

Aus dem Institut für Meeresforschung in Bremerhaven

Actiniaria des Südwestatlantik  
IV. *Actinostola crassicornis*  
(HERTWIG, 1882)  
mit einer Diskussion verwandter Arten\*

Karin Riemann-Zürneck \*\*

**Abstract: Actiniaria of the Southwestern Atlantic Ocean IV. *Actinostola crassicornis* (HERTWIG, 1882) with a discussion of related species.** *A. crassicornis* is redescribed with special reference to characters of specific significance. This species inhabits the continental shelf of Argentina including the Falkland Islands and was found in depths ranging from 34 to 1220 m. Two species which have been described by MC MURRICH in 1893 are considered

---

\* Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS „Walther Herwig“ nach Südamerika  
Nr. LII

\*\* Mitglied der Taxonomischen Arbeitsgruppe an der Biologischen Anstalt  
Helgoland.

Eingegangen am 2. 5. 1978

Anschrift der Verfasserin: Dr. Karin Riemann-Zürneck, Institut für Meeresforschung, Am Handelshafen 12, D-2850 Bremerhaven, Federal Republic of Germany.

Danksagungen.

Die Verbreitungskarte von *Actinostola crassicornis* zeigt besonders eindrucksvoll, wie aufwendig und systematisch Herr Dr. H. SCHULZ (Institut für Seefischerei der Bundesanstalt für Fischerei in Hamburg) die Aktinien der drei „Walther Herwig“-Expeditionen gesammelt hat; hierfür möchte ich ihm herzlich danken. Die Vergleichsarten wurden mir in entgegenkommender Weise von acht Museen zur Verfügung gestellt; hierfür danke ich den Herren F. M. BAYER (Smithsonian Institution, Washington), M. DZWILLO (Zool. Museum Hamburg), H. FECHTER (Zool. Staatssammlung, München), S. D. GREBELNY (Zool. Institut, Leningrad), R. OLERÖD (Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm), K. W. PETERSEN (Zool. Museum, Kopenhagen) W. VADER (Zool. Museum Tromsø) und J. W. WACASEY (Arctic Biological Station, Montreal). Dem Direktor des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, Herrn S. A. GERLACH, danke ich für die freundliche Durchsicht des Manuskripts.

to be synonymous with *Actinostola crassicornis*: *A. excelsa* and *A. pergamentacea*. 9 related species are used for comparison in order to gather additional information on characters and their taxonomic value on the species level (these species are listed on Tab. 3). The genus *Paractinostola* CARLGREN (1928) is considered to be a synonym of *Actinostola* (syn. nov.). The results are discussed and accordingly two groups of species are separated within the genus *Actinostola* (compare Tab. 4): 1. The *Actinostola-callosa*-group (including *A. callosa*, *A. carlgreni* and „*A. n. sp. ?*“ PARRY, 1952). 2. The *Actinostola-crassicornis*-group (including *A. crassicornis*, *A. intermedia*, *A. georgiana* and *A. capensis*). The remaining species (*A. bulbosa*, *A. kerguelensis*, *A. clubbi*, *A. groenlandica* and *A. spetsbergensis*) represent a heterogeneous group, the first three species of which are considered to be of uncertain status. The most extraneous among the species investigated is *Actinostola spetsbergensis*, which stands out not only in the usual taxonomic features but has some remarkable peculiarities (development of ovaries and embryos) which are hitherto unique in the Actiniaria. The new genus *Glandulactis* (gen. nov.) is erected in order to do justice to the isolated taxonomic position of the sole species *Glandulactis spetsbergensis* (CARLGREN 1893).

## Einleitung

Diese vierte Publikation über Aktinien, die von dem Fischereiforschungsschiff „Walther Herwig“ im Südwestatlantik in den Jahren 1966, 1968 und 1970/71 gesammelt wurden, beschreibt eine Art, die neben der Sagartiide *Choriactis laevis* (CARLGREN 1899; vgl. RIEMANN-ZÜRNECK, 1975) im gesamten Untersuchungsgebiet gefunden wurde. *Choriactis laevis* zeigt eine Präferenz für Meerestiefen zwischen 100 und 500 m und für feste Substrate biogenen Ursprungs; wohingegen *Actinostola crassicornis* fast überall vorkommt, wo während der genannten Expeditionen überhaupt Aktinien gefunden wurden (vgl. RIEMANN-ZÜRNECK, 1973).

Trotz der Qualität der ausführlichen Erstbeschreibung von *A. crassicornis* (HERTWIG 1882), war der Status dieser Art lange Zeit unsicher, da MC MURRICH (1893, p. 209) annahm, daß *A. crassicornis* ein Synonym der Typus-Art *A. callosa* (VERRILL 1882) sei und gleichzeitig zwei neue Arten aus dieser Region beschrieb. Durch neues Material, das CARLGREN (1927) zur Verfügung stand, wurde die HERTWIGSche Art zwar wieder rehabilitiert, es blieb jedoch die Ungewissheit, welcher taxonomische Status einigen anderen der inzwischen auf 12 angewachsenen nominalen *Actinostola*-Arten zukommt, zumal selbst die Typus-Art *A. callosa* hinsichtlich der Variabilität ihrer Merkmale noch unvollkommen bekannt war.

Eine vorläufige Untersuchung von *A. callosa* (RIEMANN-ZÜRNECK, 1971) ergab, daß viele Merkmale eine ungewöhnliche Variationsbreite haben und daher diagnostisch nur mit größter Sorgfalt oder überhaupt nicht benutzt werden können. Diese Ergebnisse haben mich veranlaßt, die südwestatlantische *A. crassicornis* in umfassender Weise zu untersuchen und noch neun weitere verwandte Arten in diese Untersuchung einzubeziehen, um eine verlässlichere taxonomische Wertung der *Actinostola*-Arten zu ermöglichen.

### **Beschreibung von *Actinostola crassicornis* (HERTWIG 1882)**

CARLGREN (1899, p. 31), CARLGREN (1927, p. 63), CARLGREN (1949, p. 78), RIEMANN-ZÜRNECK (1971, p. 160-161); syn. *Dysactis crassicornis* HERTWIG (1882, p. 39, Pl. 7, Fig. 6-12), HERTWIG (1888, p. 17, Pl. 2, Fig. 6-7); syn. *Actinostola excelsa* MC MURRICH (1893, p. 170, Pl. 26, Fig. 53-56) (syn. nov.); syn. *Actinostola pergamentacea* MC MURRICH (1893, p. 171, Pl. 26, Fig. 57-58; Pl. 27, Fig. 59-63) (syn. nov.); syn. *Actinostola callosa* sensu MC MURRICH (1893, p. 209); nec *Actinostola callosa* sensu MC MURRICH (1893, p. 167); nec *Actinostola callosa* sensu REES (1913, p. 382).

#### **Material:**

Insgesamt wurden von „Walther Herwig“ 129 Exemplare dieser Art gesammelt, davon 46 im Jahre 1966, 2 Tiere im Jahre 1968 und 81 Tiere während der Expedition 1970/71 (Abb. 3). Bei 34 Tieren wurde die Nesselkapselausstattung untersucht und vermessen, bei 11 weiteren Tieren die Nesselkapseln der Tentakel. Schnittpräparate mit anschließender Azanfärbung wurden von 12 Tieren hergestellt. In der Tabelle 1 werden 11 Tiere aufgeführt, von denen sowohl Nesselkapsel-Untersuchungen wie auch histologische Untersuchungen vorliegen. Das gesamte Material befindet sich im Zoologischen Museum der Universität Hamburg.

#### **Habitus:**

(a) Körperform und Größe (Abb. 1). Die meisten vorliegenden Tiere sind mittelgroß (Höhe 4 bis 8 cm, Gewicht 30 bis 60 Gramm), etwa 10 % der Tiere erreicht jedoch die Größe von 10 bis 12 cm und ein Gewicht von 120 bis 200 Gramm; die besonders großen Tiere stammen alle aus Tiefen unterhalb 500 m. Die Körperform der mittelgroßen Tiere ist ziemlich einheitlich, wohingegen sowohl die kleinen wie auch die besonders großen Tiere in Form und Mauerblattstruktur variabel sind.

Tabelle 1: Material von *Actinostola crassicornis*

Tier Nr.	Walther Herwig Station	Datum	Positionen	Tiefe (m)	Gewicht (g)
67/66	255	15. 6. 1966	37° 53' S 54° 59' W	600	140
69/66	245	14. 6. 1966	36° 49' S 54° 02' W	550	140
73/66	341	2. 7. 1966	54° 12' S 59° 35' W	100	52
91/66 a	377	17. 7. 1966	43° 05' S 59° 09' W	200	1,3
91/66 b	377	17. 7. 1966	43° 05' S 59° 09' W	200	20
68/12	- - - ohne Fundortsangaben - - -				155
68/14	64	27. 2. 1968	30° 03' S 47° 44' W	800	120
71:219	219	23. 1. 1971	50° 10' S 54° 56' W	1060	130
71:221	221	24. 1. 1971	50° 17' S 56° 25' W	510	120
71:294	294	14. 2. 1971	49° 13' S 58° 45' W	485	1,2
71:339	339	25. 2. 1971	38° 57' S 54° 24' W	1220	60

Mittelgroße Tiere haben in der Regel die Form eines Zylinders, der marginal zu einem etwa 5 mm breiten „Kragen“ verjüngt ist (Abb. 1 a, b). Die Tentakel sind meist äußerlich sichtbar, seltener vollständig retrahiert (Abb. 1 f) oder relativ weit ausgestreckt (Abb. 1 d). Typisch für die Art ist, daß der Limbus in Form und Färbung deutlich sowohl gegenüber dem Mauerblatt wie auch gegenüber der Fußscheibe abgesetzt ist. Die Fußscheibe ist immer flach, und es finden sich keine festgehefteten Substratrete. Jungaktinien von 1 bis 2 cm Körpergröße, die sich noch im Gastralraum des Muttertieres befinden, haben die Form und die gewölbte Fußscheibe wie die Adulti der verwandten *Stomphia coccinea*.

(b) Mauerblatt. Mittelgroße Tiere haben ein glattes Mauerblatt, das gelblich-weiß, bzw. bei fehlendem Ektoderm leuchtend weiß ist (vgl. MC MURRICH 1893, p. 170: „*Actinostola excelsa*“). Größere Tiere, die in der Regel eine dickere Mauerblatt-Mesogloea besitzen, haben eine runzlige bis warzige Mauerblatt-Oberfläche („Hammerschlag“, Abb. 1 e), wobei das gelblich gefärbte Ektoderm nur in den Vertiefungen vorhanden ist. Außer diesen gelblichweißen Tieren gibt es eine zweite Farbvarietät, die braune bis dunkelviolette Streifen und Flecken am Mauerblatt aufweist (Abb. 1 c). Jungtiere aus so gefärbten Weibchen besitzen dieses Pigment meist auch.

Bauplan:

Mesogloea der Körperwand mäßig dick (3-6 mm), bei den größten

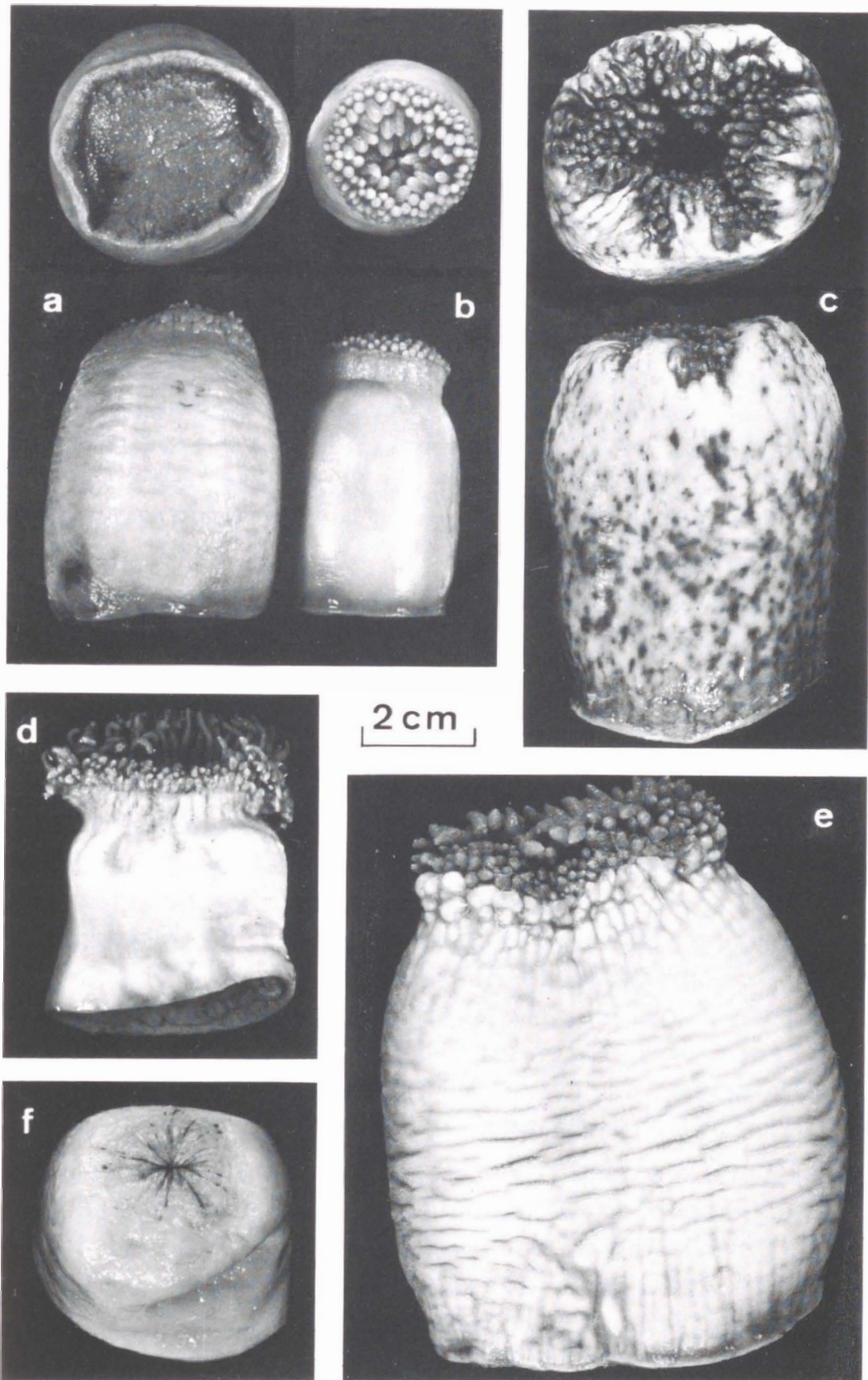


Abb. 1: *Actinostola crassicornis*, Habitus. a) und b) 2 Tiere der WH-Station 129 (1971); c) Tier der WH St. 339 aus 1220 m Tiefe; d) Tier der WH St. 203; e) Tier der WH St. 221; f) Tier der WH St. 289.

Tieren 10 mm; im oberen, leicht verjüngten Abschnitt verdickt und mit Runzeln, bei großen Tieren auch mit warzenförmigen Erhebungen, die in die Tentakelbasen übergehen und bei diesen Tieren aborale Verdickungen der Tentakelbasen bilden (Abb. 1 c, e).

Tentakel in 6 Cyklen, insgesamt etwa 190; die Tentakel der innersten vier Cyklen sind stumpf kegelförmig und erreichen 2 bis 3 cm Länge; die beiden äußeren Tentakelzyklen sind meist nicht vollständig und die Tentakel knopfartig klein.

Septen in 5 Cyklen hexamer angeordnet, die ersten zwei Cyklen vollständig, selten ein oder zwei zusätzliche Septenpaare vollständig. Bei großen Tieren sind darüber hinaus einige winzige Septen des 6. Septencyklus vorhanden. Die kleinsten Septen folgen der *Actinostola*-Regel (HERTWIG, 1882, p. 42). Gonaden an den Septen des 3. bis 5. Zyklus, bei den kleinsten Septen trägt meist nur der größere Partner eines Paares Gonaden und trilobate Filamente.

Actinopharynx wie bei anderen *Actinostola*-Arten dickwandig und mit bedeutenden Ausmaßen, zwei breite Siphonoglyphen.

#### Histologie:

(a) Cnidom (Abb. 2 und Tab. 2). *A. crassicornis* besitzt das typische *Actinostola*-Cnidom (vgl. Diskussion). Sie unterscheidet sich jedoch von anderen Arten in der Nesselkapselausstattung der unilobaten Mesenterialfilamente. Hier finden sich neben den artdiagnostisch unbedeutenden p-Mastigophoren zwei weitere Nematocysten, deren Form und Dimensionen typisch für die Art sind. Die allgemein bei Aktinien anzutreffende Tendenz, daß innerhalb einer Art die Länge der Nesselkapseln mit der Körpergröße zunimmt, ist bei *A. crassicornis* kaum vorhanden; nur bei sehr kleinen Tieren unter 5 g Gewicht (4 Tiere untersucht), sind die Basitrichen und die Spirocysten der Tentakel kleiner als bei den übrigen Tieren (Bas: 21-26  $\mu\text{m}$ ; Spir. max.: 42-49  $\mu\text{m}$ ).

(b) Muskulatur. Längsmuskulatur der Tentakel und Radialmuskulatur der Mundscheibe mesogloal, ähnlich wie bei *A. callosa* (RIEMANN-ZÜRNECK 1971, p. 158-159). Retraktormuskulatur an den Septen des 1. bis 4. Zyklus vorhanden, diffus, mit kurzen Mesogloea-Fortsätzen, die nur bei großen Tieren etwas verzweigt sind und zum Zentrum des Tieres hin länger werden. Ebenfalls an den ersten 4 Septencyklen vorhanden ist die Parietalmuskulatur; sie ist schwach entwickelt und bildet keine Falten auf Querschnitten der Septen wie bei einigen anderen *Actinostola*-Arten. Endodermale Ringmuskulatur der Körperwand

Tabelle 2: Abmessungen der Nesselkapseln von *Actinostola crassicornis*

Körperregion	Nematocysten	Dimension ( $\mu\text{m}$ )
Mauerblatt	Basitrichen	20-23 x 2,5-3
Tentakel	Spirocysten maximal	55 x 5-6
	Basitrichen	24-31 x 2,5-3
	b-Mastigophoren	41-50 x 7
Actinopharynx	Basitrichen	26-30 x 3
	p-Mastigophoren	21-28 x 5
Mesenterialfilamente (unilobat)	Basitrichen 1	18,5-23,5 x 2-2,5
	Basitrichen 2	28,5-35 x 3-3,5
	p-Mastigophoren	21-30 x 5

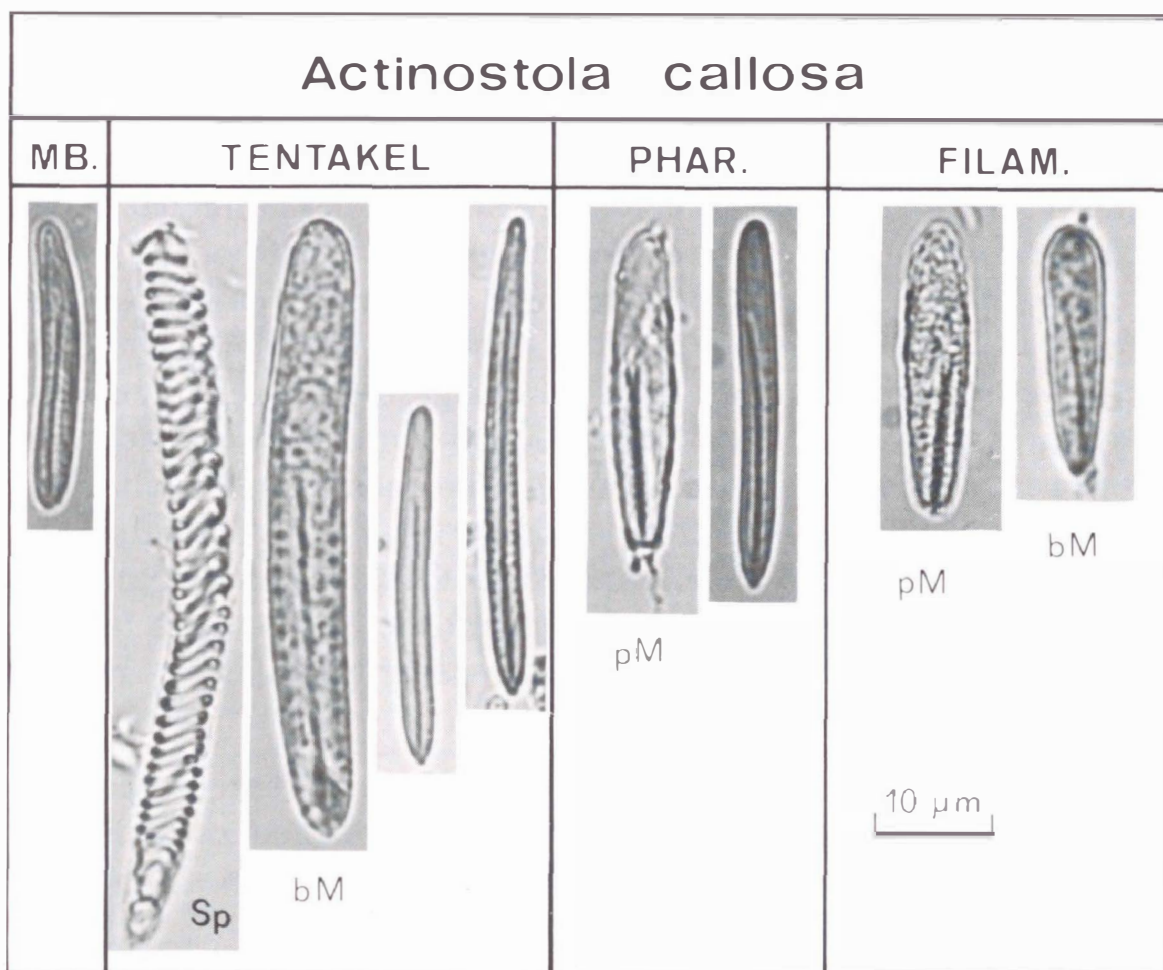


Abb. 2 *Actinostola crassicornis*, Cnidom. (bM = „b-Mastigophore“, pM = p-Mastigophore, Sp = Spirocyste). Alle nicht bezeichneten Nematocysten sind Basitrichen.

schwach. Sphinkter mesogloea, direkt dem Endoderm anliegend, 1 bis 2 mm breit und 1 bis 2 cm lang. Der Sphinkter nimmt auf Längsschnitten des marginalen Mauerblattes nur etwa ein Drittel der Mauerblatt-Mesogloea ein, bei sehr großen Tieren sogar nur etwa ein Fünftel (vgl. Diskussion). Der Sphinkter ist bei großen Exemplaren wie bei der Typus-Art bandförmig, das heißt marginal nicht breiter als in seinem mittleren Abschnitt. Bei kleinen und mittelgroßen Tieren ist der Sphinkter dagegen marginal verbreitert und nimmt etwa die Hälfte der Mesogloea ein; die mesogloeaen Alveolen treten bei solchen Tieren zu Gruppen zusammen. Im Vergleich zu *A. callosa* sind die mesogloeaen Alveolen des Sphinkters insgesamt besonders gut mit Muskelfibrillen ausgestattet (Abb. 5c).

(c) Gonaden an den Septen des 3. bis 5. Zyklus; bei kleinen Weibchen sind Oocyten nur an den Septen des 4. und 5. Zyklus vorhanden; reife Oocyten haben einen Durchmesser von 500  $\mu\text{m}$ . Die Ovarien werden in einem eng begrenzten Abschnitt des Septums nahe dem Mauerblatt angelegt; auf Querschnitten fixierter Tiere finden sich die Ovarien daher alle an der Peripherie. Reifezustand und Quantität der Ovarien unterschiedlich, jedoch offensichtlich unabhängig von der Jahreszeit; untersucht wurden 41 Tiere, wovon 22 Tiere im Zeitraum vom 18. Juni bis 22. Juli 1966 und 19 Tiere zwischen dem 2. und dem 20. Januar 1971 gesammelt wurden. Die meisten der 23 ♀♀ hatten zahlreiche Oocyten entwickelt, einige andere jedoch nur sehr wenige, die schwer aufzufinden sind; ein Tier besaß überhaupt keine Gonaden und war nur an den vier riesigen Jungtieren im Gastralraum als Weibchen zu erkennen. Ebenfalls unterschiedlich ist der Reifezustand der Ovarien: Während sich bei den meisten Weibchen alle Reifestadien der Oocyten nebeneinander im Septum befinden, sind bei einigen anderen Tieren entweder fast alle Oocyten in einem reifen Zustand oder – wieder bei anderen – noch in einem früheren Entwicklungsstadium.

Die Anlage der Hodenfollikel zeigt keine Besonderheiten gegenüber anderen Aktinien; ihr Reifezustand ist von Männchen zu Männchen verschieden, unabhängig von der Jahreszeit; innerhalb eines Tieres sind alle Hodenfollikel in gleichem Reifezustand.

### Verbreitung.

*Actinostola crassicornis* kommt auf dem gesamten argentinischen Schelf vor. Darüber hinaus ist die Art ungewöhnlich eurybath und wurde sowohl an Stationen mit geringer Meerestiefe (34 m) wie auch an Stationen mit über 1000 m Tiefe (1220 m) von „Walther Herwig“ gefunden

(Abb. 3). Bisher war die Art nur von 6 Fundorten südlich des 45. Breitengrades in Tiefen bis 150 m bekannt. Ob die Art auch auf der chilenischen Seite Südamerikas vorkommt, ist nicht bekannt (der Fundort eines

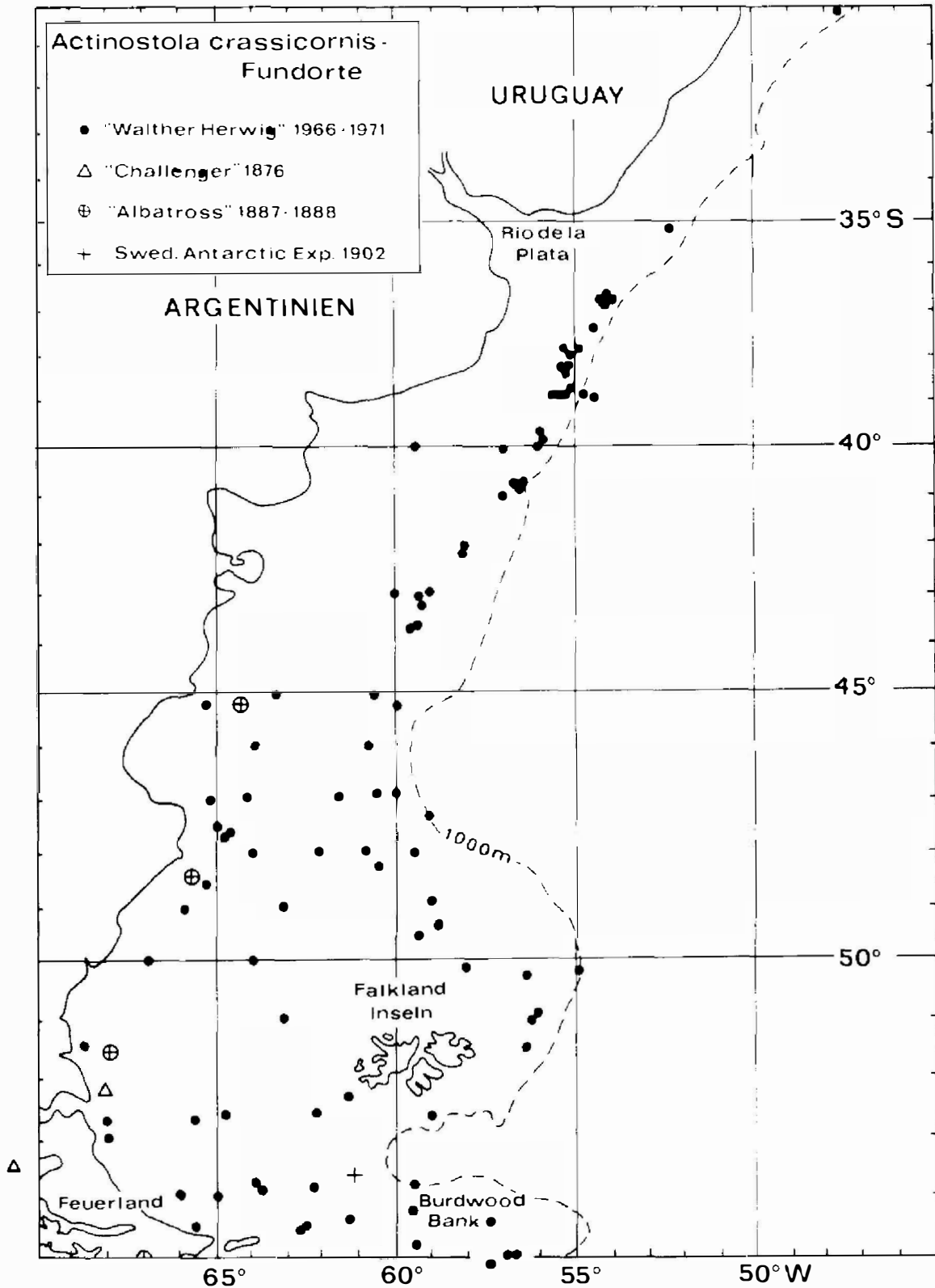


Abb. 3: Verbreitung von *Actinostola crassicornis*.

Hertwigschen Typus-Tieres liegt in der Magellan-Straße). Bisher wurde vor der chilenischen Küste nur *Actinostola intermedia* CARLGRÉN (1899) gefunden, eine mit *A. crassicornis* nahe verwandte Art (siehe Diskussion).

Fortpflanzung, Embryonalentwicklung und Brutpflege. *A. crassicornis* hat keine jahreszeitlich festgelegten Fortpflanzungszeiten; vielmehr produzieren die Weibchen kontinuierlich Oocyten, die ebenso kontinuierlich in den Gastralraum abgegeben werden. Die Anzahl der gleichzeitig erzeugten Eier ist, wie gesagt, von Tier zu Tier verschieden und es ist denkbar, daß bei einer größeren Anzahl ein Teil der Eier ausgestoßen wird und nur einige im Gastralraum verbleiben, wohingegen bei geringer Eiproduktion vermutlich alle befruchteten Eier im Schutz des Gastralraumes bleiben. Obwohl auch bei *A. crassicornis* die Produktion der Oocyten abhängig von äußeren Faktoren zu sein scheint, und obwohl die Entwicklungsstadien oft durch passive Brutpflege geschützt sind, gibt es bei dieser Art jedoch keine Parallelen zu der hochspezialisierten Fortpflanzungsbiologie und Brutpflege von *Actinostola spetsbergensis* (RIEMANN-ZÜRNECK 1976a,b). In ihrer Fortpflanzung und Larvalentwicklung folgt *A. crassicornis* dem "*Tealia felina*"-Typ (RIEMANN-ZÜRNECK 1976b), der auch bei anderen Arten mit fakultativer Brutpflege gekoppelt sein kann. Im Gegensatz zu *A. spetsbergensis* gibt es hier keine besonderen, der Brutpflege dienenden Einrichtungen und die Entwicklung verläuft direkt, ohne daß die Planula besondere Differenzierungen entwickelt.

In einem Weibchen mit reifen Ovarien wurden fünf freie „Eier“ gefunden und histologisch untersucht. Nur ein einziges dieser offenbar frühen Entwicklungsstadien erwies sich histologisch als Blastula, umgeben von einem sehr dünnen (2,5  $\mu\text{m}$ ) Blastoderm. Der zentrale Dotter der Blastula scheint verglichen mit dem reifen Ei histologisch unverändert. Demnach ist die Furchung entsprechend dem lecithotrophen Eitypsuperfiziell. Die Endodermbildung ist unbekannt. Die weitere Embryonalentwicklung verläuft direkt, die Tentakel scheinen nach der üblichen Sequenz gebildet zu werden (8, 12, 24 usw.). Juvenile Aktinien enthalten noch bis zu einem Durchmesser von ca. 3 mm Dotterreste.

Die Brutpflege von *A. crassicornis* ist darauf beschränkt, alle oder einen Teil der Entwicklungsstadien im Gastralraum zu beherbergen, wo ihnen Schutz und günstige Ernährungsbedingungen geboten werden. Die frühesten Stadien bis zu wenige Millimeter großen Aktinien befinden

sich peripher zwischen den Septen, wobei die Jungaktinien ihre Tentakelkränze zum Zentrum des mütterlichen Gastralraumes richten. Größere Jungtiere liegen mit ihren Tentakelkränzen direkt unter dem Actinopharynx des Muttertieres. Von den 23 insgesamt untersuchten Weibchen trugen mehr als die Hälfte in ihren Gastralräumen Jungtiere, am häufigsten waren etwa 10 Jungtiere verschiedener Entwicklungsstadien vorhanden. Eine sehr große Anzahl juveniler Tiere (ca. 50) fanden sich in drei Weibchen, wohingegen vier andere nur 2 bis 4 Jungaktinien beherbergten, die allerdings so groß waren (Höhe 3 cm), daß es fraglich erscheint, ob sie das Muttertier überhaupt noch verlassen können.

### Diagnose.

Mittelgroße, in größeren Tiefen auch große Art von zylinderförmiger Gestalt mit gut abgesetztem Limbus und flacher Fußscheibe. Neben der häufigeren gelblichweißen Form gibt es eine zweite Farbvarietät mit braunroten Streifen oder Flecken. In den unilobaten Mesenterialfilamenten drei Typen von Nematocysten, die Basitrichen und die „b-Mastigophoren“ sind in Form und Größe artspezifisch. Die Oocyten werden kontinuierlich, unabhängig von der Jahreszeit gebildet. Die leci-  
thotrophen Eier entwickeln sich direkt und verbleiben dabei zumindest zum Teil im Gastralraum des Muttertieres. Die Art kommt auf dem gesamten argentinischen Schelf einschließlich der Falkland-Inseln vom Sublitoral (34 m) bis in die Tiefsee (1220 m) vor.

### Vergleichende Untersuchungen und Diskussion

Nach CARLGREN (1949, p. 78) umfaßt die Gattung *Actinostola* die folgenden 12 nominalen Arten: *A. callosa* (VERRILL 1882; Typus der Gattung); *A. spetsbergensis* CARLGREN (1893); *A. abyssorum* (DANIELSSEN 1890); *A. groenlandica* CARLGREN (1899); *A. pergamentacea* MC MURRICH (1893); *A. crassicornis* (HERTWIG 1882); *A. intermedia* CARLGREN (1899); *A. excelsa* MC MURRICH (1893); *A. georgiana* CARLGREN (1927); *A. clubbi* CARLGREN (1927); *A. kerguelensis* CARLGREN (1928); *A. carlgreni* WASSILIEFF (1908). Hiervon entfällt *A. abyssorum*, da es sich um ein Synonym von *A. callosa* handelt (RIEMANN-ZÜRNECK, 1971, p. 160).

Aus der patagonischen Region und der angrenzenden Antarktis sind außer *A. crassicornis* noch sieben nominale Arten beschrieben worden. Zunächst sind da die beiden von MC MURRICH (1893, p. 170 und 171) beschriebenen Arten *A. excelsa* und *A. pergamentacea*, die man als

Synonyme von *A. crassicornis* ansehen muß. MC MURRICHS Feststellung (1893, p. 209), daß *A. crassicornis* identisch mit der Typus-Art *A. callosa* sei, wurde bereits von CARLGREN (1927, p. 63) entkräftet. Die ebenfalls als „*A. callosa*“ von REES (1913, p. 382) beschriebene Aktinie von den Falkland-Inseln ist demgegenüber nicht *A. crassicornis*, sondern nach CARLGREN (1949, p. 85) *Antholoba achates*. Somit bleiben noch vier Arten, die einer näheren Betrachtung bedürfen: *A. intermedia* CARLGREN (1899) von der benachbarten chilenischen Küste und die drei antarktischen Arten *A. georgiana* CARLGREN (1927), *A. clubbi* CARLGREN (1927) und *A. kerguelensis* CARLGREN (1928). Hiervon sollen die letzten beiden Arten ausgeklammert werden, da sie sich, wie ich schon 1971 (p. 161) feststellte – aufgrund des von CARLGREN beschriebenen Cnidoms von allen anderen *Actinostola*-Arten abheben, was allerdings nach meiner Kenntnis der anderen Arten ihre Stellung in der Gattung *Actinostola* zweifelhaft macht.

Neben den verbleibenden Arten *A. intermedia* und *A. georgiana* wurden auf der Südhalbkugel noch zwei weitere, bisher schwer abzugrenzende Arten gefunden, für die CARLGREN die Gattung *Paractinostola* geschaffen hat (vgl. RIEMANN-ZÜRNECK, 1971, p. 160): *P. bulbosa* (CARLGREN 1928, p. 182; bei Somalia) und *P. capensis* (CARLGREN 1928, p. 184; bei Kapstadt). CARLGREN (p. 181) begründet die Gattung *Paractinostola* auf folgenden Unterschieden: „Mundscheibe mehr oder minder stark lobiert. Mesenterien an der Fußscheibe weniger als die Tentakel.“ Da nach meinen Erfahrungen beide Merkmale bei besonders großen Tieren einiger *Actinostola*-Arten auch auftreten können, sind sie für die Differenzierung einer Gattung nicht ausreichend. *Paractinostola* ist demnach ein Synonym von *Actinostola* und die beiden Arten werden als *Actinostola bulbosa* (CARLGREN, 1928) (syn. nov.) und *Actinostola capensis* (CARLGREN, 1928) (syn. nov.) in den Vergleich der *Actinostola*-Arten mit einbezogen.

Für die Beurteilung taxonomischer Kriterien ist es weiterhin wichtig, auch die *Actinostola*-Arten der nördlichen Hemisphäre zum Vergleich heranzuziehen, insbesondere die Typus-Art *A. callosa*, aber auch die beiden anderen nordatlantischen Arten *A. spetsbergensis* und *A. groenlandica*, zumal es bei diesen Arten Übereinstimmungen mit jenen der Süd-Hemisphäre gibt (RIEMANN-ZÜRNECK, 1971, p. 161). Schließlich stand mir noch die vor Japan vorkommende *A. carlgreni* in zwei Exemplaren zur Verfügung. Um darüber hinaus einen Eindruck zu gewinnen, welche Merkmale auf Gattungsniveau innerhalb der Actinostoliden

Tab. 3: Material, das für vergleichende Untersuchungen benutzt wurde.

ART	ANZAHL	FUNDORT	EXPEDITION / SAMMLER	MUSEUM / REFERENZ
<i>Actinostola callosa</i>	9	60°31'N 4°10'E, 340m 73°37'N 17°38'E, 400m	"Anton Dohrn" 1969	Inst.f.Meeresf., Bremerhaven (Riemann-Zürneck 1971)
	1	71°40'N 24°34'W, 320m	"Anton Dohrn" 1972	Inst.f.Meeresf., Bremerhaven
	2	Ullsfjord, Norwegen	Wim Vader, Tromsø	Inst.f.Meeresf., Bremerhaven
<i>Actinostola groenlandica</i>	1	Westgrönland	-	Zool.Museum Hamburg Nr.07101 det. Riemann-Zürneck
<i>Actinostola spetsbergensis</i>	11	Nordatlantik und Nordpazifik, siehe Riemann-Zürneck, 1976b.		
<i>Actinostola carlgreni</i>	1	Vor Japan, 1904, 730m	Sammlung Doflein	Zool.Staatssammlung München Typus (Wassilieff 1908)
	1	Vor Japan, 1914, 400m	Th. Mortensens Pacific Expedition	Zool.Museum Kopenhagen det. Riemann-Zürneck
<i>Actinostola crassicornis</i>	129	Schelf und Kontinental- abhängig Argentiniens	"Walther Herwig" 1966, 1968 und 1970/71	Zoologisches Museum Hamburg
<i>Actinostola intermedia</i>	5	Chile, Calbuco, 1948 circa 30m	Lund University Chile Expedition	Naturh.Riksmuseet Stockholm Nr.1310-1314 (Carlgren 1959)
<i>Actinostola georgiana</i>	1	Südgeorgien, 253-310m 54°11'S 36°18'W	Swedish Antarctic Expedit.	Zool.Museum Kopenhagen Nr.695 (Carlgren 1927)
<i>Actinostola bulbosa</i>	1	Vor Somalia, 628 m	Deutsche Tiefsee-Expedition St.265	Naturh.Riksmuseet Stockholm Nr.1080 (Carlgren 1928)
<i>Actinostola capensis</i>	1	Vor Kapstadt, 178m	Deutsche Tiefsee-Expedition St.92	Naturh.Riksmuseet Stockholm Nr.1081 (Carlgren 1928)
	2	Vor Cape Point, 1936 170m	Swedish South African Expedition	Naturh.Riksmuseet Stockholm Nr.1061 (Carlgren 1938)
<i>Stomphia coccinea</i>	1	Barentssee, 1899 125-144m	Exped.f.wissenschaftlich- prakt.Unters. Murman-Küste	Inst.f.Meeresf., Bremerhaven det. Riemann-Zürneck
	1	Nordatlantik	"Anton Dohrn" 1972	Inst.f.Meeresf., Bremerhaven det. Riemann-Zürneck

bedeutsam sind, habe ich die nordatlantische *Stomphia coccinea* (O. F. MÜLLER 1776) in die Untersuchung mit einbezogen.

Das untersuchte Material der genannten 10 Arten ist in der Tabelle 3 aufgeführt. Von allen Arten liegen Schnittpräparate der Gonadenregion und des Sphinkters vor, von einigen zusätzlich von der Mundscheiben- und Tentakelmuskulatur. Die Nesselkapselausstattung aller Arten wurde vermessen und fotografiert. Aus dem Vergleich der 10 Arten ergibt sich die folgende Wertung der taxonomischen Merkmale:

#### Habitus (vgl. Tab.4)

Form und Größe der *Actinostola*-Arten können intraspezifisch in relativ weiten Grenzen variieren. Zur Bestimmung der Art können diese Merkmale herangezogen werden, wenn eine größere Anzahl von Tieren in gutem Erhaltungszustand vorliegt. Einige *Actinostola*-Arten neigen dazu, in größeren Tiefen besonders groß zu werden, wobei auch die Anzahl der Septen und Tentakel vermehrt sein kann und aborale Verdickungen der Tentakelbasen auftreten können. Eine solche Tiefen-Form von *A. callosa* war zunächst als eigene Art beschrieben worden: „*A. abyssorum*“ (DANIELSSEN 1890); Synonymisierung von RIEMANN-ZÜRNECK (1971). Große Exemplare haben die Form eines Bechers (*A. callosa*, *A. carlgreni* und „*A. n. sp.?*“ PARRY 1952). Ebenfalls Becherform können besonders große Exemplare von *A. crassicornis* und *A. capensis* haben.

#### Bauplan.

Der Bauplan innerhalb der Gattung *Actinostola* ist sehr gleichförmig; die Dicke der Körperwand und die Zahl der Septen und Tentakel nimmt mit der Größe der Tiere zu. Mit Ausnahme von *A. spetsbergensis* (Abb. 5b) besitzen alle *Actinostola*-Arten ein knorpelartig festes Mauerblatt.

#### Cnidom.

Die Nesselkapselausstattung ist im Mauerblatt, in den Tentakeln und im Actinopharynx – wiederum mit Ausnahme von *A. spetsbergensis* (Abb. 6a) – ziemlich gleichförmig. Das gelegentliche Fehlen von Nesselkapseln im Pharynx (Basitriche bei *A. groenlandica*; p-Mastigophoren bei *A. georgiana* und *A. capensis*) muß als Variabilität gewertet werden, da dies nach eigenen Untersuchungen bei einzelnen Exemplaren von *A. callosa* und *A. crassicornis* auch vorkommt. Diagnostische Bedeutung haben dagegen die Nesselkapseln der unilobaten Mesenterialfilamente, abgesehen von den bei allen Arten gleichförmig vorhandenen p-Masti-

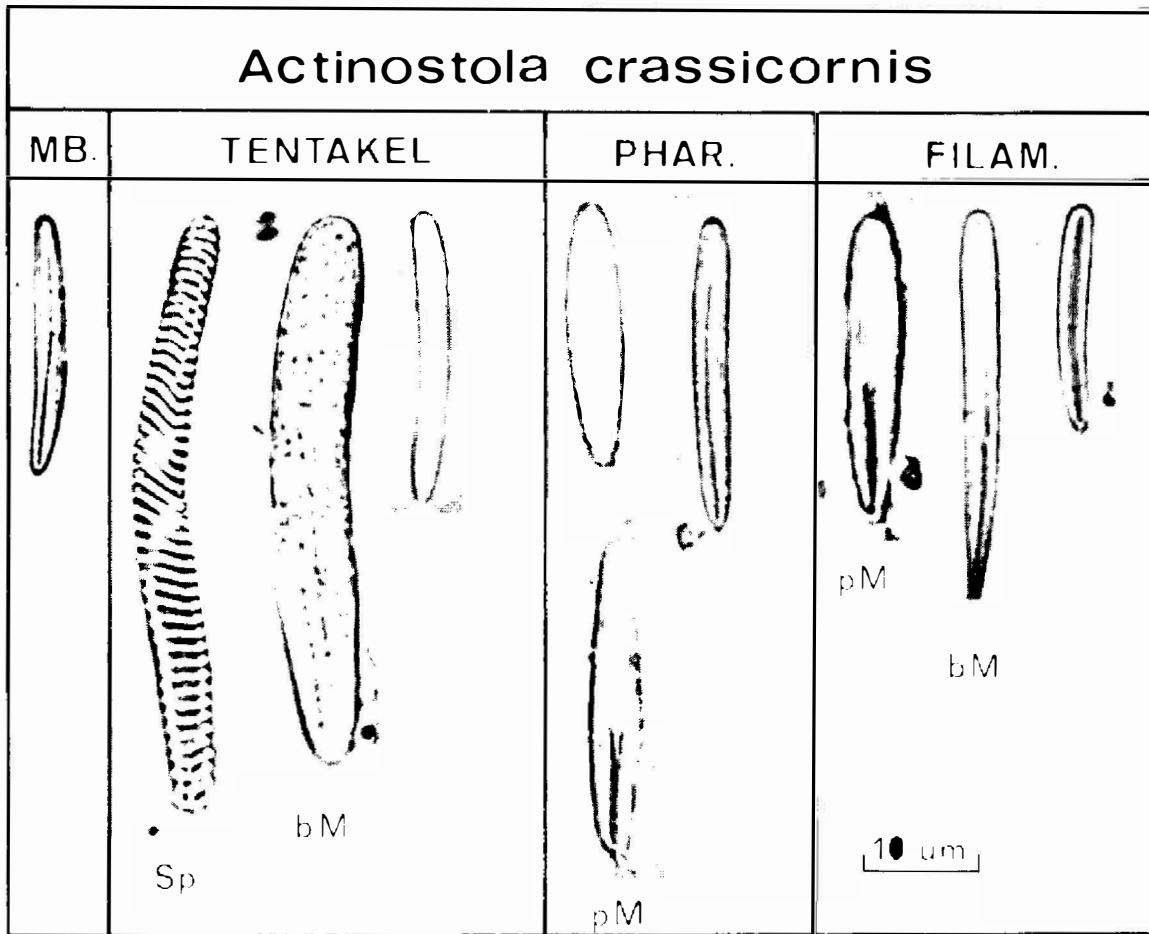


Abb. 4: Cnidom der Typus-Art *Actinostola callosa*.

gophoren (vgl. Tabelle 4). Die bei den meisten Arten vorhandene besondere Nesselkapsel der Mesenterialfilamente wird – den früheren Beschreibungen folgend – als „b-Mastigophore“ bezeichnet. Neben den in Tabelle 4 dargestellten Nesselkapseln der Mesenterialfilamente der untersuchten Arten wird das Cnidom der Typus-Art *A. callosa* vollständig abgebildet (Abb. 4).

#### Muskulatur.

Die Form und Struktur des Sphinkters ist abhängig von der Körpergröße und daher bei Arten mit starken Größenunterschieden ziemlich variabel. Es lassen sich jedoch drei Sphinkter-Typen unterscheiden, die bei der Identifizierung eine Hilfe sein können: A) Sphinkter sehr langgestreckt (vgl. Abb. 5b), in Relation zur Mesogloea schmal (bandförmig); Mesogloea-Alveolen durch mehrere Mesogloea-Bänder in Schichten aufgeteilt; Alveolen nicht netzartig miteinander verbunden (typisch für *A. callosa* und *A. carlgreni*). *Actinostola crassicornis* steht hinsicht-

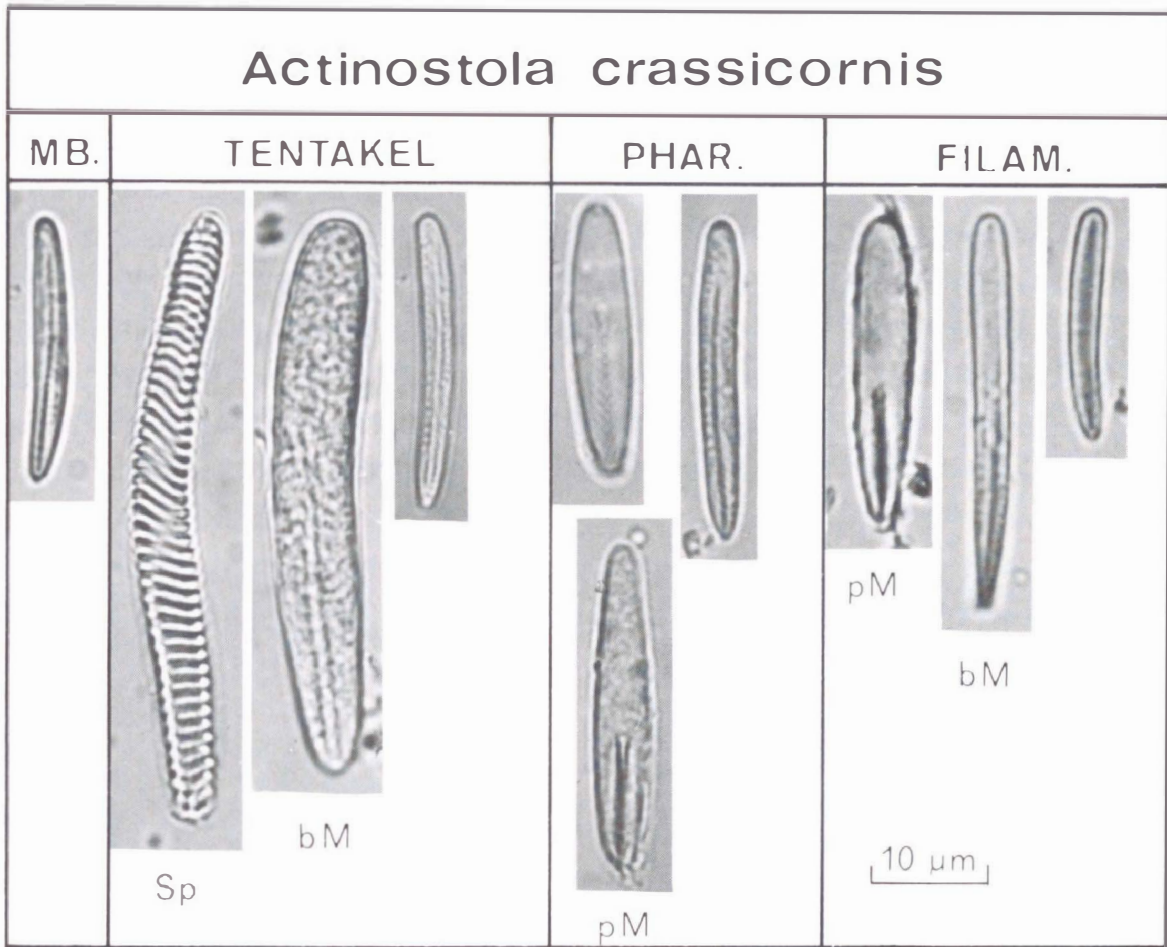


Abb. 4: Cnidom der Typus-Art *Actinostola callosa*.

gophoren (vgl. Tabelle 4). Die bei den meisten Arten vorhandene besondere Nesselkapsel der Mesenterialfilamente wird – den früheren Beschreibungen folgend – als „b-Mastigophore“ bezeichnet. Neben den in Tabelle 4 dargestellten Nesselkapseln der Mesenterialfilamente der untersuchten Arten wird das Cnidom der Typus-Art *A. callosa* vollständig abgebildet (Abb. 4).

#### Muskulatur.

Die Form und Struktur des Sphinkters ist abhängig von der Körpergröße und daher bei Arten mit starken Größenunterschieden ziemlich variabel. Es lassen sich jedoch drei Sphinkter-Typen unterscheiden, die bei der Identifizierung eine Hilfe sein können: A) Sphinkter sehr langgestreckt (vgl. Abb. 5b), in Relation zur Mesogloea schmal (bandförmig); Mesogloea-Alveolen durch mehrere Mesogloea-Bänder in Schichten aufgeteilt; Alveolen nicht netzartig miteinander verbunden (typisch für *A. callosa* und *A. carlgreni*). *Actinostola crassicornis* steht hinsicht-

lich des Sphinkterbaues zwischen den Typen A und B: Große Exemplare entsprechen Typ A, mittelgroße mehr dem Typ B. B) Langgestreckt, marginal jedoch verbreitert und etwa die Hälfte der Mauerblatt-Mesogloea einnehmend (Abb. 5a). Alveolen in Schichten angeordnet, innerhalb der Schichten in Gruppen zusammengeschlossen, manchmal auch netzartig (*A. intermedia*, *A. georgiana* und *A. capensis*. C) Sphinkter relativ kurz und breit (Abb. 6d), marginal mindestens die Hälfte der Mauerblatt-Mesogloea einnehmend, ohne Schichtung und mit netzartig verbundenen Mesogloea-Alveolen (*A. groenlandica*, *A. spetsbergensis* und *Stomphia coccinea*). Die Septenmuskulatur (Retraktor, Parietalmuskulatur) ist nur bei *A. callosa* kräftig, bei allen anderen *Actinostola*-Arten ist sie schwach.

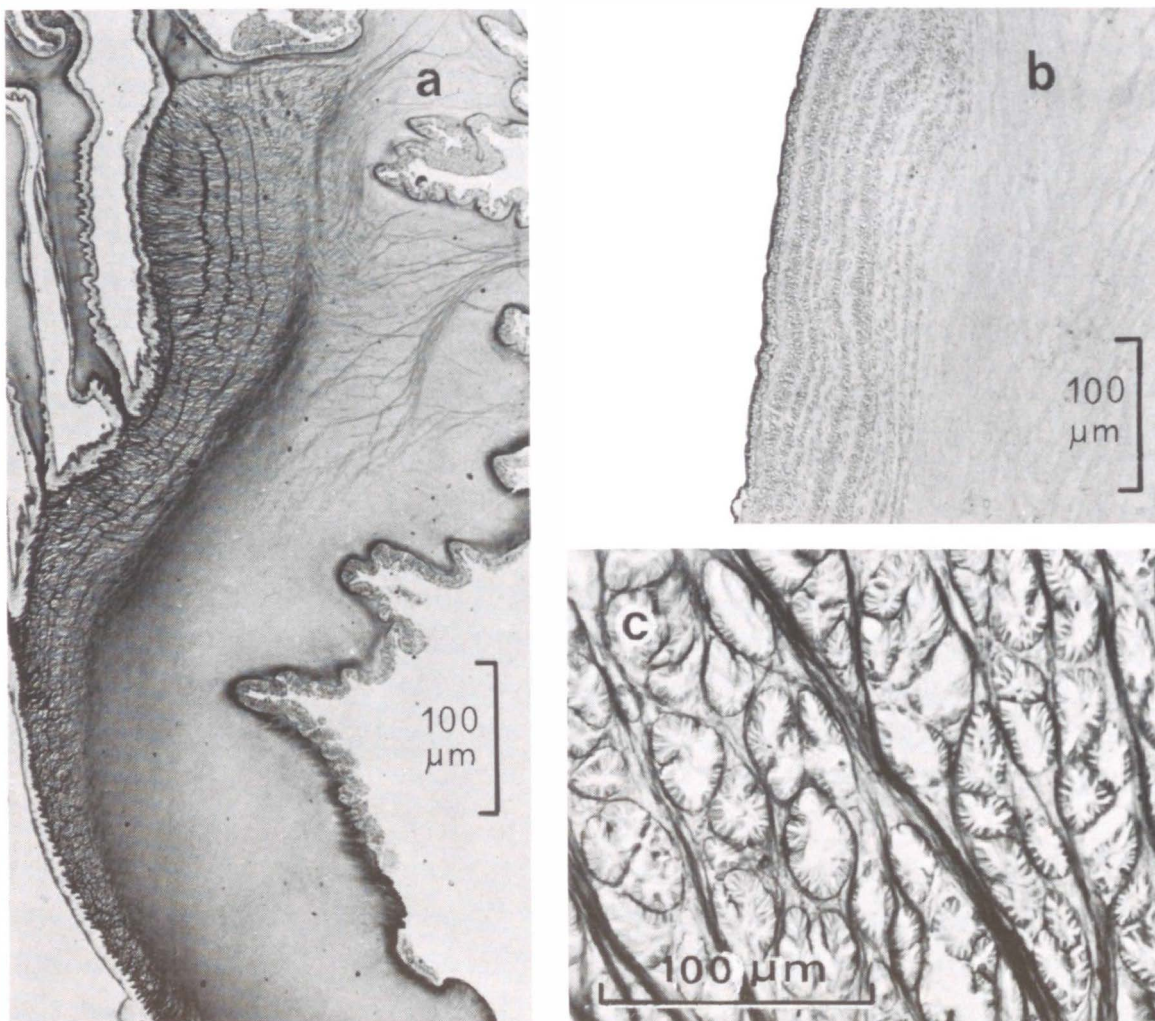


Abb. 5: a) Mesogloeaer Sphinkter vom Typ B; das Photo zeigt den Sphinkter von *Actinostola intermedia*; b) Mesogloeaer Sphinkter vom Typ A; das Photo zeigt einen Ausschnitt des Sphinkters von *Actinostola callosa*; c) Ausschnitt aus dem mesogloeaalen Sphinkter von *Actinostola crassicornis* (WH St. 219). Die Alveolen sind dicht besetzt mit im Querschnitt getroffenen Muskelfibrillen.

Gonaden und Brutpflege.

Quantitative oder qualitative Unterschiede in der Entwicklung der Ovarien gibt es bei den untersuchten Arten (abgesehen von *A. spetsbergensis*) nicht. Es werden jeweils nur relativ wenige, dotterreiche Oocyten gebildet, die einen maximalen Durchmesser von 500 bis 750  $\mu\text{m}$  haben, wobei neben reifen Oocyten in der Regel auch unreife vorhanden sind. Die Entwicklung verläuft vermutlich entsprechend dem lecithotrophen Eityp direkt (nachgewiesen für *A. crassicornis*), wobei fakultative Brutpflege vorkommen kann (bekannt bei *A. crassicornis* und *A. georgiana*). Eine insgesamt abweichende Entwicklung der Oocyten und Embryonen zeigt *Actinostola spetsbergensis* (vgl. RIEMANN-ZÜRNECK, 1976a, b): Neben histologischen Besonderheiten des Ovarialepithels und des Dottermaterials zeigt diese Art eine hochspezialisierte aktive Brutfürsorge und die Embryonalentwicklung verläuft über Großlarven (Abb. 5c).

### Taxonomische Schlußfolgerungen

Die folgende Gliederung der untersuchten Arten in drei Gruppen ist die Schlußfolgerung aus der vorstehend aufgeführten Wertung der taxonomischen Merkmale (vgl. Tabelle 4):

1. Die *Actinostola-callosa*-Artengruppe umfaßt Arten, die besonders groß werden und charakterisiert sind durch ihre becherförmige Gestalt, einen mesogloealen Sphinkter vom Typ A und dadurch, daß die Basitrichen der Tentakel etwa 10  $\mu\text{m}$  größer werden als jene im Actinopharynx (Abb. 4). Zu dieser Gruppe gehört neben der Typus-Art *A. callosa* auch die pazifische *A. carlgreni* und vermutlich auch „*A. callosa*“ sensu MC MURRICH (1893, p. 167-170) und die als „*Actinostola n. sp.?*“ (PARRY 1952, p. 152) von Neuseeland beschriebene Art. *A. callosa* und *A. carlgreni* lassen sich aufgrund von Form und Abmessungen der b-Mastigophoren ihrer unilobaten Mesenterialfilamente unterscheiden (Tab. 4). Darüber hinaus ist *A. callosa* noch durch ihre besonders kräftige Septenmuskulatur gekennzeichnet, die bei allen anderen Arten schwach ist.

2. Die *Actinostola-crassicornis*-Artengruppe umfaßt gegenwärtig vier Arten, die in der Regel mittelgroß sind und deren Verbreitungsgebiete in der Subantarktis oder der Antarktis liegen: *A. crassicornis*, *A. intermedia*, *A. georgiana* und *A. capensis*. Die Arten dieser Gruppe besitzen einen Sphinkter vom Typ B (Abb. 5a; große Tiere von *A. crassi-*

*cornis* nähern sich dem Sphinkter-Typ A). Die Septenmuskulatur ist bei diesen Arten schwach und die Basitrichen sind in Tentakeln und Actinopharynx gleich groß. Bei zwei Arten (*A. crassicornis* und *A. georgiana*) kommt fakultative Brutpflege vor. Die Arten lassen sich mit Hilfe der Nesselkapseln der unilobaten Mesenterialfilamente unterscheiden (Tabelle 4); große Tiere von *A. capensis* zeichnen sich darüber hinaus durch eine besonders große Anzahl von Tentakeln aus (ca. 480 nach CARLGREN 1928).

3. Die übrigen Arten (vgl. Tabelle 4). *Actinostola bulbosa*, *Actinostola groenlandica* und *Actinostola spetsbergensis* haben insgesamt wenig mit der Typus-Art *A. callosa* gemeinsam und was die beiden letztgenannten Arten anbetrifft, so stehen Merkmale des Sphinkters und der Nesselkapselausstattung sogar in einem gewissen Widerspruch zur Diagnose der Gattung *Actinostola* (vgl. CARLGREN 1949, p. 78): Beide Arten haben einen kräftigen mesogloealen Sphinkter von netzförmiger Struktur, der dem von *Stomphia coccinea* sehr ähnlich ist. Ebenfalls bei beiden Arten fehlen die b-Mastigophoren in den Mesenterialfilamenten, bei *A. spetsbergensis* fehlen diese Cniden auch in den Tentakeln.

*A. groenlandica* ist durch ihre kleine, schmal zylinderförmige Gestalt und durch ihre Zwitterigkeit von allen anderen Arten unterschieden.

*Actinostola bulbosa*, von der bisher nur 5 Tiere bekannt wurden, muß auch weiterhin zu der Gruppe der noch nicht ausreichend bekannten Arten gestellt werden, zu der auch die einleitend abgetrennten beiden Arten *A. kerguelensis* und *A. clubbi* gehören. *A. bulbosa* scheint nach meinen Untersuchungen durch die histologischen Besonderheiten des Sphinkters (sehr schwach, Alveolen einzeln und verstreut angeordnet), durch die im Querschnitt länglichen unilobaten Filamente und durch die besonders kleinen Spirocysten (maximal 49  $\mu\text{m}$ ) gekennzeichnet; diese Merkmale müssen jedoch an weiteren Tieren überprüft werden.

*Actinostola spetsbergensis* ist die aberranteste unter allen untersuchten Arten, denn im Gegensatz zu CARLGREN (1893 und 1921) konnte ich weder die großen b-Mastigophoren in den Tentakeln, noch die Anordnung der kleinsten Septen entsprechend der *Actinostola*-Regel finden. Insgesamt weicht die Art so stark von allen anderen und auch von *Stomphia coccinea* ab, daß es mir nötig erscheint, sie aus ihrem gegenwärtigen taxonomischen Zusammenhang herauszulösen, wobei ich neben den vielen anatomischen und histologischen Merkmalen die Be-

sonderheiten der Ovarien- und Embryonalentwicklung als besonders schwerwiegend werte.

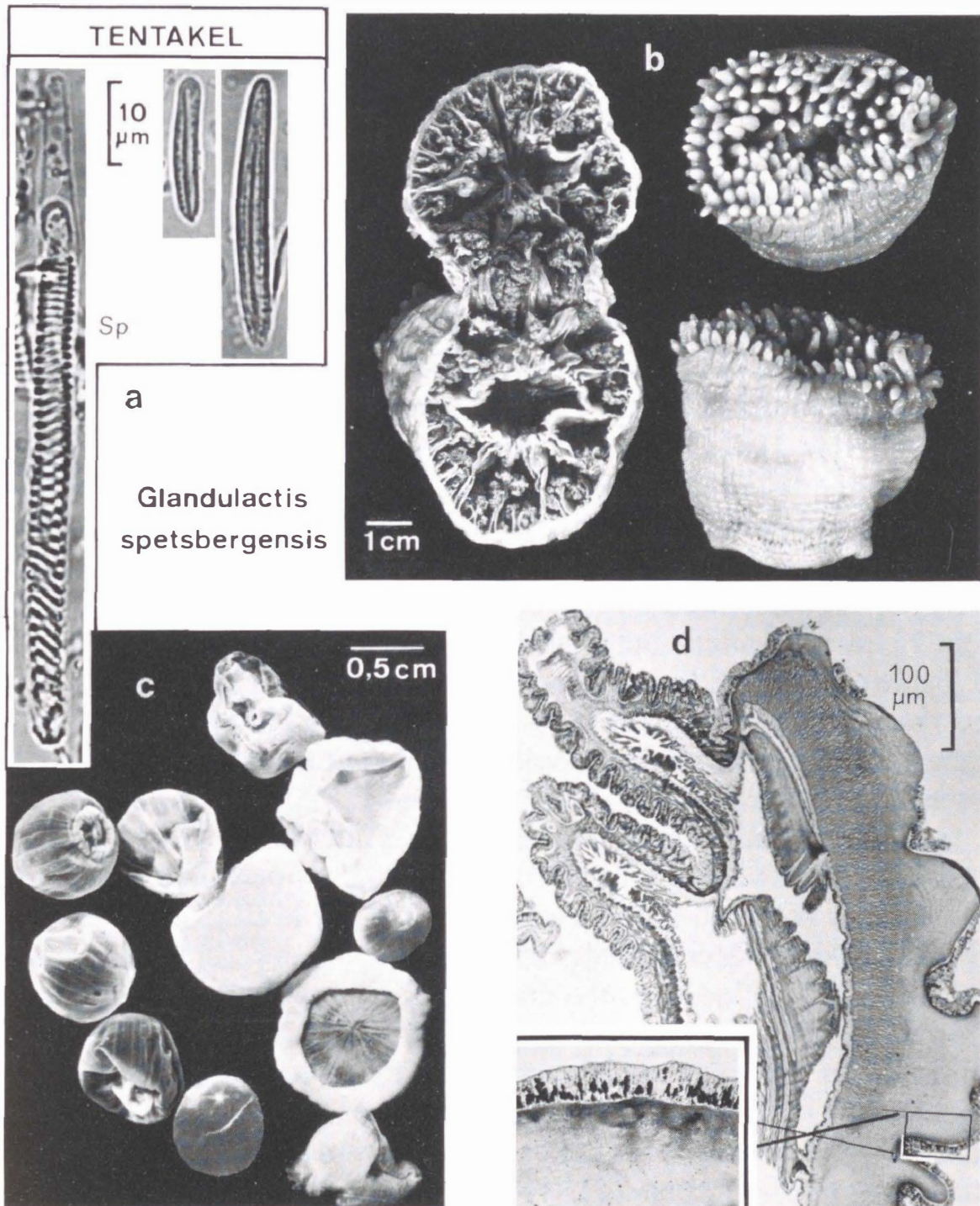


Abb. 6: *Glandulactis spetsbergensis*. a) Nesselkapseln der Tentakel; b) Habitus und Querschnitt; c) Großlarven und eine Jungaktinie (rechts unten) aus dem Gastralraum eines weiblichen Tieres; d) Mesogloealer Sphinkter; ein Ausschnitt des Mauerblatt-Ektoderms zeigt die besonderen tief-liegenden Drüsenzellen.

Als Konsequenz dieser Feststellung errichte ich die neue Gattung *Glandulactis* (gen. nov.) mit der einzigen und Typus-Art *Glandulactis spetsbergensis* (CARLGREN, 1893). Damit wird der Sonderstellung der Art innerhalb der Actinostolidae Rechnung getragen; ob es verwandtschaftliche Beziehungen zu anderen Gattungen dieser Familie gibt oder ob die Gattung anderen mesomyaren Aktinien nähersteht, kann beim gegenwärtigen Stand der Kenntnis nicht gesagt werden, zumal die taxonomische Bedeutung der bisher nur bei *Glandulactis spetsbergensis* aufgefundenen Merkmale der Ovarial- und Embryonalentwicklung nicht abgeschätzt werden kann.

*Glandulactis* gen. nov.

Diagnose: Mesomyare Aktinien mit flacher, manchmal *Stomphia*-artiger Fußscheibe. Körper breit zylinderförmig oder tassenförmig. Mauerblatt konservierter Tiere weich und regelmäßig gerunzelt (keine Tuberkel oder sonstige Mesogloea-Verdickungen). Mauerblatt-Ektoderm mit besonderen tiefliegenden Drüsenzellen, die sich acidophil verhalten (Abb. 6d). Septen und Tentakel hexamer angeordnet, erster und zweiter Septencyklus vollständig, oft auch einige oder alle Paare des dritten Zyklus. Die kleineren Septen sind unregelmäßig entwickelt, indem Paare des 3. bis 5. Zyklus gleich groß sein können und ihre Anzahl oft nicht der zu erwartenden entspricht. Die stärkere Entwicklung eines Partners innerhalb eines Paares (entsprechend der Actinostola-Regel) ist nicht vorhanden. Über der Fußscheibe eine ähnliche Anordnung der Septen wie bei *Stomphia coccinea*, indem je zwei laterale Paare im Zentrum der Fußscheibe verschmelzen. Zwei breite Siphonoglyphen. Retraktormuskulatur schwach diffus, Parietalmuskulatur kräftig, eine Falte am Septum bildend. Mesogloeeale Längsmuskulatur der Tentakel netzförmig wie auch der kräftige mesogloeeale Sphinkter. Cnidom: Spirocysten, Basitriche und p-Mastigophoren. Die Spirocysten sind relativ lang und besitzen an ihrem geschlossenen Ende einen Abschnitt, der keinen Spiralfaden enthält. Gonaden an den Septen des 4. Zyklus, getrenntgeschlechtlich. Nur wenige dotterreiche Eier entwickeln sich pro Weibchen und sind umgeben von einem histologisch besonderen Ovarialepithel. Die Embryonal- und Larvalentwicklung findet innerhalb des Muttertieres statt, die frühen Entwicklungsstadien sind im Bereich der Gonaden festgeheftet, die späten Stadien liegen frei im Gastralraum. Die Larvalentwicklung verläuft über eine Reihe von Großlarven. Typus-Art *Glandulactis spetsbergensis* (CARLGREN, 1893).

## Literaturverzeichnis

- CARLGRÉN, ●. (1893): Studien über nordische Aktinien. K. svenska Vetensk. Akad. Handl. **25**: 1-148.
- (1899): Zoantharien. Hamburger Magelhaenische Sammelreise **4**: 1-47.
  - (1921): Actiniaria Part I. Dan. Ingolf-Exped. **5** (9): 1-241.
  - (1927): Actiniaria and Zoantharia. Further zool. Results Swed. Antarct. Exped. **2**: 1-102.
  - (1928): Actiniaria der Deutschen Tiefsee-Expedition. Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. „Valdivia“ **22**: 126-266.
  - (1949): A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. K. svenska Vetensk. Akad. Handl. (Ser. 4) **1**: 1-121.
- HERTWIG, R. (1882): Die Actinien der Challengerexpedition. Rep. scient. Results Voyage H.M.S. Challenger (Zool.) **6**: 1-120.
- (1888): Report on the Actiniaria etc. Rep. scient. Results Voyage H.M.S. Challenger **26**: 1-57.
- MC MURRICH, J. P. (1893): Report on the Actiniae collected by the U.S. Fish Commission steamer „Albatros“ during the winter of 1887-88. Proc. U.S. natn. Mus. **16**: 119-216.
- PARRY, G. (1952): The Actiniaria of New Zealand. A checklist of recorded and new species, a review to the literature and a key to the commoner forms. Part 2. Rec. Canterbury (N.Z.) Mus. **6**: 121-141.
- REES, O. M. (1913): Notes on *Actinostola callosa* (VERRILL) = *Dysactic crassicornis* (HERTWIG). Ann. Mag. nat. Hist. **12**: 382-387.
- RIEMANN-ZÜRNECK, K. (1971): Die Variabilität taxonomisch wichtiger Merkmale bei *Actinostola callosa* (Anthozoa: Actiniaria). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **13**: 153-162.
- (1973): Actiniaria des Südwestatlantik. I. Hormathiidae. Helgoländer wiss. Meeresunters. **25**: 273-325.
  - (1975): Actiniaria des Südwestatlantik. II. Sagartiidae und Metridiidae. Helgoländer wiss. Meeresunters. **27**: 70-95.
  - (1976a): Reproductive biology, oogenesis and early development in the brood-caring sea anemone *Actinostola spetsbergensis* (Anthozoa: Actiniaria). Helgoländer wiss. Meeresunters. **28**: 239-249.
  - (1976b): A new type of larval development in the Actiniaria: Giant Larvae. Morphological and ecological aspects of larval development in *Actinostola spetsbergensis*. In: Coelenterate Ecology and Behavior. Ed.: G. O. Mackie, Plenum Press, New York: 355-364.
- VERRILL, A. E. (1882): Notice of the remarkable marine fauna occupying the outer banks of the southern coast of New England Nr. 4. Am. J. Sci. **23**: 216-225.
- WASSILIEFF, A. (1908): Japanische Actinien. Abh. bayer. Akad. Wiss. **1**: 1-52.