich diese durch die Wirkung ihrer eigenen Muskulatur auseinander neigen können. Auch die Tentakelspitzen bewegen sich spontan, wie es scheint, auf Berührungsreize hin.

Bei der Larve reichert sich die in den Magen aufgenommene Nahrung auf einem Schleimfaden an, der, wie bei *Pedicellina* (s. S. IV. a 36) durch die Aktion besonders kräftiger Wimpern eines kleinen kammerartigen Pylorusabschnittes des Magens in Rotation versetzt wird. Auf diese Weise ist der Nahrungsballen mit dem Magensaft in ständig wechselnden Kontakt gebracht.

Der Darmtraktus der *Phoronis* ist infolge seiner Schleifenform doppelt so lang wie der Körper. Der lange Vormagen scheint die Rolle eines Depots der aufgenommenen Nahrung zu spielen, deren Verdauung und Resorption im relativ kurzen Magen intrazellulär erfolgt. Die Zellen der Magenwand umfließen synzytial die Nahrungsobjekte, die dann in Nahrungsvakuolen eingeschlossen werden. Die nicht verdaubaren Teile werden ins Magenlumen wieder ausgestoßen und im Dünndarm zu spindelförmigen Faeces formiert.

Verschiedenes

1. Regeneration. — Nach den Untersuchungen E. SCHULTZ' (1903) besitzt die *Actinotrocha* die Fähigkeit, alle Teile ihres

Körpers zu regenerieren, sofern es sich um junge Larven handelt, ohne daß Entwicklung und Metamorphose aufgehalten werden. Aber die Regenerationsvorgänge gehen langsam vor sich. Da alle provisorischen Organe wiederhergestellt werden können, ergibt sich daraus, daß sich die regenerierenden Organe selbständig zum Ganzen verhalten und von der allgemeinen Entwicklung des Ganzen nicht beeinflußt werden. In frisch gefischtem reichen Larvenmaterial haben wir selbst niemals Regenerate beobachtet.

Dagegen wird von fast allen Beobachtern der adulten *Phoronis* Regeneration als häufiges Vorkommnis genannt. Die Veranlassung hierzu mag in der freien Natur verschieden sein; wenn es bei der Haltung von *Phoronis* im Aquarium zum Abwerfen des Lophophors infolge ungünstiger Beschaffenheit des Wassers kommt, so kann dieselbe Ursache auch im Meere eintreten. Solches ereignet sich, wenn bei Sturm Algen am natürlichen Standorte losgerissen und durch Strömungen vertragen werden und angehäuft in Fäulnis geraten. Im Gebiete von Helgoland, bzw. in der Helgoländer Rinne konnte dies beobachtet werden. E. SCHULTZ (1903) hat die Frage nach dem Regenerationsvermögen experimentell studiert und gefunden, daß alle Körperabschnitte regeneriert werden können.

Die hier berührte Frage gewinnt in bezug auf den Endeffekt nach zwei Richtungen hin Bedeutung. Durch die Autotomie der Tentakelkrone wird eine Reduktion der Körperoberfläche und Körpermaße herbeigeführt. Mit diesem Vorgang wird aber gerade der Körperteil eliminiert, der als Reizaufnahmestelle die Vermittlung mit der Umwelt besorgt, zugleich auch eine wichtige Rolle bei der Atmung und der Gewinnung der Nahrung spielt. Fehlt die Tentakelkrone, so wird dem Tier Ruhe und eine Periode herabgesetzter Lebensvorgänge aufgezwungen; dadurch wird es befähigt, ungünstige Verhältnisse zu ertragen und zu überdauern. — Starke Erwärmung des Wassers im Sommer und Abkühlung im Winter können ebenfalls zu Autotomie führen. Daß das Einziehen der *Phoronis* in der kalten Jahreszeit eine normale Erscheinung sein dürfte, dafür sprechen Beobachtungen über *Phoronis hippocrepia* im Hafen von Neapel. — Der Vorgang der Autotomie, bzw. der Querteilung gewinnt eine zweite Bedeutung im Sinne einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung, wie sie von F. S. HARMER (1907) bei *Phoronis ovalis* festgestellt werden konnte.

2. Periodizität der Actinotrocha und Lebensdauer der *Phoronis*. — Die Zeit des Auftretens der Actinotrocha als pelagisch lebende Larvenform und als Komponente des Planktons steht selbstverständlich im Zusammenhang mit der Geschlechtsperiode von *Phoronis*. Letztere wird durch die Wassertemperatur der betreffenden Örtlichkeit, bzw. geographischen Lage bestimmt. Im Mittelmeergebiet (Neapel) wird Actinotrocha im Plankton fast das ganze Jahr über (I. bis XI.; allerdings an den extremen Zeitpunkten nur vereinzelt) gefunden; der Eintritt der eigentlichen Geschlechtsperiode der *Phoronis* aber fällt in die Monate III. bis V. In der Nordsee verschiebt sich die

Geschlechtsreife und das Erscheinen der Larven bis in die Sommermonate (Anfang VII.), das Maximum fällt in den VIII.

Die Larven treten im Plankton vielfach stoßweise auf. Solches wurde bei Triest, Helgoland und andernorts beobachtet. Auch befinden sich die Larven im Oberflächenplankton meist in \pm voll ausgebildetem Zustand. Diese Erscheinungen sind damit zu erklären, daß *Phoronis* ein Biotop dicht besiedeln kann. Wenn sich dann die Larven von den Gelegen im Lophophor in großer Zahl loslösen, bilden sie Schwärme, die sich wahrscheinlich zunächst in den Wasserschichten über dem Meeresgrunde aufhalten und dann erst zum eigentlichen pelagischen Leben übergehen.

Über die Lebensdauer der *Phoronis* liegen in der Literatur keine Angaben vor. Nach Mitteilung HAGMEIERS (Helgoland), dieses ausgezeichneten Beobachters und Kenners der Fauna der Nordsee, dürfte *Phoronis* im Helgoländer Gebiete das Alter eines Jahres erreichen.

3. Standortsvarietäten. — In bezug auf diese Frage liefert *Phoronis hippocrepia* einiges Material. Sie hat ein weites Verbreitungsgebiet vom Mittelmeer bis ins Gebiet der Nordsee und zeigt zugleich, je nach den Fundorten, Variationen in der Zahl der Längsmuskelbänder. Interessanterweise ergeben sich aber auch insofern Unterschiede, als die Lokalformen des Nordseegebietes steinbohrend sind, während die Mittelmeer-*Phoronis* im Bodensediment eingebettet lebt (s. S. VII. c 105, 125). Im Zusammenhang mit der namhaft gemachten und anderen Abänderungen haben die ersten Untersucher die verschiedenen lokalen Varietäten der *Phoronis hippocrepia* seinerzeit als verschiedene Arten beschrieben. Die Frage nach örtlichen Variationen bedarf aber noch eingehender Untersuchung.

4. Haltung im Aquarium. — In Aquarien mit fließendem Wasser von guter Qualität läßt sich *Phoronis* wochenlang lebend erhalten (s. auch S. VII. c 101, 102). Sie deponiert sogar in der Gefangenschaft ihre Eigelege in der Lophophorkonkavität, und die Eier entwickeln sich bis zu ausschwärmenden Larven. Das zur Speisung der See-Aquarien entnommene Wasser (Helgoland) enthält einzellige Algen, die *Phoronis* zur Nahrung dienen. Man kann sich Futter auch so verschaffen, daß man Algenstöcke, auf denen immer Diatomeen angesiedelt sind, in Meerwasser auswäscht und von dem so gewonnenen Futtermaterial entsprechende Mengen dem Behälter mit *Phoronis* zusetzt. Dem Untersucher wird es, da das Fischen unter Umständen nicht oft genug möglich ist, meist darauf ankommen, von einer Fangfahrt zur anderen einen Vorrat an Tieren im Aquarium lebend zu halten.

5. Biozönosen. — Von Biozönosen im eigentlichen Sinne, d. h. von einer biologischen Beziehung der *Phoronis* zu anderen Tieren des gleichen Biotops, kann man nicht sprechen, da das Moment der einseitigen oder gegenseitigen Abhängigkeit nicht nachweisbar ist. Mit der felsbohrenden *Ph. ovalis* wurden vergesellschaftet gefunden die ebenfalls bohrende Alge *Gomontia polyrhiza* (S. F. HARMER 1917); von Tieren sind zu nennen der Bohrschwamm *Cliona*, ferner *Polydora* und andere

bohrende Polychäten. Vermutlich kommen diese Tiergesellschaften dadurch zustande, daß deren Larven bzw. frisch verwandelte junge Tiere auf gleiche thigmotaktische Reize abgestimmt sind. In Helgoland sind die von *Ph. gracilis* bewohnten Austernschalen leer und meist mit Krusten von *Sabellaria*-Röhren (von den Helgoländer Fischern »Pümp« genannt) bedeckt. In den rasenbildenden Kolonien der *Ph. hippocrepia* siedeln sich mit an: Aktinien, *Clavellina*, *Ciona*.

6. Feinde und Parasiten. — Ob *Phoronis* Feinde hat und welche es sind, darüber fehlen direkte Beobachtungen. Es läßt sich auch nicht entscheiden, ob die nicht selten im Freien beobachteten Regenerate des Lophophors ihre Ursache in dem Verluste durch Angriffe von Seiten anderer Tiere, etwa von Fischen haben, oder ob die Regenerate Folge des physiologischen Vorganges einer Autotomie (s. S. VII. c 120) sind.

DE SELYS-LONGCHAMPS beobachtete *Gregarinaria* in der Wand des Enddarmes, die in Größe und Aussehen Eiern glichen. Ferner fand er Gregarinenzysten in der Leibeshöhlenflüssigkeit suspendiert und vermutet, daß die Gregarinen sporen, indem sie gleichzeitig mit Eiern in die Lophophorhöhle entleert werden, diese infizieren, weil er Gregarinen bereits in Actinotrochen nachweisen konnte. Der gleiche Autor beobachtete in der Leibeshöhle, mehrmals auch in autotomierten Tentakelkronen der *Ph. hippocrepia* von Neapel, ein kleines *Distoma*, dessen Artzugehörigkeit jedoch nicht festzustellen war.

Phylogenie

Man hat die Phoronideen in verwandtschaftliche Beziehung zu den Sipunculoideen, zu den Bryozoen, zu den Brachiopoden und endlich auch zu den Enteropneusten (einschließlich Pterobranchier) gebracht. Für die Entscheidung dieser Frage fallen vor allem die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen ins Gewicht. Die Schwierigkeiten bei Verfolgung der Ontogenie der *Phoronis* mögen die gegensätzlichen Angaben und Auffassungen der Untersucher verständlich erscheinen lassen. Immerhin kann man gerade auf Grund der Entwicklungsgeschichte nähere Beziehungen zu den *Enteropneusta* ausschließen (s. a. Teil VII. a). Dadurch engt sich das Vergleichsgebiet ein auf 3 Gruppen: *Sipunculoidea*, *Bryozoa* und *Brachiopoda*.

Zwischen diesen stellt die Actinotrocha insofern eine gewisse Verbindung oder zum wenigsten eine Vermittlung her, als allen diesen Gruppen Larvenformen zukommen, die ebenso wie die *Phoronis*-Larve als modifizierte Trochophora zu deuten sind. Die Sipunculoideen lassen durch die Spiralfurchung mit ihrer determinierten Entwicklung und der Ableitung des Entomesoderms von der Zelle *4d* einen engeren Anschluß an die Anneliden erkennen, was für Bryozoen, Phoronideen und Brachiopoden in diesem Maße nicht der Fall ist. Ja, mancherlei Abweichungen in wichtigen Punkten ihrer Embryonalentwicklung bereiten einem solchen Versuch einige Schwierigkeiten. Abgesehen von der stark modifizierten Furchung bei den Bryozoen ist es die Art der Bildung des Entomesoderms entweder aus ausgewanderten mesenchymatösen Zellen (*Phoronis*, *Phyllactolaemata*) oder durch Divertikelbildung vom Entoblast aus (*Brachiopoda*), — über die Entstehung des Mesoderms der *Gymnolaemata*

liegen keine sicheren Beobachtungen vor. Das schafft eine gewisse Distanz zu den Sipunculoideen und auch zu den Anneliden.

So konzentriert sich die Frage nach der Verwandtschaft auf die 3 Gruppen der Phoronideen, Bryozoen und Brachiopoden. Mag bei diesen drei Typen die Entwicklungsgeschichte nicht sehr aufschlußreich sein, so läßt sich dafür mit Hilfe der vergleichenden Anatomie ein gemeinsames Bauschema für diese oligomeren Formen gewinnen. Es sind festsitzende Formen mit einer postoralen Tentakelkrone am Vorderende. Die Tentakelkrone repräsentiert äußerlich das Prosoma. Dem Metasoma liegt nur ein Somit zugrunde. Ihr Darm ist schleifenförmig gebogen, wobei der After dem Munde genähert ist. Das Nervensystem läßt einen gemeinsamen Grundplan erkennen. Die Gonaden entstehen aus Wucherungen des Zölomepithels. Diese Momente führten zur Vereinigung der *Phoronidea*, *Bryozoa* und *Brachiopoda* im Cladus der Tentakulaten (*Tentaculata*) durch (HATSCHEK 1888). Jede dieser Gruppen zeichnet sich durch ein hohes phylogenetisches Alter aus, und jede ist für sich als selbständig gewordener Zweig und wohl als Endzweig in der großen Entwicklungsreihe der Articulata aufzufassen.

Die Versuche, die verwandtschaftlichen Beziehungen der oben genannten 3 Gruppen im System zum Ausdruck zu bringen, spiegeln sich in der Nomenklatur wieder: Molluscoidea = Bryozoa + Tunicata nach MILNE EDWARDS (1848); Molluscoidea = Bryozoa + Brachiopoda + Tunicata nach HUXLEY (1853); Molluscoidea = Bryozoa + Brachiopoda nach CLAUS (1882); Tentaculata = Molluscoidea Claus + Phoronidea nach HATSCHEK (1888); Prosopygia = Tentaculata Hatschek + Sipunculoidea nach LANG (1888).

Systematik

Im Gebiete der Nord- und Ostsee sind bis jetzt folgende *Phoronis*-Arten nachgewiesen worden.

1. *Phoronis hippocrepia* Wright 1856 (nach DE SELYSLONGCHAMPS [1907] synonym mit *Ph. konalevskyi* Benham 1889, *Ph.*

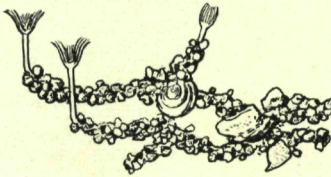


Fig. 18.

Phoronis hippocrepia: durch Übereinanderlegen und Verkleben bilden die Sandröhren netzartige Rasen.
Original.

caespitosa Cori 1889, *Ph. sabatieri* Roule 1889, *Ph. psammophila* Cori 1889; Fig. 2, 4, 5, 6, 18), in der Nordsee steinbohrend, bei Neapel rasenbildend. Im ersteren Falle siedeln sich die Tiere in leeren Muschelschalen (*Pecten jacobaeus*, *Ostrea*, *Venus verrucosa*) oder in Kalksteinen, selbst sehr harten, oder in Beton an und erzeugen auf chemischem Wege selbst hergestellte Gänge bzw. Röhren (Fig. 2, 6). Die

Phoronis-Rasen (Neapel) entstehen durch enge Neben- und Übereinanderlagerung und Verflechtung der Röhren einer großen Anzahl von Tieren. Auch die Röhren der im Sande lebenden *Phoronis* (Pantano b. Messina) überkreuzen und verkleben sich, auf welchem Wege weitmaschige, netzartige Anordnungen der Tiere zustande kommen (Fig. 18). — Biotop: Gezeitenregion.

Röhren: Als Wohnröhre dient ein durchsichtiger Sekretschlauch, der bei steinbohrenden Formen den Bohrgang auskleidet. Nur das aus dem Substrat herausragende kurze Stück der Röhre ist an der Oberfläche mit Sandkörnchen klebt. Die Röhren der rasenbildenden Form sind von einem braun gefärbten Überzug aus Mulm, den Exkrementen oder Schlamm bedeckt. Im Sandgrunde erhalten die Wohnröhren ihren Charakter durch Sandkörnchen, Muschelfragmente usw., die an den Röhren haften (Fig. 2, 5, 18). — Länge der Röhren bis 50 mm und mehr, Durchmesser 1 mm; Länge der Tiere: 30 bis 40 mm. — Farbe gelblich rot; die Blutgefäße schimmern intensiv rot durch die Leibeshöhle hindurch. — Lophophorarme leicht gegen die Lophophorkonkavität eingebogen, aber nicht spiralig gedreht. — Zahl der Tentakel 60 bis 130; Länge der Tentakel bis 2 mm; die der äußeren Reihe, d. h. die der oralen Seite, sind gleich lang, während die der inneren Reihe gegen die Medianebene allmählich kürzer werden. — Lophophororgan bei der Mehrzahl der Tiere vorhanden. — Brutpflege der Gelege in der Lophophorkonkavität.

Eine Afterpapille zwischen den Lophophorarmen ist nicht besonders ausgebildet. Die Afteröffnung und zu beiden Seiten von ihr die Nierenöffnungen werden nur sichtbar bei der Entleerung von Kot, bzw. Urin oder Geschlechtsprodukten. — Vom Nervensystem läßt sich am lebenden Objekt nur der linksseitig ausgebildete Lateralnerv von der Nierenregion abwärts als hell erscheinendes, ± geschlängeltes Band

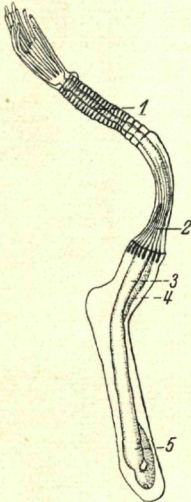


Fig. 19.

Phoronis ovalis mit ausgestreckter Tentakelkrone. — 1 vorderer Teil des Wurmes, der unter Bildung einer Duplikatur in den hinteren Teil zurückgezogen werden kann; 2 Längsmuskeln; 3 Vormagen; 4 Intestinum; 5 Magen.

Nach S. F. HARMER.

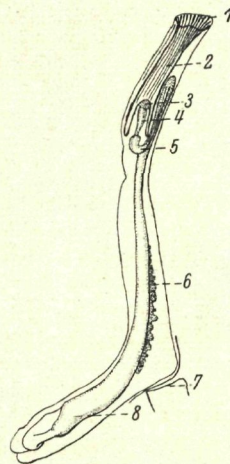


Fig. 20.

Phoronis ovalis; das Vorderende in die Leibeshöhle zurückgezogen. 1 Einstülpungsöffnung; 2 Längsmuskeln; 3 Lophophor; 4 Ösophagus; 5 Vormagen; 6 Fettkörper; 7 Scheidewand in der Röhre; 8 Magen.

Nach S. F. HARMER.

feststellen; er mißt etwas mehr als die halbe Länge des Tieres. — Die Zahl der Längsmuskelbänder beträgt 30 bis 40. — Nephridien lassen sich am lebenden Objekt bei Druck auf das Deckglas beobachten; die Nephrostome liegen lateral des Nierenkanals und sind an der Unterseite des Diaphragma verlötet. — Am Darmtraktus wurden keine für die Systematik verwertbaren Merkmale festgestellt. — Blutgefäßsystem: Das Lateralgefäß ist von seiner Gabelung an in ganzer Ausdehnung bis zum Hinterende mit Zökalgefäßen besetzt. Der Peritonealüberzug der Blindgefäße ist zum sogenannten Fettkörper umgewandelt. In diesem werden jene spindelförmigen Körper gebildet, die mit der Leibeshöhlenflüssigkeit durch die Niere nach außen entleert werden. — Die Blutkörperchen variieren in ihren Maßen bei denselben Tiere zwischen 8 und 12 μ .

Actinotrocha. — Nach DE SELYS-LONGCHAMPS ist die zu *Phoronis hippocrepia* (bzw. zu ihren synonymen Formen) gehörige Larve *Actinotrocha hatscheki*, bzw. *A. saba-*

tieri mit 12 bis 16 Tentakeln. — Abbildungen dieser Larven gaben ROULE (1900) und DE SELYS-LONGCHAMPS (1907). Aber eine genügend exakte Charakteristik der genannten *Actinotrocha* steht noch aus. Aus Zuchten von *Ph. hippocrepeia* im Aquarium haben sich bis jetzt leider voll ausgebildete Larven nicht erziehen lassen.

2. *Phoronis ovalis* Wright 1856. — Diese Spezies entdeckte WRIGHT an der Küste von Inchkeith im Golfe von Edinburg (O-Schottland). Nachher wurde sie nicht mehr beobachtet, bis sie erst 1917 S. F. HARMER in einem Gehäuse von *Neptunea* von der Northumberland-Küste wieder auffand. Die nachfolgenden Daten sind der eingehenden Beschreibung S. F. HARMERS entnommen. *Ph. ovalis* erzeugt Bohrgänge in Molluskenschalen (Fig. 19, 20).

Die Röhren sind dünnhäutig, liegen dem Bohrgang dicht an und sind durch Scheidewände unterteilt. — Länge der Tiere bis 6 mm. — Lophophor oval. — Zahl der Tentakel bis 22.

Der Körper ist in einen dünneren vorderen Abschnitt, der im Querschnitt 30 fast gleich hohe Längsmuskelbänder erkennen läßt, und einen dünnwandigen, der Längsmuskulatur entbehrenden und zugleich bulbös aufgetriebenen hinteren Abschnitt geschieden. Bemerkenswert ist die Grenzzone zwischen den beiden Abschnitten des Körpers dadurch, daß die Leibeswand an dieser Stelle eine Ringfalte (Invaginationsfalte) zeigt. An den konservierten Tieren ist die dünnere vordere Körperregion in dem weiteren Ampullenabschnitt invaginiert gefunden worden. Das würde einem Zustand entsprechen ähnlich jenem der Bryozoen. Der Darm zeigt die für die Gattung *Phoronis* charakteristischen Unterabteilungen. — *Ph. ovalis* ist möglicherweise diözisch. — Sie ist durch Fähigkeit zur Querteilung des Körpers im Sinne einer ungeschlechtlichen Vermehrung und durch großes Regenerationsvermögen ausgezeichnet. In Hinblick auf manche Besonderheiten der in Rede stehenden Art wäre eine neuerliche Untersuchung, vor allem auch des lebenden Objektes, von großem Interesse.

Die zugehörige Larve dürfte nach der Annahme S. F. HARMERS (1917) *Actinotrocha pallida* sein (Fig. 21).

3. *Phoronis gracilis* P. J. van Beneden 1858 (Syn.: *Crepina gracilis* P. J. van Beneden 1858). — Fundort und Biotop: Erste Auffindung durch VAN BENEDEN in Austernschalen (*Ostrea hippopus*) in Ostende. Von DE SELYS-LONGCHAMPS (1903) in der Helgoländer Rinne in 45 bis 48 m Tiefe (auf 100 Schalen kam etwa eine bewohnte) nachgewiesen. Im gleichen Substrat leben *Pectinaria*, *Nucula*, *Modiola*, *Echinocyamus pusillus*,



Fig. 21.
Actinotrocha pallida,
von Helgoland; Länge
217 μ . — Original.

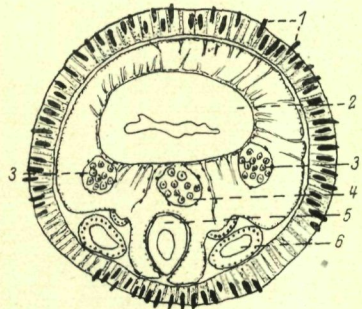


Fig. 22.
Phoronis gracilis; Querschnitt.
1 sogenannte Härchen; 2 Osophagus;
3 Gabeläste des Lateralgefäßes;
4 Mediangefäß; 5 Intestinum;
6 Nephridium.
Nach DE SELYS-LONGCHAMPS.

Spatangus und *Echinocardium*. — Gesteinbohrend in leeren, alten, von *Cliona* minierten Austernschalen, auf denen meist *Polydora* angesiedelt ist, in Kolonien von 30 bis 40 Individuen.

Sekretöhrchen, die die Bohrgänge auskleiden, sind zart-membronös. Länge der Röhren und der Tiere zwischen 1 und 2 cm, Durchmesser der Röhre 0,25 bis 0,30 mm. — Farbe: Die Tiere sind nicht pigmentiert und erscheinen blaß-graugelblich. — Tentakelkrone trichterförmig von Gestalt (im Grundriß hufeisenförmig); Lophophorarme gegen die Lophophorkonkavität nur eingebogen, nicht spiralig gedreht. Zahl der Tentakel 50 bis 80, ihre Länge bis 1 mm. — Ein Epistom wohlentwickelt. — Lophophororgan, bzw. Wimpergruben scheinen dieser Art zu fehlen. Die sogenannten Härchen, von VAN BENEDEEN bereits beobachtet, sind nach DE SELYS-LONGCHAMPS besonders charakteristisch für *Ph. gracilis*. Es handelt sich um erhärtete Zellssekrete von Spindelform, die besonders im Körperepithel unterhalb der Nierenregion, weniger zahlreich im Gebiet des Lophophors und der Tentakel entwickelt sind (Fig. 22).

Der Lateralnerv linksseitig in der Ausdehnung der Längsmuskulatur der Leibeshöhle entlang der Ansatzstelle des Lateralmesenterium entwickelt. — Längsmuskulatur linksseitig stärker ausgebildet, 34 Muskelbänder aufweisend. — Blutgefäßsystem: Lateralgefäß in ganzer Ausdehnung mit Zökalgefäßen besetzt; Durchmesser der Erythrozyten von 7 bis 8 μ . — Nephridien: Die Nephrostome scheinen klein zu sein; an der oralen Seite jedes Nierenkanals ist je ein Trichter angesetzt. — Über Geschlechtsperiode und Geschlechtsprodukte liegen keine Beobachtungen vor.

Die zugehörige Actinotrocha ist nicht bekannt.

4. *Phoronis mülleri* de Selys-Longchamps 1902. — Diese sehr gut charakterisierte Art wurde von DE SELYS-LONGCHAMPS als neue Species erkannt, benannt und beschrieben. Er wählte als Namen »mülleri« in Hinblick darauf, daß die zugehörige Larve die *Actinotrocha branchiata* ist, die von JOH. MÜLLER (1846) in Helgoland entdeckt und beschrieben wurde. — Fundort: Helgoland, am äußeren Abhang der Helgoländer Rinne, aber auch an anderen Örtlichkeiten dieses Meeresgebietes. Da die *Actinotrocha branchiata* ein weites Verbreitungsgebiet besitzt (s. S. VII. c 117), so ist anzunehmen, daß *Phoronis mülleri* wenigstens für die europäischen Küstengebiete die verbreitetste und häufigste *Phoronis*-Form ist. Zum Nachweis ihres Vorkommens würde es sich empfehlen, im Schlickgrund mit einer Dredge, deren Schermesser gezähnt ist, zu suchen. Auch muß das Netz mit Gewichten beschwert sein, damit es genügend tief in den Grund eingreift. Durch Ausschleppen des Netzinhaltes auf einem Sieb isoliert man dann die *Phoronis*-Röhren, die, wenn vorhanden, meist schon in den Zähnen des Netzrahmens eingeklemmt gefunden werden. Am Fangort läßt sich dann durch Zerreißen der Röhren und durch Betrachten des Inwohners mit einer Lupe feststellen, ob *Phoronis* vorliegt oder nicht. Auch mit einem guten Bodengreifer kann man diese Form erbeuten. — Biotop: Zäher Schlick aus blauem Tone mit geringer Beimischung von feinem Sande; Tiefe bei Helgoland 35 bis 37 m. Die *Phoronis*-Röhre ist in senkrechter Stellung im Substrat ganz versenkt.

Röhre: Länge etwa 50 bis 80 mm, Durchmesser 1 mm; außen mit Sandkörnchen beklebt; Vorderende etwas verjüngt und zartwandig; Hinterende etwas dicker; Bildung und Verlängerung der Röhre erfolgt durch das Hinterende des Tieres. (Jenen der *Phoronis mülleri* ähnliche Röhren erzeugen Clymeniden, die das gleiche Biotop bei Helgoland bewohnen; die Clymenidenröhren lassen sich durch ihre Form und durch dachziegelartige Anordnung der Sandkörnchen erkennen) [Fig. 5]. — Länge der Tiere: 50 bis 80 mm. — Tentakelkrone dadurch gut charakterisiert, daß die Tentakel an der Oralseite zu beiden Seiten der Medianebene graduell kürzer sind und von da ab allmählich länger werden. An den Enden der Lophophorarme erreichen sie ihre größte Länge; von hier aus werden dann die Tentakel der inneren Reihe wieder kürzer bis zur Mitte. DE SELYS-LONGCHAMPS bringt diese nur *Ph. mülleri* eigentliche Form des Tentakelapparates damit in Zusammenhang, daß hier neben der normalen Zuwachsstelle der Tentakel analwärts vom Munde noch eine zweite an der Gegenseite desselben vorliegt. Dieses Prinzip der Tentakelvermehrung ließe sich schon an *Actinotrocha branchiata* feststellen (Fig. 23). — Zahl der Tentakel bis 60, die längsten 1 mm, Dicke 30 μ . — Lophophororgane keulenförmig, mit löffelartig verbreiteter Längsfurche (bei ungefähr $\frac{1}{2}$ der Tiere vorhanden). — Pigmentierung: Der Teil unterhalb der Inser-

tionsstelle der Tentakel kann rötlich pigmentiert sein, in Form eines schmalen, verwaschenen Bandes, bewirkt durch sehr feine, karminrote Pigmentkörnchen, die ins Epithel eingelagert sind. Doch kann Pigmentierung auch vermißt werden. Pigmentierte Tiere zeigen die gleiche Pigmentierung im Epithel des Ösophagus. In den Tentakelhöhlen finden sich langgestreckte oder sternförmige Pigmentflecke, die im auffallenden Licht gelb, im durchfallenden schwarz erscheinen.

Lateralherv nur linksseitig ausgebildet, am lebenden Objekte zu beobachten. — Längsmuskulatur von der Tentakelkrone bis zur Ampulle sehr gut ausgebildet, in 24 Muskelbänder zerfallend, die linksseitig stärker entwickelt sind. — Darmkanal: Ösophagus vom Vormagen deutlich durch einen Ringwulst getrennt (am lebenden Objekt zu beobachten); im übrigen erscheint der Darm in die typischen Abschnitte geteilt. — Blutgefäßsystem: Gefäßzotten nur im Gebiete der Ampulle ausgebildet; diese Eigentümlichkeit kann als ein artspezifisches Merkmal bewertet werden; Blutkörperchen 8 bis 12 μ im Durchmesser, nach dem Leben (CORI 1929). — Nephridien: Jedes Nephridium mit nur einem, nicht großem Trichter, der sich gegen die Leibeshöhle einem Sturze ähnlich in der Richtung gegen die Mundseite öffnet; mit seiner Kappe ist er mit dem Diaphragma verlötet (Fig. 24).

Eiablage: *Ph. mülleri* legt ihre Eier — im Gegensatz zu anderen *Phoronis*-Arten, bei denen die Embryonalentwicklung in der Lophophorkonkavität erfolgt, — ins freie

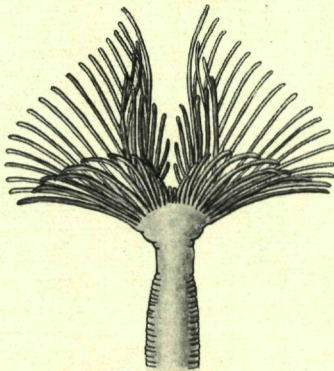


Fig. 23.
Phoronis mülleri; Tentakelkrone von der Oralseite betrachtet (nach dem Leben). — Original.

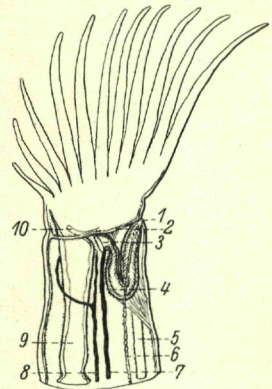


Fig. 24.
Phoronis mülleri; Nephridium nach dem Leben.
1 Nierenporus; 2 Diaphragma; 3 Nephrostoma; 4 Zöلولukt; 5 Rectum; 6 linker Lateralnerv; 7 Mediangefäß; 8 Lateralgefäß; 9 Ösophagus; 10 Epistom. Original.

Wasser ab. DE SELYS-LONGCHAMPS beobachtete mehrmals die Entwicklung von Eiern in der Leibeshöhle bis zum Stadium einer Larve mit der Anlage des Tentakelkranzes. Er betrachtet diese Fälle jedoch als pathologische. Die Eier haben einen Durchmesser von etwa 50 μ .

Actinotrocha branchiata ist, wie gesagt, die Larve von *Ph. mülleri*. Die nachfolgenden Angaben beziehen sich auf vollentwickelte Larvenexemplare. — Fundorte: Zum erstenmal von JOH. MÜLLER (1846) im Gebiet von Helgoland beobachtet; besitzt ein weites Verbreitungsgebiet entlang der Küsten Europas. Im Nord- und Ostseegebiet wurde sie auch nachgewiesen bei Kiel (HENSEN 1893, APSTEIN), bei St. Andrews (MCINTOSH 1901), Valencia Harbor (1895), Millport (1901), Plymouth (G. T. BROWNE 1895); im Mittelmeer bei Triest (CORI 1901), Rovigno (WOLTERECK 1902), Neapel (JOH. MÜLLER 1854). — Schwärmezeit: in Helgoland Anfang VII. bis Ende IX.; für das übrige Nord- und Ost-

seegebiet gilt ungefähr die gleiche Schwärmperiode. Im Mittelmeergebiet wird diese Larve fast das ganze Jahr hindurch im Plankton gefunden. Die Hauptzeit beginnt hier im IV./V. (s. S. VII. c 121).

Charakteristik der *Actinotrocha branchiata*.

Die pelagisch auftretende Larve ist meist vollkommen ausgewachsen, d. h. sie hat die maximale Länge (gemessen vom Rande des nach vorn geklappten Schirmes bis zum Hinterende) 1.5 bis 2 mm. Vor der Verwandlung nimmt die Länge etwas ab und die Breite zu.

Zahl der Tentakel: die diesbezüglichen Angaben variieren zwischen 24 und 30. Die Tentakel sind in gleicher Zahl rechts und links von der Medianebene angeordnet, die längsten messen 0.5 mm. Die definitiven Tentakel entstehen zunächst als kleine Höcker an der Leibeswand unterhalb der Reihe der larvalen Tentakel, unabhängig von ihnen und dichter gedrängt als diese; ihre Zahl beträgt 24.

Der Kopfschild hat die Form einer Ellipse; die Scheitelplatte befindet sich in seinem Kulminationspunkt. Charakteristisch für *A. branchiata* ist eine leichte Einziehung des Schirmrandes in der Mittellinie und ferner auf der Außenseite des Schildes ein Sinnesorgan in Form eines kegelförmigen Höckers, der ungefähr in der Mitte des Abstandes zwischen Schirmrand und Scheitelplatte liegt. Eine zarte Bewimperung dieses Höckers erzeugt einen Aspirationsstrom des Wassers, der in Richtung Spitze → Basis an ihm vorbeistreicht. Diese Tatsache spricht für ein Organ mit chemorezeptorischer Funktion.

Der Darm der Larve: Der Ösophagus ist vom Mitteldarm durch eine konische, in das Darmlumen vorspringende Ringklappe abgegrenzt. An dieser Stelle bildet der Mitteldarm eine Falte, die das Ösophagusende von der Ventralseite kragenartig umgreift und seitlich in je ein kleines Divertikel übergeht. Genannte Partie des Magens erscheint am lebenden Objekt sepia Braun gefärbt. Die Zellen dieser Bildung enthalten große, farblose Fettkugeln (Osmiumreaktion), und zwischen diesen ist das Plasma mit kleinsten, gummiutfarbenen Körnchen erfüllt, die diesem Darmabschnitt die braune Färbung verleihen. Im Innern wimpert die Divertikel. In der dorsalen Wand des Mitteldarms sind die beiden Hauptgefäßstämme bereits angelegt; auch Blutgefäßzöka lassen sich beobachten.

Nephridien: Die beiden großen Protonephridien liegen in der Kragenhöhle, die als primäre Leibeshöhle aufzufassen ist (s. S. VII. c 113). Vor den Nierenorganen (und diesen dicht anliegend) befinden sich die Anlagen der Erythrozyten, die je eine rundliche, hellrote Masse bilden. Im Gebiete des zweiten Larvententakels und der Nephridien ist jederseits ein strangförmiger Muskel zu beobachten, der an der Leibeswand der oralen Kragensfläche und mit dem anderen Ende unterhalb des Kragens dort inseriert, wo dieser vom übrigen Körper durch eine Hohlkehle abgesetzt erscheint (Fig. 14).

Die Verwandlung der Larve in den Imago-Zustand ist ein Vorgang, der sich in kurzer Zeit abspielt und daher in seinen Einzelheiten nicht leicht zu verfolgen ist. Die Larven, welche für die Metamorphose reif sind, werden an ihrer verringerten Durchsichtigkeit erkennbar. Ihre Länge hat etwas abgenommen, dafür ist ihr Querdurchmesser größer geworden; infolge ihrer verminderten Schwebefähigkeit sinken sie im Sammelglas zu Boden (Fig. 15). Das Larvenmaterial nicht jeden Fanges (bzw. nicht jeden Tages) befindet sich in der Bereitschaft zur Verwandlung; diese tritt vielmehr schubweise auf, offenbar im Zusammenhang mit der Gleichaltrigkeit der Larven, die eine gewisse Schwärmzeit absolviert haben müssen. So können glückliche Umstände dem Beobachter verwandlungsbereite und -fähige Larven auch in größerer Anzahl zuführen (Fig. 16).

Literatur

- Den Aufgaben des vorliegenden Werkes entsprechend sind nur Publikationen angeführt, die *Phoronis*-Arten von Europa betreffen.
- BATESON, W.: The Later Stages in the Development of *Balanoglossus Kowalevskii*, with a Suggestion as to the Affinities of the *Enteropneusta*; in: The Quart. Jl. Micr. Sci., (2), 25, Suppl., p. 81; 1885.
- VAN BENEDEN, P. J.: Note sur un Annélide céphalobranche sans soies, désigné sous le nom de *Crepina*; in: Bull. Acad. Roy. Sci., Lettr., B.-A. de Belgique, (2), 5. 12; 1858. — Auch in: Annal. des Sci. natur., (4), 10, p. 11; 1858.
- BROWNE, E. T.: The Fauna and Flora of Valencia Harbour; in: Proc. Roy. Irish Acad., (3), 5; 1900.

- CALDWELL, W. H.: Preliminary Note on the Structure, Development and Affinities of *Phoronis*; in: Proc. Roy. Soc. London, **34**, p. 371; 1882.
- Blastopore, Mesoderm, and Metameric Segmentation; in: The Quart. Jl. Micr. Sci., (2), **25**, p. 15; 1885.
- CARAZZI, D.: Ricerche sul Plancton del lago Fusaro in rapporto con la ostricoltura; in: Boll. Notiz. Agrar., **22**, 2, No. 30, p. 1270; 1900.
- CLAPARÈDE, ED.: Beitrag zur Kenntnis der *Gephyrea*; in: Arch. f. Anat. Entwickl., p. 538; 1861.
- Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere an der Küste von Normandie angestellt. — Leipzig 1863.
- COBBOLD, S.: On a probably new species or form of *Actinotrocha*; in: The Quart. Jl. Micr. Sci., **6**, p. 50; 1858.
- CORI, C. J.: Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*; in: Zs. f. wiss. Zool., **51**, p. 480; 1890.
- *Phoronidea*; in: FR. DAHLs Die Tierwelt Deutschlands; Tl. **17**, p. 14 bis 24. — Jena: G. Fischer 1930.
- *Phoronidea*; in: Tabul. biol., **6**. — Berlin: W. Junk 1930.
- DYSTER, F. D.: Notes on *Phoronis hippocrepia*; in: Trans. Linnean Soc. London, **22**, p. 251; 1858.
- ENRIQUES, P.: Della circolazione oscillante nella *Phoronis psammophila*; in: Atti R. Accad. Lincei, Rendiconti, (5), **14**, 2, p. 451; 1905.
- FOETTINGER, AL.: Note sur la formation du mésoderme dans la larve du *Phoronis hippocrepia*; in: Arch. de Biol., **3**, p. 679; 1882.
- GARSTANG, W.: *Phoronis* at Plymouth; in: Jl. Marin. Biol. Assoc. Un. Kingd., Plymouth, (2), **2**, p. 77; 1891.
- Notes on the Marine Invertebrate Fauna of Plymouth for 1892; in: Jl. Marin. Biol. Assoc. Un. Kingd., Plymouth, (2), **2**, p. 335; 1892.
- GIARD, A.: *Phoronis hippocrepia*; in: Bull. Sci. Dép. Nord, **10**, p. 24; 1878
- L'autotomie dans la série animale; in: Rev. sci., Paris, **39**, p. 629; 1878.
- GOODRICH, E. S.: On the Coelom, Genital Ducts, and Nephridia; in: The Quart. Jl. Micr. Sci., (2), **37**, p. 477; 1895.
- On the Body Cavities and Nephridia of the Actinotrocha Larva; in: The Quart. Jl. Micr. Sci., (2), **47**, p. 103; 1903.
- HARMER, S. F.: Appendix (to the Report on *Cephalodiscus dodecalophus* McIntosh); in: Rep. Sci. Res. H. M. S. »Challenger«, Zoology, **62**; 1887.
- On *Phoronis ovalis* Strehill; in: Quart. Jl. Micr. Sci., **62**, p. 115—148, tab. 7—9; 1917.
- HARTLAUB, CL.: Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Großbritannien und Norwegen, ausgeführt im Frühjahr 1902; in: Wiss. Meeresunters., (2), **5**, Abt. Helgoland, p. 97; 1904.
- KÖLLIKER, A.: Kurzer Bericht über einige im Herbst 1864 an der Westküste von Schottland angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen; in: Würzburg. Naturwiss. Zs., **5**, p. 232; 1864.

- KOWALEVSKY, A.: Anatomie et histoire du développement de la *Phoronis*. — St. Petersburg 1867 (russisch!).
- LANKESTER, E. RAY: A Contribution to the Knowledge of Haemoglobin; in: Proc. Roy. Soc. London, **21**; 1873.
- MASTERMAN, A. T.: Preliminary Note on the Anatomy of *Actinotrocha* and its bearing upon the suggested Chordate affinities of *Phoronis*; in: Zool. Anz., **19**, p. 226; 1896.
- Preliminary Note on the Structure and Affinities of *Phoronis*; in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, **21**, p. 59; 1896.
- On the Structure of *Actinotrocha* considered in relation to the suggested Chordate Affinities of *Phoronis*; in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, **21**, p. 129; 1896.
- *Phoronis*, the Earliest Ancestor of the Vertebrata; in: Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sci., **66**, p. 837; 1896.
- On the Diplochorda. 1. The Structure of *Actinotrocha*. 2. The Structure of *Cephalodiscus*; in: The Quart. Jl. Micr. Sci., (2), **40**, p. 281; 1897.
- On the Diplochorda. 3. The Early Development and Anatomy of *Phoronis Buskii* (M'Intosh); in: The Quart. Jl. Micr. Sci., (2), **43**, p. 375; 1900.
- METSCHNIKOFF, E.: Über die Metamorphose einiger Seetiere. 3. Über *Actinotrocha*; in: Zs. f. wiss. Zool., **21**, p. 233; 1871.
- MÜLLER, JOH.: Bericht über einige neue Tierformen der Nordsee; in: Arch. f. Anat. u. Physiol., p. 101; 1846.
- ROULE, L.: Sur les métamorphoses larvaires du *Phoronis Sabatieri*; in: C. R. Acad. Sci. Paris, **122**, p. 1343; 1896.
- La structure de la larve Actinotroque des Phoronidiens; in: Proc. IV. Internat. Congr. Zool., p. 230; 1899.
- Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens; in: Annal. des Sci. natur., (8), **11**, p. 51; 1900.
- SCHEPOTIEFF, AL.: Über einige Actinotrochen der norwegischen Fjorde; in: Zs. f. wiss. Zool., **84**, p. 79; 1906.
- SCHNEIDER, ANT.: Über die Metamorphose der *Actinotrocha branchiata*; in: Arch. f. Anat. u. Physiol., p. 47; 1862.
- SCHULTZ, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration. 3. Über Regenerationserscheinungen bei *Phoronis Mülleri* Sel. Long.; in: Zs. f. wiss. Zool., **75**, p. 391; 1903.
- Aus dem Gebiete der Regeneration. 4. Über Regenerationserscheinungen bei *Actinotrocha branchiata* Müller; in: Zs. f. wiss. Zool., **75**, p. 473; 1903.
- Über Mesodermbildung bei *Phoronis*; in: Trav. Soc. des Natural. St. Petersburg, **28**, p. 47; 1897.
- DE SELYS-LONGCHAMPS, M.: Recherches sur le développement des *Phoronis*; in: Archs. de Biol., **18**, p. 495; 1902.
- Über *Phoronis* und *Actinotrocha* bei Helgoland; in: Wiss. Meeresunters., **6** (Abt. Helgoland), p. 1; 1903.
- Développement postembryonnaire et affinités des *Phoronis*; in: Mém. Acad. Roy. Sci. de Belgique, **1**, p. 1; Brüssel 1904.

- DE SELYS-LONGCHAMPS, M.: *Phoronis*; in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel, **30**. — Berlin: R. Friedländer 1907.
- SHEARER, C.: Studies on the Development of Larval Nephridia. Part 1. *Phoronis*; in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, **17**, p. 487; 1906.
- WRIGHT, STR.: *Phoronis hippocrepeia*; in: Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, 1856.
- Description of two Tubicolar Animals; in: Edinburgh New Philos. Jl.; 1856.
- Note sur le *Crepina* de M. van Beneden; in: Annal. des Sci. natur., (4), **11**, p. 150; 1859.

Zwecks Revision des in der obigen Darstellung behandelten Stoffes hat der Verfasser in den letzten Jahren zu wiederholten Studienaufenthalten an den Biologischen Meeresstationen in Helgoland, Roscoff und Ostende geweiht. Für die liebenswürdige gastliche Aufnahme und für die Förderung seiner Aufgaben spricht er an dieser Stelle den Direktoren der genannten Institute seinen wärmsten Dank aus.

P r a g (Zoologisches Institut der Deutschen Universität), im Juni 1932.
