Karling, 1965

Sonderdruck aus: Zeitschrift zool. Syst. Evolutionsforschung 3, 1–2, S. 1–48 (1965)
Herausgegeben von W. Herre, C. Kosswig, E. Reisinger und S. L. Tuxen
Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main

Aus der Abteilung für Evertebraten an dem Naturhistorischen Reichsmuseum zu Stockholm, Schweden

Haplopharynx rostratus Meixner (Turbellaria) mit den Nemertinen verglichen[1]

Von Tor G. Karling[2]

Mit 20 Abbildungen

(Eingegangen am 11. März 1965)

Inhalt

Vorwort 1
Vorkommen und Material 2
Morphologie 3
Vergleich mit den Nemertinen 9
Systematische Stellung 14
Zusammenfassung 15
Summary 16
Verzeichnis der Abkürzungen 16
Literatur 17

Vorwort

Unter dem Namen *Haplopharynx rostratus* beschreibt Meixner eine aberrante Turbellariennart aus dem Meeressande der Kieler Bucht (1938, p. 3, 5, 24, 35, 115, 142, f. 4 A, 35). Abgesehen von den Figuren und den Legenden zu diesen sind die Angaben kurz und lückenhaft (p. 24: „Bei *Haplopharynx* enthält das verjüngte, außerordentlich streckungsfähige Vorderende einen, an einer kurzen Epitheleinsenkung ansetzenden,

[1] Herrn Professor Dr. Erich Reisinger, Graz, anläßlich seines 65. Geburtstages am 8. Juni 1965 gewidmet.

[2] Dr. Tor G. Karling, Naturhistoriska Riksmuseet, Evertebratavdelningen, Stockholm 50, Schweden.

vom Parenchym nicht abgegrenzten Längsmuskelzylinder, der von erythrophilen Drüsen durchsetzt wird." p. 142: „Schwieriger verhält es sich mit der Einreihung der Haplopharyngidae; durch den Besitz eines typischen Pharynx simplex und eines einfachen Ovariums – – schließen sie sich den Macrostomida – – an, durch die Lage der männlichen Geschlechtsöffnung vor – – der weiblichen den Alloeocoela. Wenn man aber berücksichtigt, daß bereits unter den Acoela bei den Otocelidinae eine solche Umkehrung der Lagerung zu verzeichnen ist, steht ihrer Einreihung zu den Macrostomida nichts im Wege.") Von dem zoologischen Institut der Grazer Universität habe ich eine Schnittserie bekommen, die allem Anschein nach den Schnittuntersuchungen MEIXNERS zugrunde gelegen hat (vgl. unten). Ich habe ferner die Art an eigenem Material studieren können, das leider mangelhaft ist. Die bisher vorliegenden Befunde, besonders das Entdecken einer Analöffnung, scheinen mir aber schon jetzt einer Veröffentlichung wert.

Mein Aufenthalt an der norwegischen Küste, Biologisk Stasjon Espegrend, Blomsterdalen, wurde von der Stiftung Svensk-norska samarbetsfonden gestützt. Dieser Stiftung nebst folgenden Kollegen, die meine Arbeit unterstützt haben, danke ich herzlich: Professor Dr. KARL LANG, Vorstand der Abt. für Evertebraten am Naturhistorischen Reichsmuseum zu Stockholm, Professor Dr. ERICH REISINGER, Zoologisches Institut der Universität Graz, Professor Dr. HANS BRATTSTRÖM, Biologisk stasjon, Espegrend, Dr. BERTIL SWEDMARK, Kristinebergs zoologiska station.

Vorkommen und Material

Lectotyp und Typlokal: Eine Längsschnittserie mit der Aufschrift „*Rhynchomicrostomum griseum*, Fehmarn 1930" (MEIXNER 1938, p. 115: im Sande der Kieler Bucht). Das Tier befindet sich in männlicher Reife ohne weibliche Organe. In f. 35 ist das Ovar wahrscheinlich nach einem Quetschpräparat und deshalb nicht an ganz richtiger Stelle eingezeichnet. Doch fehlt das Ovar auch am Habitusbild nach dem lebenden Tier, f. 4 A.

Eigene Funde: Skagerak, Hållö, feiner Bruchschill, in 4–10 m Tiefe, Juli 1961, April und August 1963, vereinzelt; kein Tier in voller Geschlechtsreife. Begleitfauna (Turbellaria): *Nemertoderma* sp., *Dolichomacrostomum spiralis* (Ax), *Parotopluna capitata* Meixner, *Polystiliphora filum* Ax, *Hangethellia calceifera* Karling, *Vejdovskya suecica* Luther, *Brinkmanniella macrostomoides* Luther, *Proxenetes falcatus* Ax, *Gyratrix hermaphroditus* Ehrbg, *Nannorhynchides herdlaensis* (Karling), mehrere noch unsichere Arten.

Westnorwegen, Korsfjorden, 22. Juni 1964:

Biologisk stasjon, Probe 291–64, Bondisholmen bei Håkonsund, 17 m, Schalensand. Probe 293–64, Håkonsund, 2–3 m, feiner Sand. Ein einziges Tier befand sich in voller Geschlechtsreife. Einzelne jüngere Tiere. Begleitfauna (Turbellaria): a) gemeinsam für beide Proben: *Promesostoma paracochlearis* Ax, *Nannorhynchides herdlaensis*, *Gyratrix hermaphroditus*, *Phonorhynchus helgolandicus* (Meczn.); b) nur in Probe 291: *Pseudostomum arenarium* Meixner, *Maehrenthalia agilis* (Levins.), *Psammopolycystis bondensis* Karling; c) nur in Probe 293: *Plagiostomum vittatum* (Leuck.), *P. album* Hyman (= *P. cinctum* Meixner), *Cytocystis clitellatus* Karling, *Typhlopolycystis coeca* Karling. In beiden Proben ferner mehrere noch unsichere Arten.

FIZE (1964, p. 727, f. 13 f) erwähnt eine *Haplopharynx*-Art von der französischen Mittelmeerküste. Die Identität der Art ist unsicher.

Den Lectotyp ungerechnet verfüge ich über vier Längsschnitte. Ein Exemplar hat ein gut entwickeltes Ovar, ein anderes ein schwach entwickeltes Ovar und reife Hoden, aber kein Begattungsorgan; die beiden übrigen Tiere sind juvenil. Beachtet man ferner das über den Lectotyp gesagte, und daß mit Sicherheit nur ein Exemplar mit voll entwickelten weiblichen und männlichen Genitalorganen gefunden worden ist, erscheinen die Reifungsverhältnisse der Art problematisch.

Morphologie

Gestalt und Bewegungsweise (Abb. 1–3). Die Art ist beim freien Schwimmen fadenförmig, stark dehnbar, in der Pharynxgegend oft schwach erweitert, bis 6 mm lang (nach MEIXNER bis über 2 mm). Sie bewegt sich träge und verharrt oft stark kontrahiert an Sand-

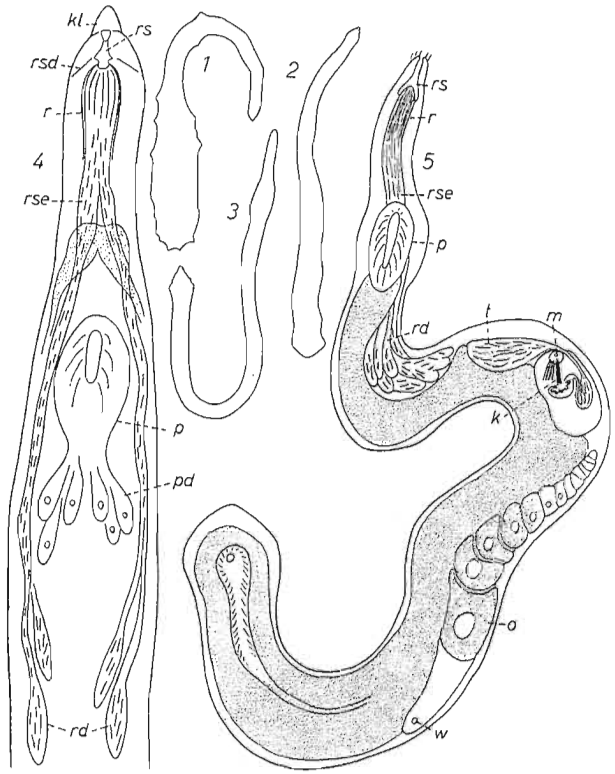

Abb. 1–5. 1–3 Umrisse frei beweglicher Tiere. 4 Vorderteil eines gequetschten Tieres. 5 Organisation eines gequetschten Tieres. Aus freier Hand.

körnchen angeklebt, wobei sie an Vertreter der Gattung *Dolichomacrostomum* erinnert. Die ganze Körperwand ist haptisch, das Hinterende beim Anheften oft triangulär. Die Vorderspitze trägt Tasthärchen und erscheint oft als ein abgeschnürter Lappen. Farblos bis schwach gelblich.

Körperwand. Die Epidermis ist zellulär, allseitig und regelmäßig bewimpert. Die Umrisse der polygonalen Zellen und die polymorphen Kerne treten bisweilen an Tangentialschnitten gut hervor. Viele Zellen enthalten große Vakuolen mit eosinophilem Sekret, das durch enge Öffnungen entleert wird und zu Fädchen erstarrt (Abb. 6, 7, 10, 11, 17). Es dürfte für die Anklebung am Substrat verantwortlich sein. Abgesehen von den Drüsen des Rüssels fehlen „eingesenkte" Drüsen. Desgleichen fehlen präformierte Haftgebilde. Die Basalmembran ist sehr dünn. Der Hautmuskelschlauch ist schwach und besteht aus äußeren Ring- und inneren Längsmuskeln.

Der kleine Kopflappen (Abb. 6–7) liegt unmittelbar oberhalb der Rüsselöffnung. Hier fehlen Kerne, Sekretvakuolen und Basalmembran. Ein kräftiger Nervenstamm leitet zu dem Lappen und entsendet cyanophile Fortsätze bis zur Epitheloberfläche, wo die Sinnesgeißeln entspringen.

Proboscis (Abb. 4–7). Der Rüssel ist am Schnitt nur 50 bis 70 μ lang. Die Länge der Rüsselscheide ist etwa dieselbe, variiert aber noch mehr als die Rüssellänge. Wegen der breit eintretenden Ausführungsgänge der Rüsseldrüsen ist die hintere Abgrenzung des Rüssels unscharf. Diese Drüsen liegen in zwei großen Bündeln ventrolateral hinter dem Pharynx. Ihr Sekret besteht aus nadelförmigen Rhammiten.

Der Rüssel ist zylindrisch, von einer dünnen Membran umschlossen. Innerhalb der Membran laufen kräftige Längsmuskeln, die hinten in ein lockeres Muskelkreuz umbiegen, während eine Membran hier vermißt wird (Abb. 6). Im Inneren des Rüssels sieht man die scharf kontourierten, geschrumpften Rhammiten, ferner Längsmuskeln und einzelne Zellkerne. Wahrscheinlich fehlen Ringmuskeln. Den kurzen Endkegel fand ich am Schnitt immer retrahiert, so auch bisweilen am lebenden Tier (Abb. 4–6). Das Epithel des Endkegels und der Rüsselscheide fand ich am Schnitt wabenartig zerflossen, ohne Zellkerne. Feine Längsmuskeln umhüllen die Rüsselscheide und setzen sich zum Teil außerhalb der Rüsselmembran fort. Von Bewegungsmuskeln des Rüsselapparates fand ich Retractoren, Protractoren und Scheidendilatatoren, sämtliche ziemlich schwach.

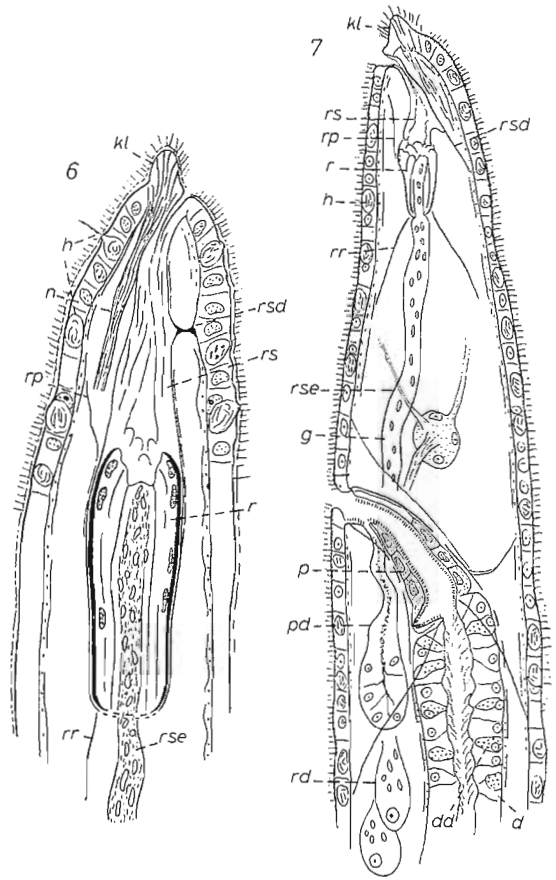

Abb. 6–7. 6 Sagittalrekonstruktion des Vorderendes mit dem Rüssel. 7 Desgleichen mit dem Rüssel und dem Pharynx, weniger stark vergrößert. Aus freier Hand.

Der Verdauungsapparat besteht aus dem Pharynx und dem Darm. Die eine Längsspalte darstellende Mundöffnung befindet sich ventromedial ein Stückchen hinter dem Rüssel. Sie leitet unvermittelt in den am lebenden Tier eiförmig-kugeligen, am Längsschnitt trichterförmigen Pharynx simplex ein (Abb. 4, 5, 7). Hinter dem Pharynx gelegene Drüsenbündel münden in die Mundöffnung. Ein präpharyngealer Darmteil fehlt. Der Darm eröffnet sich ohne Vermittelung eines

Enddarmes in den gleich oberhalb der Hinterspitze gelegenen Analporus.

Histologisch stimmt der Verdauungsapparat weitgehend mit demjenigen vom *Macrostomum* überein (vgl. LUTHER 1905). Das einschichtige Pharynxepithel besteht aus deutlich umgrenzten Zellen mit basalen, nicht eingesenkten Kernen (Abb. 7). Die Bewimperung ist kurz und dicht. Unter dem Epithel liegt ein schwacher Hautmuskelschlauch, der einzelne Protractoren und Retractoren abspaltet. Die Pharynxdrüsen sind zu zwei mehrzelligen Schläuchen verschmolzen, die lateral oberhalb der Mundöffnung ausmünden.

Der Darmmund ist am Schnitt zugeschnürt. Die Gastrodermis ist einschichtig, deutlich zellulär, mit langen, feinen Wimpern, die besonders caudal gut entwickelt sind (Abb. 5, 7, 10, 11). Zwischen den digerierenden Zellen liegen zahlreiche Darmdrüsen (Körnerkolben) mit grobkörnigem Sekret (Abb. 7, 16). Ein dünner Muskelschlauch umschließt den Darm.

Am lebenden Tier findet man das Darmlumen caudal weit offen mit starker Wimpertätigkeit (Abb. 5). Bisweilen zieht sich der Darm hier zusammen, und ein paar mal wurde das Ausstoßen von Nahrungsresten durch den Anus beobachtet (Abb. 10–12). Einmal sah ich die Darmwand ein wenig ausgestülpt (schwache Quetschung) mit Pseudopodien am Substrat anhaftend (Abb. 9). Dieser Zustand liegt auch beim Lectotyp vor (Abb. 16). Aus der Abb. 18 geht hervor, daß die Epidermis zur Erzeugung der Analöffnung grubenförmig verdünnt ist ohne ein Proctodeum zu erzeugen. Ein (einfaseriger?) Sphinkter umschließt den Porus. An einem jungen Tier war der Porus noch nicht durchbrochen, die Epidermiszellen aber durch Vorwölbung der Darmwand verdrängt (Abb. 17).

Das Nervensystem ist von bei den Macrostomida üblichen Bau, also nicht epithelial, mit kräftigen ventrolateralen Längsstämmen. Das Gehirn ist wie bei verschiedenen Proseriaten von einer strukturlosen Membran umschlossen (Abb. 7).

Die Genitalorgane befinden sich in der ventralen Medianlinie. Zu den Figuren und Notizen MEIXNERS können einige vornehmlich quantitative und topographische Angaben hinzugefügt werden. Die männlichen Organe liegen etwa in der halben Körperlänge mit dem unpaaren Hoden gleich hinter den Rüsseldrüsen (Abb. 5). Die Ovarien beginnen gleich hinter dem Begattungsorgan und erstrecken sich zum weiblichen Genitalporus, der vom Hinterende weit abgerückt ist (etwa

1/5 der Körperlänge beim gestreckten Tier, vgl. oben MEIXNER). Aus dem Hinterzipfel des Hodens läuft das Vas deferens der ventralen Körperwand angedrückt zur schlauchförmigen Samenblase, die der Hinterwand der etwa halbkugeligen Kornsekretblase angedrückt liegt (Abb. 8, 14). Der Ductus seminalis läuft in einer Schlinge und mündet

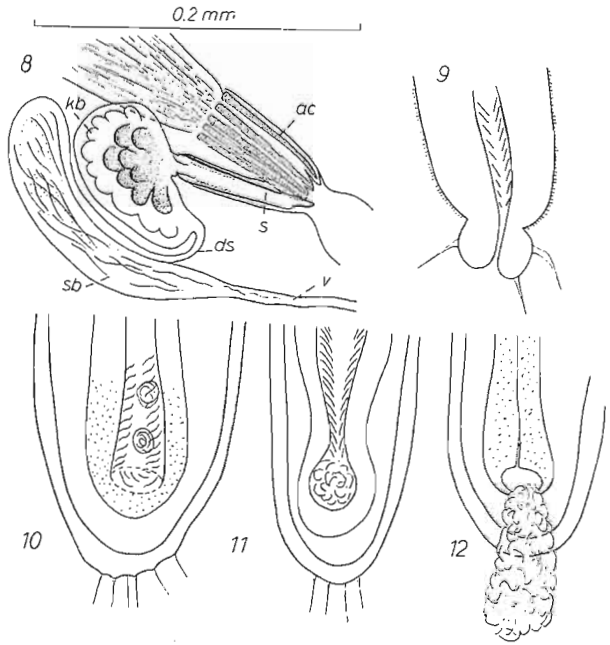

Abb. 8–12. 8 Männlicher Genitalapparat nach einem Quetschpräparat, Zeichenkamera. 9 Hinterende eines schwach gequetschten Tieres mit aus dem Anus hervorgestülptem Darmgewebe (vgl. Abb. 16). 10–12 Drei Stadien der Defäkation, nach einem schwach gequetschten Tier. 9–12 aus freier Hand.

von unten her in die Blase. Extrakapsuläre Kornsekretdrüsen sah ich nicht. Das von einer Tasche der Atrialwand umschlossene Kutikularstilett ist 87 μ lang (eine Messung), distal schief abgeschnitten (Abb. 8, 14, 15). Vor dem Stilett liegt das accessorische „Reizorgan" mit 7 (nach MEIXNER 8) 68 μ langen (eine Messung) Kutikularborsten. Diese sind gerade, nur distal schwach einwärts gekrümmte Stäbchen. Sie umschließen den distalen zapfenförmigen Teil eines wahrscheinlich sekret-

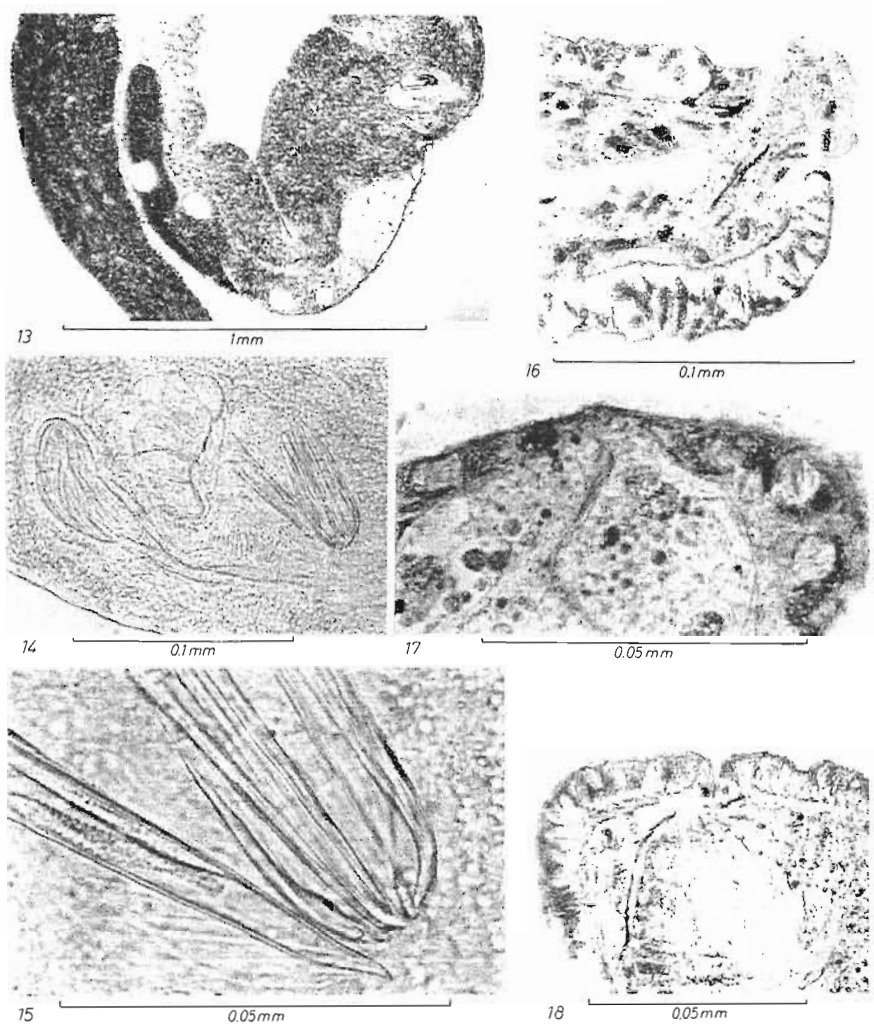

Abb. 13–18. 13 Teil eines schwach gequetschten Tieres; rechts männliche Atrialorgane, in der Mitte das Ovar, links der stark ausgestreckte Hinterkörper. 14 Männliche Atrialorgane. Quetschpräparat. 15 Distalteile des Stilettes und des männlichen accessorischen Organes. Quetschpräparat. 16 Hinterende mit durch den Anus ausgestülptem Darmgewebe. Lectotyp (vgl. Abb. 9). 17 Hinterende eines jungen Tieres mit unvollständig durchbrochenem Darmporus. 18 Hinterende mit vom Sphinkter umschlossenem Darmporus.

speichernden, zylindrischen Bulbus. Die epitheliale Wand des kleinen Antrum masculinum ist bewimpert, mit zahlreichen einander dicht angedrückten Zellkernen. – Das vorliegende Material ermöglicht keine histologische Analyse des weiblichen Apparates.

Vergleich mit den Nemertinen

In bezug auf die Morphologie der Nemertinen stütze ich mich vornehmlich auf die zusammenfassenden Darstellungen von Bürger (1907), Wijnhoff (1914), Böhmig (1933), Friedrich (1936), Hyman (1951), Beklemischew (1958 u. 1960) und Gontcharoff (1961). Der allgemeinen Auffassung nach stammen die Nemertinen von Turbellarien-ähnlichen Formen ab. Von einem heute bekannten Turbellarien-Typus können sie aber wegen ihrer in einigen Hinsichten primitiven Organisation nicht abgeleitet werden. Bei der Verwertung von *Haplopharynx* in bezug auf die phylogenetischen Relationen zwischen Turbellarien und Nemertinen verdienen der Rüssel und der Anus besondere Beachtung.

Rüsselgebilde und rostrale Saugnäpfe verschiedener Art sind keineswegs selten unter den Turbellarien, doch war bisher nur bei den Kalyptorhynchia ein echter Scheidenrüssel bekannt. Als hervorragender Kenner der Kalyptorhynchia lehnt Meixner, entgegen verschiedenen anderen Autoren, die Homologisierung des Kalyptorhynchien-Rüssels mit dem Nemertinen-Rüssel ab (1925, p. 283). Nach Hyman kann aber der Nemertinen-Rüssel „be regarded as a further development of the proboscis of the kalyptorhynchid rhabdocoels" (1951, p. 528). Für die Auffassung Meixners spricht der Umstand, daß die Kalyptorhynchia hochspezialisiert, keineswegs basal vom Stammbaum der Turbellarien abgezweigt erscheint (vgl. auch Marcus 1958, p. 33). Nun haben wir in *Haplopharynx* eine Form mit so weit ersichtlich primitiver Organisation, ferner mit einem Rüssel, der mit dem Rüssel der Eukalyptorhynchia prinzipiell übereinstimmt. In der Diskussion über eventuelle Ausgangspunkte in der Turbellarien-Organisation für die Ableitung des Nemertinen-Rüssels verdient daher *Haplopharynx* besondere Beachtung, wenngleich der gewaltige Formenreichtum der Kalyptorhynchia besseres Verständnis für die Differenzierungstendenzen des Turbellarienrüssels darbieten.

Salensky homologisiert das Rhynchocölom der Nemertinen mit dem Binnenraum des Eukalyptorhynchien-Rüssels durch Annahme

einer starken Konzentration der Endkegelretractoren (vgl. Abb. 19). Diese Ableitung, der sich Winjhoff anschließt (1914), kann meines Erachtens durch Hinweis auf die endotheliale Auskleidung des Rhynchocölom nicht abgewiesen werden (Meixner 1925, p. 283), ist doch das Gewebe im Muskelzapfen nichts anderes als ein abgeschnittenes Stück des Körperparenchyms, ganz wie dies in einem Pharynx bulbosus oder einem Kopulationsbulbus der Fall ist (vgl. Karling 1956, p. 194 und 1963). Schon im Eukalyptorhynchien-Rüssel ist das zentrale Faserbündel der eigentliche Retractor des Endkegels; die peripheren Fasern sind für die radiären Bewegungen des ausgestülpten Endkegels verantwortlich. Je mehr sich der Rüssel verlängert, je mehr verstärkt sich das zentrale Bündel auf Kosten der peripheren, was ich u. a. am riesigen Rüssel von *Typhlopolycystis coeca* Karling 1956 gefunden habe. Eine analoge Entwicklung kommt unter den Cestoden vor. Die langen Rüsselschläuche der Tetrarhynchen erinnern im Bau auffallend an den Nemertinenrüssel (vgl. z. B. Führmann 1929, f. 291). Auch hier finden wir ein Rhynchocölom und einen kräftigen Rüsselretractor, und die Differenzierung dieser Gebilde denkt sich Pintner in analoger Weise wie Salensky dies für die Nemertinen geschildert hat (vgl. Abb. 20).

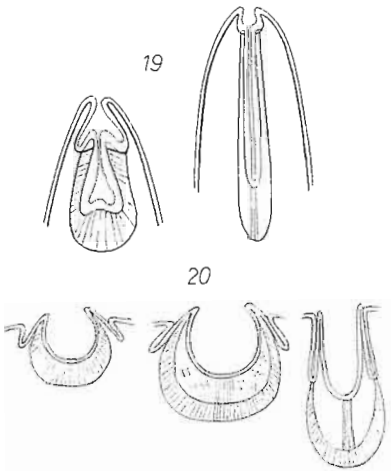

Abb. 19–20. 19 Turbellarien- und Nemertinen-Rüssel, schematisch, nach Salensky 1886, f. 1–2. 20 Schemata zur Entstehungsweise des Tetrarhynchen-Rüssels, nach Pintner 1896, f. 1–3.

Echte Rhabditen sind von Gontscharoff im Nemertinenrüssel nachgewiesen (1957), was nach Reisinger und Kelbetz (1964, p. 505) „ein signifikanter Ausdruck der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Schnurwürmern und Strudelwürmern ist" (vgl. auch Hyman 1959, p. 739). Das Rüsselsekret der Turbellarien ist nicht elektronenmikroskopisch untersucht worden, doch hat es bei *Haplopharynx* einen unzweideutigen Rhabditen-Charakter, und auch bei den Eukalyptorhynchia muß es als eine Art von „Rhabdoiden" angesehen werden (Meixner, 1925 p. 267).

Afterbildungen kennen wir unter den Turbellarien besonders bei den Polycladen. Es handelt sich meistens um mehrere Poren, die wohl am leichtesten als Fusionsgebilde zwischen Darmgewebe und Körperwand und demgemäß als „independently acquired" erklärt werden können (Bock 1927, p. 12). Die Entdeckung von einem Anus bei *Tabaota curiosa* (Proseriata, Marcus 1950, p. 74, f. 139–140; vgl. Steinböck 1957, p. 154) und *Haplopharynx* stützen diese Auffassung; ein „trend" zur Entstehung von Analporen im Turbellarien-Körper ist somit nachweisbar (vgl. Karling 1963, p. 231). Wenigstens bei Formen wie *Tabaota* und *Haplopharynx*, wo im langgestreckten Körper die sich entwickelnden Genitalorgane die Kommunikation zwischen dem pharyngealen und dem caudalen Teil des Darmes erschweren, scheint der selektive Wert eines Afters unwidersprechlich. Steinböck (loc. cit.) behauptet mit Schärfe diesen Entstehungsmodus eines Afters. *Haplopharynx* entspricht sogar seiner Vermutung, „daß noch einmal ein Turbellar gefunden wird, das eine ständige Analöffnung besitzt". (Bei *Tabaota* fungiert der Anus angeblich nur zeitweilig.)

Verschiedene Forscher betrachten das Fehlen des Afters bei den Turbellarien als eine sekundäre Erscheinung, was beim Anschließen der Turbellarien zum Stammbaum der Spiralier erforderlich erscheint (Remane 1951, Marcus 1958, Ax 1961). Remane denkt sich, daß das Proctodeum einer hypothetischen Urform mit Anus zur Bursa der rezenten Turbellarien umgewandelt ist (op. cit.). Er schließt sich der Auffassung an, daß die Darmdurchbrüche der Polycladen und Trematoden sekundär erworben sind, meint aber andererseits, daß die Annahme einer Neuentstehung eines Afters durch sekundären Durchbruch „auf sehr viel größere Schwierigkeiten als die Annahme einer sekundären Rückbildung" stößt (op. cit., p. 281). Diese Situation ist verständlich, wenn man fordert, daß unterhalb der Protostomia „der After durch Teilung des Urmundes in Mund und After entstanden" sei

(loc. cit.). Beklemischev findet dagegen, „daß die Afteröffnungen in den höheren Klassen der Scolecida unabhängig voneinander entstanden sind und teilweise einander nicht einmal morphologisch entsprechen" (1960, p. 155). Der „trend" zur Evolution eines Afters wäre somit nicht nur auf die Turbellarien beschränkt.

Verschiedene Macrostomida haben eine gut differenzierte Communicatio genito-intestinalis in der Form einer Verbindung zwischen Darm und Bursa. Sie ist besonders deutlich in der Gattung *Myozona* Marcus 1949 (vgl. auch Papi 1953 und Ax 1956) von der Abbildungen vorliegen, die den Anschein eines umdisponierten Proctodeum darbieten (vgl. Remane 1951). Steinböck dagegen sieht in der Organisation der weiblichen Genitalwege von *Myozona* eine Stütze für seine Ableitung der Bursa aus dem Darmgewebe (1957, p. 143). Eine Homologisierung der Darm-Bursa Öffnung von *Myozona* mit dem After von *Haplopharynx* erscheint mir ausgeschlossen. Eine Übereinstimmung liegt höchstens in der Neigung (trend) zur Darmfusion – aber aus verschiedenen funktionellen Gründen – mit angrenzenden Geweben vor.

Ein ektodermales Proctodeum ist bei den Nemertinen höchstens andeutungsweise vorhanden; der After ist in der Regel einfach ein Darmporus. Embryonal entsteht der After ziemlich spät als ein Darmdurchbruch, und seine Lage ist sehr oft supraterminal. In allen diesen Hinsichten ist die Übereinstimmung mit *Haplopharynx* vollständig. Unzweifelhaft ist das Vorhandensein eines Afters bei den Nemertinen „einer der wesentlichen Unterschiede gegenüber den Plathelminthen" (Friedrich 1936, p. 14). *Haplopharynx* bietet nun in dieser Hinsicht eine Anknüpfungsmöglichkeit zwischen den beiden Gruppen.

Der phylogenetische Wert des Afters von *Haplopharynx* soll aber nicht übertrieben werden. Für die Frage von den Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Turbellarien und Anneliden sind die Befunde an *Haplopharynx* keineswegs ausschlaggebend.

Der Verdauungsapparet von *Haplopharynx* bietet auch vom After abgesehen einen guten Ausgangspunkt für einen Vergleich mit den Nemertinen. In beiden Fällen vermissen wir sowohl einen scharf differenzierten, muskulösen Pharynx als einen deutlich abgegrenzten Enddarm. Das Epithel des Darmes (bzw. des Mitteldarmes) besteht aus Körnerkolben und Wimperzellen, deren Wimperschöpfe länger aber weniger dicht sind als im Pharynx (bzw. im Vorderdarm). Die Weiterdifferenzierung des Verdauungsapparates der höheren Nemertinen ist hauptsächlich räumlicher Art.

Die Körperwand der Nemertinen ist immer kräftiger und im Zusammenhang hiermit höher differenziert als bei *Haplopharynx*, im einfachsten Falle aber aus denselben Schichten aufgebaut: einschichtiges Epithel aus Wimper- und Drüsenzellen, Basalmembran, Ringmuskelschicht und Längsmuskelschicht. Eine analoge Differenzierung wie bei den Nemertinen geschieht auch verschiedentlich bei Turbellarien sowohl bezüglich der Gestalt der Epithelzellen (*Nemertoderma* u. a.) als der Dicke der Basalmembran und der Muskelschicht (Tricladen, Polycladen).

Das Nervensystem der Nemertinen ist primär peripher, epithelial, verlagert, versenkt sich aber in verschiedenen Linien ins Körperinnere. Dieselbe Erscheinung finden wir aber nach verschiedenen Autoren auch bei den Turbellarien, während nach anderen dem Grundtypus der Turbellarien ein inneres Nervensystem zukommt, in verschiedenen Linien aber ein epitheliales Nervensystem „durch Persistenz eines ontogenetischen Merkmals" (Ax 1961, p. 28) auftreten kann. Hinsichtlich des Nervensystems verhält sich *Haplopharynx* jedenfalls abgeleitet dem Grundtypus der Nemertinen gegenüber.

In der Ausbildung eines Blutgefäßsystems nehmen die Nemertinen eine höhere Stufe als sämtliche Turbellarien ein. Prinzipiell liegt aber diesbezüglich kein Hindernis im Wege für die Ableitung der Nemertinen von *Haplopharynx*-ähnlichen Formen. „Die ersten Anlagen eines anatomisch differenzierten Verteilungsapparates findet man bei den rhabdocoelen Turbellarien in Form zahlreicher schizocoeler Spalträume" (Beklemischew 1960, p. 277).

Dem Grundtypus der Nemertinen fehlen männliche und weibliche Begattungsorgane, die Befruchtung ist eine äußere, die Spermien sind primitiv und die Gonaden der meistens getrenntgeschlechtlichen Tiere liegen in lateralen Follikeln. *Haplopharynx* ist im Bau des Genitalapparates ein typisches Turbellar und das männliche Begattungsorgan ist sogar auffallend stark spezialisiert.

Der Vergleich von *Haplopharynx* mit den Nemertinen kann in folgenden Punkten zusammengefaßt werden:

1. Der Rüssel der Nemertinen kann aus dem Scheidenrüssel der Turbellarien abgeleitet werden. Durch den Bau der Gonaden – entolecithale Eier – und des Verdauungsapparates – Pharynx simplex, bewimpertes Darmepithel, Anus – eignet sich *Haplopharynx* besser als die stark spezialisierten Eukalyptorhynchia für einen Vergleich mit den Nemertinen.

2. Der Verdauungsapparat ist prinzipiell übereinstimmend gebaut bei *Haplopharynx* und den Nemertinen. Andere Turbellarien mit wirklichen Darmporen sind hoch spezialisierte Formen, die sich für einen Vergleich mit den Nemertinen nicht eignen.

3. Nur in zwei Hinsichten, d. h. im Bau des Nervensystems und des Genitalapparates, nimmt *Haplopharynx* eine höhere Entwicklungsstufe als der Grundtypus der Nemertinen ein. Dies genügt aber um eine Ableitung der Nemertinen von *Haplopharynx*-ähnlichen Formen unmöglich zu machen. *Haplopharynx* kommt aber morphologisch den Nemertinen näher als jede andere heute bekannte Art der Turbellaria. Er ist ein Vertreter der Macrostomida und steht demgemäß auch dem hypothetischen Urturbellar nahe (vgl. Ax 1961).

4. Die Bedeutung von *Haplopharynx* liegt meines Erachtens wesentlich darin, daß die Art uns zeigt, wie zwei charakteristische Züge der Nemertinen, d. h. der Rüssel und der After, entstanden sein können. Durch das Demonstrieren von „trends" innerhalb der Turbellaria – sogar unter auffallend primitiven Formen – zur Evolution eines Rüssels und eines Afters wird ein Anknüpfen der Nemertinen zu Turbellarien-ähnlichen Formen erleichtert.

Systematische Stellung

Die taxonomische Verwertung der Familie Haplopharyngidae Meixner 1938 auf der Basis einer einzigen Art muß vorläufig sein. Meixner reiht die Familie in die Ordnung Macrostomida Meixner 1924 neben die Familien Microstomidae, Macrostomidae und Remanellidae ein. Die letztgenannte Familie deckt sich mit der heutigen Klasse Gnathostomulida Ax 1956.

Die Ordnung Macrostomida ist schon jetzt ziemlich heterogen (vgl. Ferguson 1954). Verschiedene Arten der großen, rein marinen Gattung *Dolichomacrostomum* Luther 1947 (= *Paromalostomum* Ax 1951, vgl. Luther 1960, p. 89) ähneln *Haplopharynx* in der Körperform, der Unpaarigkeit der Gonaden und im komplizierten Bau des männlichen Genitalapparates. Das Rostralende verschiedener *Dolichomacrostomum*-Arten ist ferner etwa rüsselartig ausgezogen, leicht beweglich und reichlich mit Rhammiten aus postpharyngealen Drüsen ausgerüstet (Ax 1951, 1952, 1955). Aus einem solchen Vorderende muß der Rüssel von *Haplopharynx* abgeleitet werden. Die *Dolichomacrostomum*-Arten haben eine gemeinsame Genitalöffnung, was die Auffassung

Meixners stützt (vgl. oben), daß den Lagebeziehungen der Genitalporen kein allzu großer taxonomischer Wert beigemessen werden kann.

Die Kalyptorhynchia können als Typhloplanoida mit echtem Scheidenrüssel angesehen werden. Demgemäß könnte eine Ausspaltung der Gattung *Haplopharynx* aus den Macrostomida berechtigt erscheinen. Praktische Gesichtspunkte sind aber wichtig in der Systematik: die Kalyptorhynchia ist eine überaus formenreiche, gut umgrenzte Einheit.

Die Analöffnung von *Haplopharynx* ist schwach differenziert. Wird es sich aber zeigen, daß sie ein Gemeingut einer relativ großen, scharf umschriebenen Gruppe ist, dann wird das Ausschließen der Familie Haplopharyngidae aus den Macrostomida aktualisiert.

Beim Diagnostizieren der Ordnung Macrostomida (vgl. Ferguson 1954, p. 140 und Luther 1960, p. 11) muß die Angabe der Lage der Genitalporen ausfallen. In die Diagnose der Familie Macrostomidae muß eingerückt werden: „Ausmündung des männlichen Genitalapparates getrennt hinter dem weiblichen oder mit diesem vereint in ein Atrium commune."

Diagnose der Familie Haplopharyngidae: Mit echtem Scheidenrüssel, dem Rhabditendrüsen angeschlossen sind. Mit Analöffnung. Getrennte Genitalöffnungen, die männliche vor der weiblichen. Typ-Gattung *Haplopharynx* Meixner mit der Typ-Art H. *rostratus* Meixner 1938.

Zusammenfassung

Haplopharynx rostratus Meixner 1938 ist neubeschrieben auf der Basis von Meixners Originalschnittserie und eigenem Material, studiert und eingesammelt an den biologischen Stationen Kristineberg (Schweden) und Espegrend (Norwegen).

Die Art hat einen mit dem Eukalyptorhynchien-Rüssel vergleichbaren Rüssel, durch welchen Rhabditen (Rhammiten) ausgeleitet werden, ferner eine supraterminale Analöffnung. In der übrigen Organisation schließt sie sich den Macrostomidae an. Doch befindet sich die weibliche Genitalöffnung hinter der männlichen.

„Trends" zur Entwicklung von Rüsselgebilden und Analöffnungen bei den Turbellarien werden behauptet. Sie erleichtern das phylogenetische Anschließen der Nemertinen zu den Turbellarien. Unter den

Turbellarien kommt *Haplopharynx* den Nemertinen morphologisch am nächsten.

Die Familie Haplopharyngidae wird diagnostiziert. Ihre Stellung innerhalb der Ordnung Macrostomida wird provisorisch beibehalten.

Summary

The author redescribes the species *Haplopharynx rostratus* Meixner 1938 on the basis of MEIXNER's original sections and new material collected on the marine stations of Kristineberg (Sweden) and Espegrend (Norway).

Haplopharynx differs from the macrostomids principally in following respects: in the anterior end a proboscis resembling that of the eukalyptorhynchians, provided, however, with rhammites, produced by postpharyngeal glands; in the rear end a supraterminal anal pore; female genital pore behind the male pore.

Trends in the turbellarians are demonstrated to produce proboscis-structures as well as anal openings, the last mentioned by coalescence of the gastroderm and the body wall. Such trends facilitate the phylogenetical association of the turbellarians and the nemertines. Morphologically *Haplopharynx* resembles the nemertines more than any other known turbellarian.

The systematic position of the familiy Haplopharyngidae in the order Macrostomida is a provisional one.

Diagnosis of the family Haplopharyngidae: Macrostomida with a protrusible proboscis connected with rhammite glands; with anal pore and separate genital pores, the female behind the male one. Type genus *Haplopharynx* Meixner with the type species *H. rostratus* Meixner 1938. Type locality Kieler Bucht, Felumarn, sandy bottom.

The original slide (lectotype) in the collections of the Zoological Institution, University of Graz, Austria. The author's material in the State Museum of Natural History, Division of Invertebrates, Stockholm, Sweden.

Verzeichnis der Abkürzungen

a	Anus	*pd*	Pharynxdrüsen
ac	männliches accessorisches Organ	*r*	Rüssel
d	Darm	*rd*	Rüsseldrüsen
dd	Darmdrüsen	*rp*	Rüsselprotractoren
ds	Ductus seminalis	*rr*	Rüsselretractoren
g	Gehirn	*rs*	Rüsselscheide
h	Haftsekret	*rsd*	Rüsselscheidendilatatoren
k	Kopulationsorgan	*rse*	Rüsselsekret
kl	Kopflappen	*s*	Stilett
kb	Kornsekretblase	*sb*	Samenblase
m	männlicher Genitalporus	*t*	Testis
n	Nerv	*v*	Vas deferens
o	Ovar	*w*	weiblicher Genitalporus
p	Pharynx		

Literatur

AX, P. 1951: Über zwei marine Macrostomida (Turbellaria) der Gattung Paromalostomum, Vertreter eines bemerkenswerten Organisationstypus. Kiel. Meeresforsch. **8**, 30–48.

— 1952: Neue psammobionte Turbellaria Macrostomida aus der Verwandtschaft von Paromalostomum. Zool. Anz. **149**, 99–107.

1955: Studien über psammobionte Turbellaria Macrostomida. III. Paromalostomum mediterraneum nov. spec. Vie et milieu **6**/1, 67–73.

— 1956: Ibid. IV. Myozona stylifera nov. spec. Zool. Anz. **157**, 251–260.

— 1961: Verwandtschaftsbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien. Erg. Biol. **24**, 1–68.

BEKLEMISCHEW, W. N. 1958: Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen. I. Berlin 1–441.

— 1960: Ibid. II. Berlin 1–403.

— 1963: On the relationship of the Turbellaria to other groups of the animal kingdom. In: The lower Metazoa. Univ. Calif. Press 234–244.

BOCK, S. 1927: Ductus genito-intestinalis in the Polyclads. Ark. Zool. **19** A 1–15.

BÖHMIG, L. 1933: Nemertini. Handb. Zool. **2**/3 1–110.

BÜRGER, OTTO 1907: Nemertini. Bronn Kl. Ord. **4** Suppl., 1–542.

FERGUSON, F. F. 1954: Monograph of the macrostomine worms of Turbellaria. Trans. Amer. Micr. Soc. **73**/2, 137–164.

FIZE, ANTOINETTE 1963: Contribution à l'étude de la microfaune des sables littoraux du Golfe d'Aigues-Mortes. Vie et milieu **14**, 669–774.

FRIEDRICH, H. 1936: Nemertini. Tierwelt Nord- u. Ostsee **4** d, 1–69.

FUHRMANN, O. 1929: Cestoidea. Handb. Zool. **2**/2, 141–416.

GONTCHAROFF, MARIE 1957: Étude des rhabdites de la trombe de Lineus ruber en microscopie électronique. C.R.Ac.Sci. Paris **244**, 1539–1541.

— 1961: Embranchement des Nemertiens. Traité zool. **4**/1, 783–886.

HYMAN, LIBBIE H. 1951: The Invertebrates: Platyhelminthes and Rhynchocoela. The acoelomate Bilateria. **2**. McGraw-Hill, New York, 1–550.

— 1959: Ibid. **5**. Smaller coelomate groups. Ibid. 1–783.

KARLING, T. G. 1956: Morphologisch-histologische Untersuchungen an den männlichen Atrialorganen der Kalyptorhynchia (Turbellaria). Ark. Zool. (2) **9**, 187–278.

— 1963: Some evolutionary trends in Turbellarian morphology. In: The Lower Metazoa. Univ. Calif. Press 225–233.

LUTHER, A. 1905: Zur Kenntnis der Gattung Macrostoma. Festschr. Palmén. Helsingfors **5**, 1–61.

— 1947: Untersuchungen an Rhabdocoelen Turbellarien. 6. Macrostomiden aus Finnland. Acta Zool. Fenn. **49**, 1–40.

— 1960: Die Turbellarien Ostfennoskandiens I. Fauna Fenn. **7**, 1–155.

MARCUS, E. 1949: Turbellaria Brasileiros (7). Bol. Fac. Filos., Cienc. S. Paulo. Zool. **14**, 7–155.

— 1950: Turbellaria Brasileiros (8). Ibid. **15**, 5–191.

— 1958: On the evolution of the animal phyla. Quart. Rev. Biol. **33**, 24–58.

MEIXNER, J. 1925: Beitrag zur Morphologie und zum System der Turbellaria-Rhabdocoela. I. Die Kalyptorhynchia. Z. Morphol. Ökol. **3**, 255–343.

MEIXNER, J. 1938: Turbellaria (Strudelwürmer). I. Tierwelt Nord- u. Ostsee 4 b, 1–146.

PAPI, F. 1953: Beiträge zur Kenntnis der Macrostomiden (Turbellarien). Acta Zool. Fenn. **78**. 1–32.

PINTNER, TH. 1896: Versuch einer morphologischen Erklärung des Tetrarhynchenrüssels. Biol. Zbl. **16**. 258–267.

REISINGER, E. und SUSANNE KELBETZ 1964: Feinbau und Entladungsmechanismus der Rhabditen. Z. wiss. Mikrosk. **65**. 472–508.

REMANE, A. 1951: Die Bursa-Darmverbindung und das Problem des Enddarmes bei Turbellarien. Zool. Anz. **146**. 275–291.

SALENSKY, W. 1886: Bau und Metamorphose des Pilidium. Z. wiss. Zool. **43**. 481–511.

STEINBÖCK, O. 1957: Zur Phylogenie der Gastrotrichen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 128–169.

WIJNHOFF, G. 1914: The proboscidian system in Nemertines. Quart. J. Micr. Sci. **60** (2): 273–312.