

DAS
SKELETT DER STEINKORALLEN

EINE MORPHOLOGISCHE STUDIE

VON

DR. G. v. KOCH

PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND INSPEKTOR DES NATURALIENKABINETTS IN DARMSTADT.

MIT TAFEL I UND 23 FIGUREN IM TEXT.

Die Anthozoen bilden eine scharf begrenzte Abtheilung der Cölenteraten oder Zoophyten, welche durch den Besitz des Schlundrohrs und der radialen Scheidewände gut charakterisirt ist, sich aber auch in ihren Beziehungen zur Aussenwelt, feststehende Lebensweise, Aufenthalt im Meerwasser, sehr gleichförmig darstellt. Trotzdem erscheinen sie bei Berücksichtigung ihrer niederen Entwicklungsstufe, reich in Familien, Gattungen und Arten specialisirt, und das Vorhandensein eines Skelettes bei vielen Gruppen ist ihrer Erhaltung von den ältesten Erdschichten an günstig. Fügen wir zu dem Gesagten noch die Thatsache, dass Vertreter der Hauptgruppen in allen Meeren gefunden werden, und viele von ihnen in Gefangenschaft kürzere oder längere Zeit sich am Leben erhalten lassen, so wird man wohl erwarten dürfen, dass die Klasse der Anthozoa hinsichtlich ihres Systems, der Phylogense und der Anatomie zu den am besten gekannten des Thierreichs gehöre. Wenn dies nicht der Fall ist, müssen besondere Gründe vorliegen. Die Kontraktilität der Gewebe und die Kleinheit ihrer Elemente reichen nicht zur Erklärung aus, und scheint mir deshalb die eigenthümliche Stellung der Naturforscher zu den Korallen hier die wichtigste Rolle zu spielen: ein Theil, die anatomisch und histologisch geschulten unter ihnen, giebt sich fast nur mit den Formen ab, denen entweder die Harttheile vollständig fehlen, oder bei denen sie wenigstens für die Untersuchung nicht unbequem sind, der andere Theil, vor allem Systematiker und Paläontologen, dagegen hält sich nur an die Skelette, und für sie sind diese am brauchbarsten, wenn sie möglichst rein von allen Weichtheilen sind. Dies gilt besonders von den Hexakorallen und den Tetrakorallen oder Rugosen; denn die Oktokorallen (Alcyonarien) sind viel einheitlicher behandelt und deshalb auch hinsichtlich ihrer Anatomie viel besser gekannt.

Die mangelhafte Kenntniss der Beziehungen von Skelett und Weichtheilen bei den erstgenannten Gruppen, von denen man die skelettführenden als „Steinkorallen“ zusammenfassen kann, hat mich veranlasst, diesen Beziehungen besondere Beachtung zu schenken, und habe ich schon durch frühere Veröffentlichungen in dieser Richtung zu wirken versucht (Litt.-Nr. 11).

Die folgenden Seiten enthalten einen weiteren Ausbau des schon Gegebenen, und habe ich, um möglichste Kürze und Klarheit in der Darstellung zu erreichen,

zuerst ein von den nöthigsten Erläuterungen begleitetes Verzeichniss der typischen Weich- und Harttheile der Einzelthiere, nach der gebräuchlichen systematischen Nomenklatur aufgestellt, dann eine kurze Betrachtung der Koloniebildung und der durch sie verursachten Veränderungen des Skeletts folgen lassen und zuletzt versucht, die gewonnenen anatomischen Erkenntnisse für eine Darstellung der Phylogenese des Korallenskeletts zu verwerthen. Um den Zusammenhang nicht durch viele Einzelschilderungen und Verweise, die übrigens auf das Nothwendigste beschränkt sind, zu unterbrechen, wurde Vieles in Anmerkungen verwiesen. Die Abbildungen sind, soweit es sich thun liess, schematisch gehalten und in den Text eingedruckt, eine Reihe von Darstellungen von bestimmten Beweispräparaten dagegen, sind auf einer Tafel in Lichtdruck wiedergegeben¹⁾.

Weichtheile des Einzelpolypen.

1. Derma.

Leibeswand, die aus drei Schichten Ektoderm, Mesoderm, Entoderm zusammengesetzte Wandung der Anthozoen, welche die Verdauungshöhle umgiebt. Sie hat gewöhnlich die Gestalt eines Cylinders oder eines abgestumpften Kegels. — Die Leibeswand gliedert sich in folgende Abschnitte:

2. Pes.

Fussblatt, Fuss Scheibe, aborale in der Regel einem Fremdkörper aufsitzende Endfläche, des Kegels oder Cylinders.

3. Pallium.

Wand, Leibeswand p. p. (fälschlich auch Mauerblatt), Seitenwand, der Mantel des Kegels oder Cylinders.

4. Discus.

Mundscheibe, die orale Endfläche. — Sekundäre Aus- resp. Einstülpungen des Derma und daher mit diesem von gleicher Zusammensetzung sind:

5. Oesophagus

Schlund, stomodaeum. Einstülpung des centralen Theils der Mundscheibe in die Körperhöhlung von mehr oder weniger cylindrischer Form, an beiden Enden offen.

6. Tentaculum.

Fangarm, Tentakel. Hohle, konische Ausstülpung des Derma meist am Rand der Mundscheibe, immer in Mehrzahl vorhanden in einen oder mehreren Kreisen angeordnet.

7. Paries.

Zu den genannten Theilen kommt dann noch Mesenterium, Mesenterialfalte, Mesenterialscheidewand (fälschlich Septum). Radiale, in Mehrzahl vorhandene

1) Ich glaube hier bemerken zu sollen, dass ich unter „schematisch“ nicht, wie es vielfach geschieht, das Gleiche verstehe wie „erfunden“, möchte auch die Autoren bitten, bei Benutzung meiner Abbildungen deren Ursprung anzugeben.

Wände, welche von dem Pallium sich nach dem Oesophagus und zwischen Mund und FuSSscheibe erstrecken, an ihrem freien Rand Wülste, die Filamente tragen und aus einer Mesodermplatte bestehen, die auf beiden Seiten von Entoderm überzogen ist.

Skeletttheile des Einzelpolypen.

1. Basis.

Die Basis, FuSSplatte, Basalplatte, Sklerobasis ist der, von dem Ektoderm (Kalikoblastem) des Pes auf die Unterlage ausgeschiedene Theil des Skeletts. Sie kommt wohl ursprünglich allen Steinkorallen zu und scheint nur bei wenigen Formen, die nicht festgewachsen sind, wie z. B. *Eupsammia*¹⁾ sekundär unterdrückt. Bei anderen (Fungia) die sich durch Abschnürung oraler Abschnitte vermehren²⁾, fehlt sie den, aus solchen abgeschnürten Knospen hervorgegangenen Individuen. Form und Struktur der Basis ergeben sich aus der Art ihrer Entstehung. Sie ist ursprünglich immer eine Platte von kreisförmigem Umriss und der Unterlage in ihrer Form angepasst, so dass sie nur dann glatt und eben erscheint, wenn das Gleiche auch bei der Unterlage der Fall ist. Die erste Anlage der Basis bei *Balanophyllia*, *Asteroides* und *Caryophyllia* ist eine dünne kreisförmige Platte, zusammengesetzt aus rundlichen oder elliptischen Krystalldrüsen³⁾, die anfangs Lücken zwischen sich haben, welche aber bald durch weitere Kalkabsonderung des Ektoderms ausgefüllt werden. Später wird dieses erste, dünne Plättchen durch mehr oder weniger deutlich geschichtete Anlagen neuer Skelettsubstanz vom Ektoderm mehr und mehr verdickt und kann nicht selten, selbst an alten ausgewachsenen Skeletten, auf Schliften durch die Hauptachse des Polypen, noch deutlich nachgewiesen werden (Taf. I Fig. 1). Häufiger allerdings tritt die Basis bei der weiteren Ausbildung des Skeletts gegen die, an Masse viel beträchtlicher zunehmenden Septen und der ihnen verwandten Gebilde zurück, wird auch nicht selten durch Pilzfäden, bohrende Schwämme und Würmer theilweise zerstört und unkenntlich gemacht (Taf. I Fig. 21). Da die Basis nur an solchen Polypen sich bilden kann, denen die übrigen Skeletttheile noch mangeln, so verliert sie bei den meisten kolonialen Formen, wo sie nur der erste Polyp besitzt, an Bedeutung, sie erreicht aber eine grössere Ausdehnung, wenn die Stöcke sich flächenförmig auf einer Unterlage ausbreiten (vergl. darüber Knospung). Es möge hier noch bemerkt werden, dass die Basis bei vielen paläozoischen Korallen (*Cyathophyllum*, *Calostylis*) in ihrer Bildung etwas abzuweichen scheint. Diese Formen wachsen nämlich nicht mit dem aboralen Ende, sondern mit der Seite auf der Unterlage fest, und so kommt daher auch eine mehr seitlich gelegene Basis zu Stande.

1) Diese kleinen solitären, im Tertiär häufigen Korallen staken während ihres Lebens wahrscheinlich mit dem aboralen Theil des Körpers im Sand oder Schlamm, und sind die, bei manchen Arten hoch entwickelten Rippen vergl. *Eups. plicata* Fig. 3 vielleicht Anpassungen, welche zur Bewahrung der aufrechten Stellung von Nutzen sind

2) Litt.-Nr. 1.

3) Litt.-Nr. 15.

2. Epithek. (Mauer p. part., Aussenmauer, Aussenplatte).

Die Epithek wird von der Aussenfläche des Pallium abgeschieden und ist, da dieses direkt in den Pes übergeht, eine Fortsetzung der Basis, die sich von jener dadurch unterscheidet, dass sie nicht der Unterlage aufsitzt, sondern mit dieser (welche im Grossen und Ganzen als Ebene angesehen werden kann) und deshalb auch mit der Basis einen Winkel bildet. Ihr Vorkommen ist sehr verbreitet. Bei vielen Einzelkorallen bildet sie eine dünne, häufig querverunzelte, nicht selten mehr oder weniger unterbrochene Hülle um das Pallium, die später häufig mit den Septen und ihren Derivaten verschmilzt und dadurch leicht in ihrer Selbstständigkeit verkannt wird⁴⁾. Bei anderen Formen, *Flabellum*⁵⁾ (Taf. I Fig. 2), *Cylicia*⁶⁾, vielleicht auch *Duncania*⁷⁾, höchst wahrscheinlich aber auch bei vielen fossilen Korallen wird dagegen die Epithek durch spätere Ablagerungen, die natürlich bloss von innen her stattfinden können, verdickt, so dass sie eine kräftige Umhüllung des Polypen darstellt.

Die Häufigkeit der Epithek bei den „Rugosen“ mögen folgende Erwägungen darthun: Betrachtet man einen Querschliff durch *Fascicularia caespitosa* (Taf. I Fig. 5), so fällt sogleich die grosse Uebereinstimmung in der Anordnung der Theile mit einem Schliff durch eine recente Koralle mit Epithek, z. B. *Asteroides calycularis* auf. Die Septen sind hier eine ziemlich grosse Strecke weit mit einander verschmolzen zu einer sogenannten Mauer, ausserhalb dieser liegt eine dünne Epithek, die mit den peripherischen Rändern der Septen, den Rippen, verbunden ist⁸⁾ und einen gleichmässig zusammenhängenden Mantel bildet. Aehnlich verhält sich *Cyathophyllum mitratum*, nur sind dort die Septen nicht mit einander direkt verschmolzen, sondern stehen nur durch Dissepimente, die auf den Schliffen als dünne Linien hervortreten, mit einander in Verbindung. Diesem schliesst sich *Lithostrotion irregulare* (Taf. I Fig. 4) an, aber mit einer Epithek, an der man deutlich eine primäre Lamelle,

4 Bei den geologisch jüngeren Korallen spielen die Septen und die von ihnen ausgehenden Skeletttheile die Hauptrolle beim Aufbau des Skeletts, und wir finden deshalb die meisten Korallenstöcke, soweit sie noch lebend sind, von den Weichtheilen überall umkleidet, eine Anordnung, welche wegen der grossen Berührungsfläche der letzteren mit dem umgebenden Wasser für Gasaustausch von Vortheil ist. Die Epithek ist an solchen Stücken entweder ganz unterdrückt, oder findet sich nur als äussere Umwandung und an solchen Stellen, wo ein specieller Schutz gegen andere Organismen z. B. Spongien, die gern auf Korallen selmarotzen, nothwendig wird. Im letzteren Fall stehen die neuen Ausscheidungen des Pallium häufig nicht mit der ursprünglichen Epithekanlage in Zusammenhang, und müssen deshalb als sekundäre Bildungen angesprochen werden.

5) Die Natur der Wandung von *Flabellum* scheint durch meine Untersuchungen an fossilen und recenten Formen festgestellt. Neuerdings konnte ich auch lebende Exemplare von *Flabellum anthophyllites* untersuchen und kam dabei zu demselben Resultat wie durch die Beobachtungen von FOWLER (Litt.-Nr. 3). Eine neue Bestätigung für meine Auffassung ergibt sich aus Anm. 34.

6) Nach ORTMANN Litt.-Nr. 21. Ich konnte dessen Angaben zum Theil an *Cylicia* (vergl. Anm. 33), welche ich der Güte v. MARENZELLER's verdanke, bestätigen.

7) Nach FOWLER Litt.-Nr. 3. Man vergleiche auch die Figur LINDSTRÖM's Litt.-Nr. 20 von *Duncania*. Es finden sich ähnliche Thecabildungen wie bei *Cylicia*, vergl. Taf. I Fig. 17 und Anm. 35.

8) Dies ist nur bei sehr gut erhaltenen Exemplaren der Fall, ich habe früher solche untersucht und (Litt.-Nr. 13, Taf. III Fig. 31) abgebildet, denen die Epithek vollständig fehlte, und wurde dadurch zu dem Irrthum geführt, auch die „Mauer“ von *Stauria* (vergl. *ibid.* Fig. 30) sei eine gleiche Bildung, während diese doch wahrscheinlich eine Epithek ist. Aehnlich wie *Fascicularia* ist auch *Acerularia* (*ibid.* I. II Fig. 1 etc.) zu deuten.

welche sich in die Septen fortsetzt, und sekundäre Auflagerungen von innen unterscheiden kann. Eine viel mächtigere epithekale Mauer besitzt *Clissophyllum Hisingeri* (Taf. I Fig. 3) und nähert sich diese in mancher Hinsicht derjenigen sehr verdickter Skelette von *Flabellum*. Vergleicht man mit den genannten Formen Schliffe durch verwandte Arten, so wird man, wenn dieselben von aussen nicht beschädigt sind, ähnliche Resultate erhalten und sich überzeugen können, dass hier immer Epithebildungen vorliegen.

Die Anlage der Epithek am Jugendskelett ist bis jetzt bei *Asteroules calycularis* (Litt.-Nr. 15), beobachtet und beschrieben, und die entwicklungsgeschichtlichen That-sachen sind im höchsten Grade geeignet, die Resultate der vergleichend-anatomischen Betrachtung zu unterstützen.

3. Septum.

Die Septen, (Sternleisten, Sklerosepten, Radialplatten) kommen allen Steinkorallen, wenn auch in verschiedener Ausbildung zu und sind für sie als Bildungen ganz eigener Art in hohem Maasse charakteristisch. In ihrer typischen Form stellen sie radial gestellte Platten dar, die der Basis aufsitzen und so in die Darmhöhle hineinragen, dass sie von dem Fussblatt eine Falte vor sich her schieben, deren Ektoderm das Material zu ihrem Aufbau ausscheidet. Daraus ergibt sich, dass sie von beiden Seiten her verdickt werden.

Der Rand der Septen, soweit sie nicht der Basis aufsitzen, kann ganz frei sein, häufiger ist ein centraler Abschnitt mit der Columella verschmolzen und die Fläche kann sich dann nur noch in oraler und seitlicher Richtung vergrössern. Der periphere Abschnitt wird in den Fällen, wo durch Anwesenheit einer „Mauer“ die Septen scheinbar zu einem inneren und einem äusseren Theil zerfallen, als Rippe „costa“ bezeichnet⁹). Die Oberfläche der Septen ist nicht ganz eben, sondern mit kleinen Höckerchen bedeckt, die eine regelmässige Anordnung zeigen und direkt auf die Struktur zurückgeführt werden können (Taf. Fig. 8), der Rand ist in der Regel mit Zacken von verschiedener Höhe und Deutlichkeit versehen. Hinsichtlich der Struktur der Septen, wie sich auf Dünnschliffen darstellt, lässt sich im Allgemeinen sagen, dass die zuerst gebildeten Theile „Primärstreifen“ einen mehr unregelmässigen Bau zeigen und sich gewöhnlich durch grössere Undurchsichtigkeit von dem beiderseits aufliegenden sekundären Theil, dem „Stereoplasma“, dessen krystallinische Elemente mehr oder weniger senkrecht auf dem Primärstreifen stehen, unterscheiden (Taf. I, Fig. 2). Oft kann man in diesen sekundären Auflagen deutliche Schichtung erkennen. (*Flabellum Michelini* und *pavoninum*). — Die hier beschriebene, ziemlich einfache und leicht erkennbare Struktur wird in der Regel etwas complicirter durch das

⁹ Schon mehrere Autoren haben auf die Verschiedenheit in der Lage der Rippen aufmerksam gemacht und gezeigt, dass es solche giebt, die direkte Fortsetzungen der Septen sind, und andere, die einem Interseptalraum entsprechen. Beide Bildungen haben morphologisch nichts mit einander zu thun, denn die ersteren sind die vorhin geschilderten äusseren resp. peripheren Septalränder, die anderen dagegen sind Ausbiegungen der Epithek, die dadurch zu Stande kommen, dass diese an den Stellen, wo die Septen aufsitzen, häufig eingezogen erscheint (vgl. Taf. I Fig. 3).

Auftreten von Anwachsstreifen, abwechselnd dunkleren und helleren Linien, die auf Schliffen parallel zu der Fläche dem Septenrand gleichlaufend erscheinen und von Verschiedenheiten in der Krystallisation der sich nach einander ablagernden Verdickungsschichten herrühren (Taf. I, Fig. 9). Häufig finden sich auch Streifen normal zu den vorigen¹⁰⁾ (sie entsprechen den Zacken des Randes), und bei manchen Gattungen, *Mussa*, den Fungien, *Siderastraea* und anderen können diese letzteren so individualisirt sein, dass man an ihnen eigene Krystallisationscentren und Trennungslinien gegen einander unterscheiden kann (Taf. I, Fig. 10)¹¹⁾.

Ausser den einfach plattenförmigen Septen kommen auch noch durchbrochene (Taf. I Fig. 8) und kammförmige vor, die sich beide von ersteren ableiten lassen. Wie schon oben bemerkt, sind die Ränder der Septen oft ausgezackt.



Fig. 1.

Alveopora retusa Verill. Ansicht eines kleinen Theils der Oberfläche einer stark abgerundeten Kolonie. Die Kelche zeigen deutlich die Septaldornen. Zwischen ihnen sind junge Knospen.

Erreichen diese Zacken eine bestimmte Grösse und verschmelzen dann sekundär mit ihren Spitzen unter einander oder mit Theilen der Columella, so bleiben zwischen den einzelnen Zacken Lücken, und das Septum erscheint durchbohrt (Taf. I, Fig. 6). Kammförmige Septen entstehen, wenn der solide Theil des Septum sehr reducirt wird, die Zacken aber relativ lang und dünn enden und ziemlich weit aus einander stehen. In diesem Fall erscheint der frei in das Lumen des Polypen hineinragende Theil der Septen durch eine Reihe von über einander stehenden Dornen, die sekundär mittels ihrer Spitzen unter einander verschmelzen können, ersetzt (Fig. 1 und Taf. I Fig. 7)¹²⁾.

10. Diese Struktur kommt in den oben bemerkten Unebenheiten der Oberfläche zum Ausdruck (Taf. I Fig. 8).

11. Es muss hier die Ansicht einiger Forscher berührt werden, welche die Septen ursprünglich aus getrennten Trabekeln sich aufbauen lassen. Dass letztere in hoher Individualisirung vorkommen, ist sicher Litt.-Nr. 23, ebenso dass sich, wie in den oben angeführten Fällen, auch an ganz dichten Septen Reihen von Krystallisationscentren nachweisen lassen, die für eine Zusammensetzung jener aus Trabekeln angeführt werden könnten und von denen sich alle Uebergänge bis zu ganz einheitlichen Platten nachweisen lassen. Trotzdem halte ich diese Ansicht nicht für wahrscheinlich, denn einmal finden sich deutlich jene trabekulären Septen nur in jüngeren Korallen, dann würde sich schwer verstehen lassen, wie sich die trabekulären Septen ursprünglich zwischen den Weichtheilen entwickelt haben, während dies in der einfachsten Weise für plattenförmige Septen durch die Anlage der Jugendskelette gezeigt ist. Dagegen kann man sich leichter vorstellen, wie aus gitterförmigen Septen sich trabekuläre ausbilden können, wenn die Lücken sich vermehren und sich in regelmässigen Reihen ordnen. Von grösster Wichtigkeit für die Entscheidung dieser Frage wäre die genaue Untersuchung einer Form, die trabekuläre Septen besitzt mit den Weichtheilen, und es ist nicht unmöglich, dass solche noch zur Bearbeitung kommen werden. Dann muss sich zeigen, ob die Lücken zwischen den Trabekeln von weichem Gewebe Ektoderm ausgefüllt sind, oder ob sie Löcher, resp. Kanäle vorstellen, deren Wandungen von den bekannten Schichten des Derma ausgekleidet sind. Im letzteren Fall wäre ihre Zurückführung auf Gittersepten angezeigt, im ersteren müsste man nach einer anderen Erklärung suchen. — Die ebenfalls ausgesprochene Vermuthung, die plattenförmigen Septen seien aus zwei Platten zusammengesetzt, findet ihre Erklärung in dem schon berührten Gegensatz zwischen Primäranlage und Stereoplasma.

12. Diese kammförmigen Septen können durch sekundäre Ablagerungen, durch Ausfüllung der die einzelnen Dornen trennenden Lücken, nachträglich wieder plattenförmig werden *Pholidophyllum* Litt.-Nr. 13, und viele andere paläozoische Formen.

Die Anlage der Septen in der jungen Koralle ist von *Asteroides*, Litt.-Nr. 15, *Balanophyllia* und *Caryophyllia* bekannt und erfolgt bei diesen in Form radialer, der Basis direkt aufsitzender Leisten, die von entsprechenden Einfaltungen des Pes ausgeschieden werden und immer zwischen je 2 Parietes zu stehen kommen. Ihre Anzahl ist in den ersten beiden Gattungen 12, so dass immer abwechselnd ein Septum und eine Paries zu stehen kommt und bei *Caryophyllia* 6¹³⁾, immer 1 Septum und dann 2 Parietes und so fort. (Wenn man die paarige Anordnung der Parietes berücksichtigt, stehen bei *Asteroides* und *Balanophyllia* die Septen ento-ektocoel, bei *Caryophyllia* nur entocoel).

Die Vermehrung der Septen erfolgt nach der Regel, dass immer zwischen zwei älteren sich je ein neues einschleibt¹⁴⁾; ausgenommen sind davon die palaeozoischen Rugosen, bei denen nur an 3 Stellen der Peripherie neue Septen auftreten¹⁵⁾.

4. Costa.

Die Rippen sind (vergl. Anm. 9) keine selbstständigen Skelettheile, sondern einfach die peripheren Abschnitte der Septen und der Name kann deshalb nur aus Rücksicht auf die Bequemlichkeit beibehalten werden. Hier sei angemerkt, dass ebenso, wie an manchen Korallenskeletten über die Maner herausragende Septenränder (Rippen) ganz fehlen können, ebenso die letzteren vorhanden, ja sogar gut entwickelt sein können, und die centralen (innerhalb der Mauer) Abschnitte der Septen ganz oder theilweise rückgebildet sind. Sehr gut entwickelte Rippen zeigt *Eupsammia plicata*, vgl. Fig. 4¹⁶⁾. Ganz ohne Rippen sind natürlich alle Korallen, deren Mauer nur aus einer Epithek besteht, undeutlich sind sie bei verschiedenen Formen mit theca. Rippen ohne

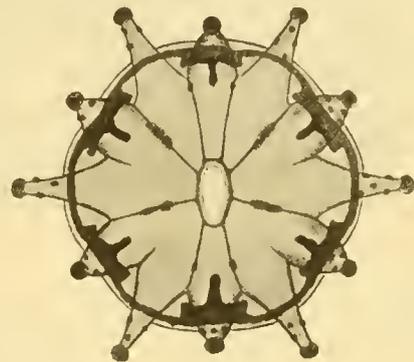


Fig. 2.

Caryophyllia cyathus. Junger Polyp gut ausgestreckt mit Skelettanlage (Basis, Theca, 6 Septen) bei durchfallendem Licht nach dem Leben gezeichnet.

13) Zur Erklärung der für die *Madreporaria* so charakteristischen Sechszahl der Septen hat ORTMANN Litt.-Nr. 21 eine Hypothese erfunden: „Eine Anzahl kreisrunder Elemente in einer Ebene zusammengedrängt, nehmen die Gestalt von Sechsecken an, deshalb wird bei den Korallenkolonien der Querschnitt der Einzelkelche sechseckig, den sechs Haupttradien entsprechen sechs stärker entwickelte Septen.“ Diese Hypothese setzt die Abstammung der deutlich sechszähligen Einzelkorallen von Kolonien voraus, was wohl nicht schwieriger ist als die ORTMANN'sche Ableitung der einfachen Fungien von den zusammengesetzten. Weniger leicht lässt sich aber erklären, warum dann bei den Kolonien mit gedrängten Kelchen die ORTM. Vorauss. am nächsten kommen; die Sechszahl am wenigsten deutlich ist, während sie bei Kolonien mit freieren Kelchen häufiger und bei vielen Einzelkorallen so scharf ausgesprochen ist, dass man über diese Regelmässigkeit erstauen muss. Auch lässt sich hier noch nach der Ursache der „Sechszähligkeit“ bei den meisten Aktinien und der strengen Achtzähligkeit der *Alcyonarien* fragen.

14) Neben den bekannten Fällen, welche zeigen, wie sich die meisten Korallen an dieser Regel festhalten erinnere ich hier noch an *Favia* Litt.-Nr. 6).

15) Nach dem sog. „KUNTH'schen Gesetz“, das ich vielfach bestätigen konnte, lassen sich die von LINDSTRÖM beobachteten Abweichungen an ganzen Skeletten möglicher Weise auf das seitliche Anwachsen der Larven s. unter „Basis“ zurückführen.

16) Sehr hoch entwickelte Rippen besitzen viele koloniale Korallenformen (*Favia* a. a. O.) und stellen sie bei diesen hauptsächlich das Material zu dem „Cönenchym“ der Autoren (vergl. d. Abschnitt über Knospung).

entsprechende innere (Septal-)Abschnitte kommen in grösserer Anzahl bei Madrepora vor (Litt.-Nr. 17). Ein Auftreten der „Rippen“ [vor den „Septen“ (wenn wir diese Ausdrücke im alten Sinn nehmen) [bei der Einschiebung neuer Septen (im allgemeineren Sinn) habe ich beschrieben bei *Favia* und anderen Formen (Litt.-Nr. 6) (vgl. auch Fig. 3).

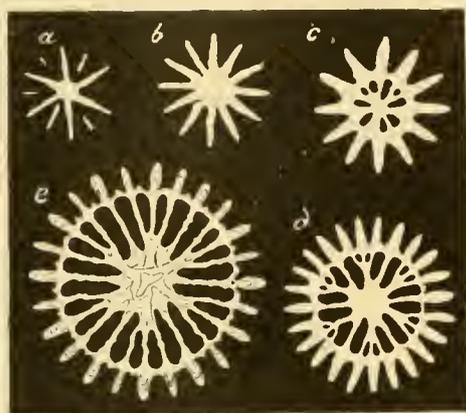


Fig. 3.

Eupsammia plicata. 5 Querschliffe in verschiedener Höhe, welche die mächtige Ausbildung der Rippen bei dieser Art zeigen. Bei *e* erkennt man die Anlage neuer Septen in Form von Rippen, die „Anwachsstreifen“ sind bei *e* angedeutet (nach einer Photographie).

der Septen. — Je nachdem die Columella am fertigen Skelett sich entweder als selbstständig den Septen gegenüberstellt oder mit grösserer oder geringerer Deutlichkeit erkennen lässt, dass sie durch Umbildung und Verschmelzung der inneren Septen-



Fig. 4 a.

Caryophyllia cyathus. Jugendskelett mit 6 + 6 Septen. *a* Längsbruch, *b* von oben gesehen. Man erkennt in der Mitte die Anlagen der Columella.

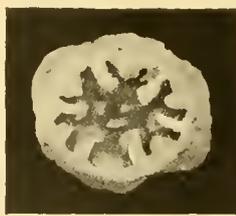


Fig. 4 b.

ränder entstanden ist, unterscheidet man eine wahre und eine falsche Columella. In wie weit diese Unterscheidung für alle einzelnen Gattungen und Arten zutrifft, wird sich wohl erst nach einer besseren Kenntniss der Jugendstadien feststellen lassen. Ich kann hier nach eigener Anschauung angeben, dass die Columella von *Asteroides* und *Balauophyllia* sich aus centralen Fortsätzen der Septen aufbaut¹⁷⁾, während die von *Caryophyllia* in Form von (3—7) unregelmässigen, kleinen Knötchen (vgl. Fig. 4b), die direkt von der Basis ausgehen, angelegt wird und zwar schon bald nach der Entstehung der 6 primären Septen. Diese Knötchen, denen natürlich eine entsprechende Vertiefung im Fussblatt entspricht, wachsen nachher zu schraubenförmig gewundenen, platt gedrückten Stäben aus, die

5. Columella.

Die Columella, das Säulchen, nimmt den Raum um die Hauptachse des Kelches ein, indem sie von der Mitte der Basis aus nach der Mündung emporstrebt. Sie ist manchmal ein einfacher undurchbrochener Stab (*Eupsammia*, *Stylophora*), oder sie ist zusammengesetzt aus mehreren, nahezu parallelen, oft gedrehten Stäben (*Paracyathus*, *Caryophyllia*, vgl. Fig. 4), oder sie wird gebildet aus mehr oder weniger regelmässigen, mit einander in verschiedener Weise verschmolzenen Leisten oder Lamellen. In allen Fällen verschmilzt sie im aboralen Abschnitt der Polypen mit den inneren Rändern

17) Litt.-Nr. 15. Das Weiterwachsthum dieser falschen *Columella* ist später ganz selbstständig.

später mittels seitlicher Fortsätze unter einander und mit den Septen verschmelzen (Fig. 5; Taf. I Fig. 13).

6. Palus.

Die Pali oder Pfählchen sind den übrigen Skeletttheilen nicht gleichwerthig, sondern können bloss als Anhängsel, resp. Differenzirungen der Septen angesehen werden. Von den sogenannten falschen Pali (*Cladocora* etc.) ist dies lange bekannt; denn man sieht hier leicht schon an den ausgewachsenen Skeletten, dass der Palus nur ein von der Septalfäche durch eine mehr oder weniger tiefe Einbuchtung abgetheilter Lappen ist. Ich glaube aber, dass das Gleiche auch bei den sogenannten ächten Pali der Fall ist, wenigstens lässt sich dies für *Caryophyllia cyathus*, welche als Typus der Korallen mit ächten Pali gilt, nachweisen. Dort besitzen die jungen Skelette von weniger als 24 Septen noch gar keine deutlichen Pfählchen (Fig. 5). Erst nach diesem Studium treten sie und zwar als unverkennbare Lappen der Septen, also als unächte Pali auf (Taf. I, Fig. 13), und erst an älteren, verdickten Skeletten erscheinen sie in der Individualisirung wie sie die, durch vielfache Kopien allgemein bekannte MILNE-EDWARD'sche Abbildung wiedergiebt¹⁸⁾.

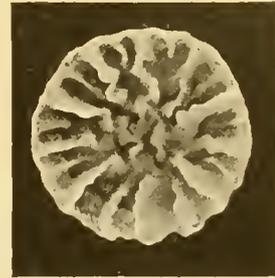


Fig. 5.

Caryophyllia cyathus. Jugendskelett (älter) mit 6 + 6 + 12 Septen (einige noch nicht deutlich) in der Mitte die Columella, deren Knötchen an einigen Stellen mit den Septen verschmolzen sind.

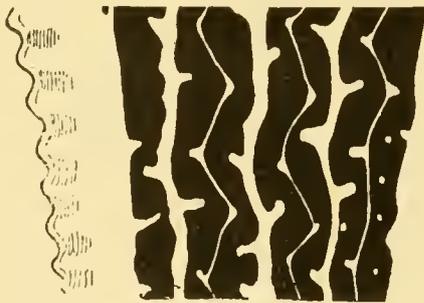


Fig. 6.

Teil eines Tangentialschliffes von *Caryophyllia rugosa* Moseley. An den Septen sind deutliche Erhöhungen, welche man als angehende Synapticula bezeichnen kann, zu sehen. Rechts davon sind einige quer durchschnitten.

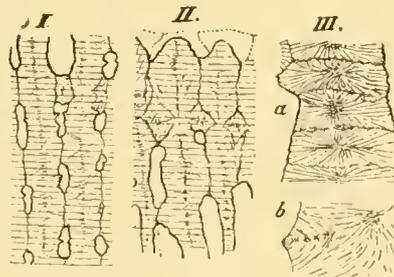


Fig. 7.

Fungia sp.? aus dem rothen Meer. Fig. I. Tangentialschliff. Fig. II. Querschliff, schwach vergrößert. Fig. III a b. Stücke von Querschliffen durch Septen, stärker vergrößert. (Die Angabe der Schnittrichtung ist dieselbe wie bei den gewöhnlich konisch gestalteten Korallen.)

7. Synapticulum.

Synapticula oder Bälkchen nennt man verschieden gestaltete, meist aber cylindrische Skelettgebilde, welche zwei benachbarte Septen, auf deren Fläche sie senkrecht stehen, miteinander verbinden, und deshalb die, zwischen jenen liegenden

¹⁸⁾ Nach der gewöhnlichen Darstellung sollen die Pali in der Regel dem ersten Septencyklus fehlen. Ich konnte vielfach konstatiren (z. B. bei *Caryoph. rugosa* Morph. Jahrb. 1880 etc.), dass die Pali anfangs vor den Septen des ersten Cyklus stehen und bei den älteren Thieren vor denen des zweiten.

Parietes durchbohren. Sie bilden sich in der Weise, dass von zwei einander gegenüberliegenden Punkten zweier Septalflächen sich durch vermehrte Ausscheidung von Kalk Erhöhungen bilden, die gegen einander wachsen. Nach der gegenseitigen Berührung der

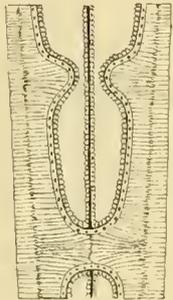


Fig. 8.

Schematischer Tangentialschnitt durch einen Interseptalraum mit beginnendem und fertigem Synapticulum. In der Mitte die Pariet.

diese Erhöhungen umkleidenden Weichtheile verschmelzen diese und gehen theilweise zu Grunde, so dass die beiderseitigen Kalkmassen sich dicht an einander legen können und zuletzt nur noch durch eine dunkle Linie von einander getrennt erscheinen, oder es bildet sich eine neue Kalkmasse zwischen den beiden Erhöhungen, die einen eigenen Krystallisationsmittelpunkt besitzt und von jenen durch dunkle Linien abgegrenzt wird (Fig. 7, I und II). Bei beiden Formen der Synapticula sind die Beziehungen zu den Weichtheilen ganz die gleichen, und da ich konstatiren konnte, dass beide oft an demselben Schliff in nächster Nachbarschaft vorkommen, so scheint mir ihre Unterscheidung in unächte und ächte Synapticula nur einen untergeordneten Werth zu besitzen¹⁹⁾.

8. Dissepimentum.

Die Dissepimente (Interseptalquerplättchen und Interkostalquerplättchen, Traversen) sind im Gegensatz zu den Synapticula sehr verbreitete Gebilde. Sie sind im fertigen Zustand dünne, nur selten bedeutend verdickte, undurchbohrte Plättchen, welche von einem Septum zu dem benachbarten gehen²⁰⁾, wenn eine Columella vorhanden ist, sich mit dieser verbinden und den Interseptalraum vollständig in eine orale und eine aborale Abtheilung scheiden. Das

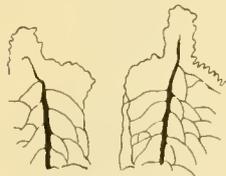


Fig. 9.

Längsbruch eines Kelchs von *Favia*, die breiten Linien sind die Mauern, die dünnen Dissepimente.

jüngste Dissepiment ist auf der oralen Seite stets von der Körperwand bekleidet, während die aborale Seite von Weichtheilen entblösst ist. Alle älteren Dissepimente sind stets auf beiden Seiten nackt, und der Raum zwischen ihnen ist, so lange das ganze Skelett noch unverletzt ist, leer. Die Struktur ist trotz der grossen Verschiedenheit in der Form eine sehr gleichmässige. So lange sie noch ganz dünn sind, lässt sich sowohl bei der Ansicht von der Fläche (bei durchfallendem Licht) als auch auf Querschliffen eine Zusammensetzung aus Krystalloiden (oder Drusen) wie sie sich ähnlich bei allen dünnen Skeletttheilen findet, feststellen. Dickere dagegen zeigen auf dem Querschnitt eine gewisse Anordnung

der Krystalle, die mit der der Septen Beziehungen zeigt und in Form von Schraffen zum Ausdruck kommt. Diese Schraffen sind immer nahezu senkrecht zur Fläche des Dissepiments gestellt (Fig. 10), oft zeigt sich auch noch eine ganz zarte Streifung parallel zu dieser, und gleichen sie also hierin sehr dem Stereoplasma

19) Man vergleiche darüber PRATZ Litt.-Nr. 23. — Das Vorkommen von ächten und unächten Synapticula zwischen denselben Septen wurde von mir bei *Fungia* nachgewiesen (Fig. 7). Aus dieser Figur lässt sich auch ersehen (Fig. 3 b), dass blosse Höckerchen der Septen ein eigenes Krystallisationscentrum besitzen können (Litt.-Nr. 6).

20) Wo die Dissepimente sehr dicht stehen, nehmen oft die jüngeren von den älteren ihren Ausgang (theilweise in Fig. 9).

der Septen, eine Aehnlichkeit, die noch erhöht wird durch eine mehr oder weniger deutliche dunkle Linie auf der aboralen Seite (Fig. 10). Aus dieser Struktur lässt sich schliessen, dass die Dissepimente nach ihrer ersten Anlage von der oralen Seite her durch weitere Kalkausscheidungen vom Ektoderm des aufliegenden Derma sekundär verdickt werden. Diese Verdickung kann aber nur so lange dauern, bis ein jüngeres Dissepiment gebildet wird. Ist dieses fertig, so wird der aborale Theil des Polypen, in dem sich das vorige Dissepiment befindet, von den übrigen Weichtheilen abgetrennt, und die Abscheidung von Kalk muss aufhören. Dies dürfte der Grund sein, warum

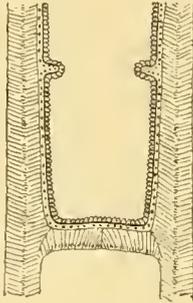


Fig. 10.

Schematischer Tangentialschnitt durch einen Interseptalraum. Oben beginnendes, unten fertiges Dissepiment.

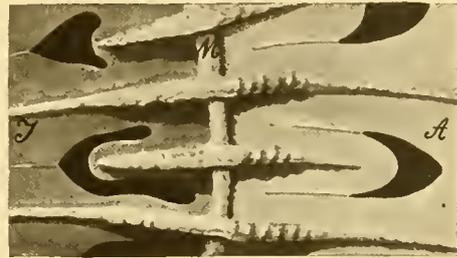


Fig. 11.

Favia cavernosa. Ansicht von der Oberfläche. *M* Kante der Mauer. *I* intrathekale, *A* extrathekale Dissepimente. Die Lücken und Nähte sind an verschiedenen Stellen deutlich zu sehen.

die Dissepimente, wo sie regelmässig angeordnet sind, immer eine nahezu gleiche Dicke besitzen; auch erklärt sich daraus die Dünne derselben an solchen Stellen, wo sie sehr dicht auf einander folgen.

Beobachtungen über die Entstehung der Dissepimente scheinen nicht vorzuliegen, dürften auch wegen ihrer Lage an lebenden Korallen nur sehr schwer direkt auszuführen sein. Die Angabe, dass sie, eines nach dem anderen, von dem Derma ausgeschieden würden, wenn dieses sich aus den aboralen Skeletttheilen zurückzieht, wird zwar von vielen Autoren als ganz von selbst verständlich hingestellt, ohne dass aber ein Versuch gemacht worden wäre, dafür Beweise zu geben. Ich glaube die Wahrscheinlichkeit dieses Entstehungsmodus aus dem Grund, weil ich nirgends gesehen habe, dass sich das Kalikoblastem (Ektoderm) von den ausgeschiedenen Skeletttheilen ablöst und dann wieder von Neuem Kalk ausscheidet, anzweifeln zu dürfen und halte folgenden Modus für wahrscheinlicher: Von den Wandungen eines Interseptalraums (der Ueberzug der Basis, der Septen, Columella, Theca, Epitheca können dabei betheiligte sein) erhebt sich eine Dermal Falte. Diese wächst in den Raum hinein, bis sich die gegenüber liegenden Stellen des freien Randes berühren und mit einander verschmelzen. So entsteht eine weiche Scheidewand in dem Interseptalraum, die innen aus Ektoderm besteht, aussen vom Entoderm überzogen wird. Scheidet nun das Ektoderm auf gewöhnliche Weise Kalk aus, so bildet sich in der Scheidewand ein Skelettplättchen, welches mit den Wandungen

des Raums (s. oben) in direktem Zusammenhang steht. Nach der Bildung dieses „verkalkten“ Dissepiments müssen die aboralseits von demselben gelegenen Weichtheile wegen des gänzlichen Abschlusses von aussen zu Grunde gehen, und eine Verdickung des Plättchens ist desshalb nur noch von der Oralseite her möglich. — Für diese Art der Entstehung sprechen folgende Thatsachen: 1) Ich fand mehrmals auf Schliffen durch *Pocillopora* ganz dünne, wohl eben angelegte Dissepimente, die aus dicht neben einander liegenden Kalkellipsoiden bestanden (vergl. Entw. v. *Asteroides*) und auf beiden Seiten noch einen Beleg von organischer Substanz (durch Karmin gefärbt) zeigten. Taf. I, Fig. 12. Leider sind solche Schliffe, wenn sie das Dissepiment senkrecht zur Fläche treffen sollen, wegen deren Dünne und Zerbrechlichkeit sehr schwer herzustellen. 2) In den jüngsten Dissepimenten eines Exemplars von *Favia cavernosa* Forsk. finden sich häufig Lücken, von denen sich konstatiren lässt, dass sie entstanden sind, weil sich die von den Septen ausgehenden Dissepimente bei dem Tod des Thieres noch nicht vereinigt hatten (vgl. Fig. 11). Weiter lässt sich auf Schliffen häufig zwischen den zwei Hälften eines Dissepiments eine nahtähnliche Verdickung erkennen, die auch auf Fig. 11 zu sehen ist und durch die Lagerung der krystallinischen Elemente auch in der Struktur ihren Ausdruck findet (Fig. 10). Aehnliche Strukturen finden sich an Dissepimenten von *Pocillopora*, Lücken in denselben manchmal bei *Stylopora*.

In der vorstehenden Betrachtung ist zwischen den Dissepimenten innerhalb der Theca (*D. entotheccalia*) und denen ausserhalb jener (*D. ectotheccalia*) kein Unterschied gemacht (wegen der Gleichartigkeit ihres Verhaltens, vgl. Fig. 11), und eine solche Trennung dürfte schon aus dem Grund nicht zu empfehlen sein, weil ja die Ausgangspunkte für beide, die Septen und Rippen zusammengehörige Stücke derselben Theile sind. Dagegen ist hier darauf aufmerksam zu machen, dass die Dissepimente in seitlicher Ausdehnung viel weiter sich erstrecken können als die Rippen. Dies ist besonders bei *Galaxea* der Fall, wo die Kelche sehr weit von einander stehen und die Rippen wenig entwickelt sind. Hier bilden die Dissepimente ein sehr reiches, blasiges Gewebe, das als Exothek oder Cöenchym bezeichnet wird²¹⁾.

9. Tabula.

Tabula oder Boden nennt man (im Gegensatz zu Dissepiment) eine Skelettlamelle, welche die ganze Polypenhöhle quer durchzieht. Ohne entscheiden zu wollen, ob die Tabulae oder die Dissepimente ursprünglichere Bildungen, oder ob beide selbstständig entstanden sind, glaube ich doch, dass man beide nicht von einander trennen kann; denn eine Tabula ist ganz dasselbe wie die Summe aller in einer Ebene liegenden Dissepimente. Sie bekommt erst den Schein einer eigenartigen Bildung, wenn die Septen wenig entwickelt sind und eine Columella fehlt; denn dann erscheint jeder Boden als einheitliche Platte, die nur an ihrer Peripherie

21) Hier gehen die jüngeren Dissepimente von den älteren aus. Bei manchen Arten finden sich abwechselnd Lager von dünnen und solche von verdickten Dissepimenten, welche auf einen periodisch eintretenden Wechsel in der Schnelligkeit des Höhenwachstums der Stöcke hindeuten.

durch die Septen eingesehnt ist. Die Tabulae sind sehr verbreitet bei den paläozoischen Korallen und zeigen dort mancherlei Differenzirungen, auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann²²⁾.

10. Theca.

Unter Theca oder Mauer verstand man bisher die äussere Umwandung des von den Weichtheilen befreiten Einzelskelettes²³⁾, welche aber, wie sich aus Nachfolgendem ergibt, einen recht verschiedenen morphologischen Werth besitzen kann.

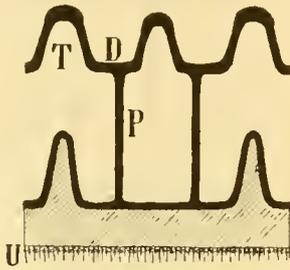


Fig. 12.

Schematischer Schnitt durch die Mitte der Theca parallel der Hauptachse quer durch die Septen von einer jungen *Caryophyllia*. Es ist angenommen, dass die Tentakel direkt über dem Kreuzungspunkt von Mauer und Septen stehen. Weichtheile schwarz, Skelett schraffirt. *T* Tentakel, *D* Mundscheibe, *P* Paries, *U* Unterlage.

Bem. Der Durchm. des Polypen ist = ∞ gedacht, damit die Theca gerade wird.

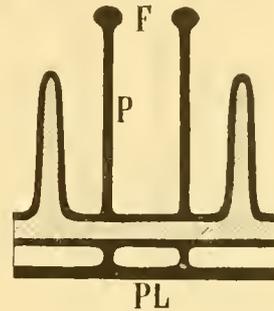


Fig. 13.

Schnitt desselben Polypen senkrecht zur Hauptachse, etwas unter der Mauerkante. *F* Filamente, *P* Paries, *PL* Pallium.

Wenn sie von der Aussenseite des Pallium ausgeschieden wird, also bei der lebenden Koralle aussen niemals von Weichtheilen bekleidet ist, so ist sie eine Epithek und wurde das darauf bezügliche unter 2) abgehandelt. Weniger einfach ist das Verhältniss, wenn sie innerhalb des Pallium gelegen ist, denn dann lässt sich die Art und Weise ihrer Entstehung nicht sofort erkennen.

Betrachtet man zuerst solche Arten mit durchlöcherter Mauer, wie z. B. die oben angeführte *Alveopora*, so wird man sich leicht überzeugen, dass hier die „Mauer“ von dünnen cylindrischen Stäbchen gebildet wird, welche die Septen mit einander verbinden (Synapticula). Dasselbe sieht man auch an den noch unverdickten Kelchrändern von *Dendrophyllia*, *Mudrepora* und vieler anderer Formen, und man kann

22 Für die Präformation der Böden durch Weichtheile siehe oben Dissepimentum spricht die analoge Bildung der Böden von *Tubipora* (Litt.-Nr. 16), sowie die ganz eigenthümliche „Erneuerung“ an den Polypen von *Clavularia* (Litt.-Nr. 9). In beiden Fällen handelt es sich um Abtrennung eines Theils der Verdauungshöhle durch faltenartige Erhebungen des Derma nach innen. Nur nimmt aus leicht begreiflichen Gründen an diesen Falten bei den Aleyonarien allein das Entoderm Theil, in welches eine Mesodermis hereinwächst, in der dann in Ektodermzellen die Kalkkörperchen sich bilden, während bei den Steinkorallen im Innern der Falte das Ektoderm als zusammenhängende Kalicoblastemschicht vorhanden ist.

23 Die morphologische Bedeutung dieser Skeletttheile ist in Folge meiner früheren Untersuchungen über diesen Gegenstand von einigen Forschern erläutert worden. Wir verdanken diesen theoretischen Versuchen die Wörter Eutheca und Pseudotheca, sowie einige ephemere systematische Gruppierungen, die Erkenntniss der Sache selbst wurde dadurch nur erschwert.

leicht konstatiren, dass erst durch sekundäre Ablagerungen die Löcher ganz oder theilweise verschlossen werden, und dadurch eine mehr oder weniger dicke Umwandung²¹⁾ gebildet wird. Es ist klar, dass man hier nicht von einer Theca als morphologisch selbstständigem Skeletttheil sprechen kann²²⁾ und zwar um so weniger, als die Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte von *Asteroides*, *Balanophyllia* mit aller

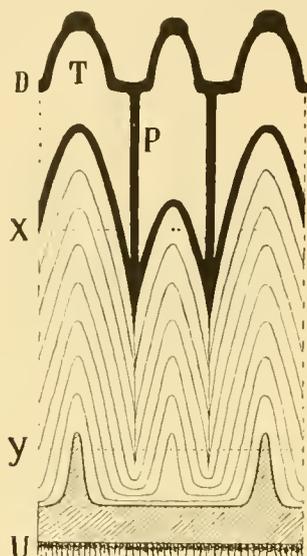


Fig. 14.

Schnitt entsprechend Fig. 12, doch von einem älteren Individuum. Die neu hinzugekommenen Skelettschichten sind durch dünne Linien angedeutet. Zwischen den beiden ersten Septen ist noch ein neues angelegt. Buchstaben haben die gleiche Bedeutung wie Fig. 12.

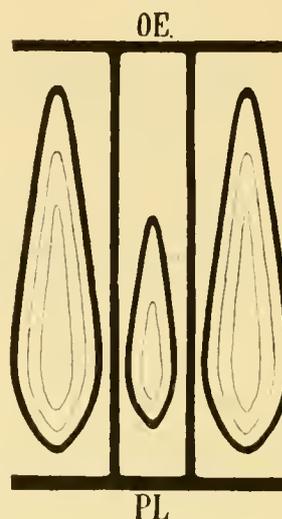


Fig. 15.

Querschnitt von Fig. 14 nach der punktierten Linie x. OE Schlundrohr, P Pallium.

Sicherheit ergeben, dass auch die erste Anlage einer solchen „Pseudotheca“ durch Verschmelzung von Fortsätzen an den peripherischen Enden der Septen zu Stande kommt.

Es bleibt nun noch die Mauer der aporosen Korallen zu betrachten. Diese ist, wie sich leicht an lebenden oder mit Weichtheilen konservirten Exemplaren nachweisen lässt, eine ringförmige, von der Basis sich erhebende und von ihr nicht scharf abgegrenzte Platte, welche (soweit sie nicht mit der Basis zusammenhängt) von einer Falte des Fussblattes umhüllt wird und durch die Septen in Segmente, der Anzahl der Septen gleich, abgetheilt wird. Sind die Septen nur dünn und ihre Anzahl nicht gar zu gross, so sind die Mauerstücke ansehnlich und gegen jene häufig gut

24 Die Verbindung der Septen durch seitliche Fortsätze der Septen erfolgt nicht immer in gleicher Weise (vergl. *Asteroides*), ebenso ist auch die Verdickung der Mauer verschieden, so wird sie z. B. bei *Madrepora* erst verdoppelt, ehe sich die Poren schliessen. Doch lassen sich alle diese Verschiedenheiten von unserem Standpunkt aus leicht auf die gleiche Weise erklären.

25) Es liesse sich vielleicht der Ausdruck Pseudotheca, welcher in der, von seinen Erfindern gegebenen Bedeutung keinen Sinn hat, hier anwenden.

abgesetzt. Sind die Septen aber dick (*Caryophyllia*), so werden die Mauersegmente klein und erscheinen nur als Verbindungsstücke der Septen, ja bei noch stärkerer Verdickung derselben können sie scheinbar ganz verschwinden und nur äusserlich als Auskerbungen zwischen diesen zum Ausdruck kommen (*Cladocora*). In der Struktur der Mauer findet sich ein Unterschied, der wohl in dem Verhältniss der Septen zu den Parietes und der dadurch modificirten Ablagerung von Verdickungsschichten seine Erklärung findet: Kommen zwei Parietes auf einen Interseptalraum, so sind auf dem Querschnitt des Kelches zwischen je zwei Septen zwei dunkle Trennungslinien zu bemerken, die ein Mauerstück einschliessen, das von keinem Septum durchkreuzt wird (sogenannte Eutheca), kommt aber auf einen Interseptalraum nur ein Paries, so findet sich zwischen zwei Septen nur eine Trennungslinie, und die Mauerstücke erscheinen nach der Lagerung der Krystallisationslinien als Anhänge der Septen (sogenannte Pseudotheca [Fig. 16]). Da das Einschieben neuer Septen nicht mit der Vermehrung der Parietes gleichzeitig zu erfolgen braucht, so kann derselbe Kelch in einer gewissen Höhe sich nach dem ersten Typus verhalten, in einer anderen nach dem zweiten, ja es können sogar beide Typen an demselben Querschnitt vorkommen (also „Eutheca“ und Pseudotheca nebeneinander), wenn ein Theil der Peripherie in seiner Entwicklung etwas vorgeeilt oder nachgeblieben ist (Taf. I Fig. 18)²⁶). Die Theca kann durch spätere Ablagerungen, besonders auf der Aussenseite sehr verdickt werden (Taf. I Fig. 21).

Die Entwicklungsgeschichte des Skelettes von *Caryophyllia cyathus*, der einzigen aporosen Koralle, von der mir direkte Beobachtungen vorliegen, bestätigt das oben Gesagte. Es entsteht hier kurz nach dem Auftreten der sechs ersten Septen die Mauer in einer Ringfalte des Pes, nahe an dessen Uebergangsstelle in das Pallium in Form einer ringförmigen Kalklamelle, welche die Septen seitlich mit einander verbindet und als eine eigene Bildung, eine ächte Theca angesprochen werden kann (vgl. Fig. 12 und 13). Beim Wachstum des Skelettes nehmen die Septen an der Stelle, wo sie die Mauer kreuzen, durch Auflagerungen neuer Schichten schnell an Dicke zu, auch wird bald ein neues Septum zwischen zwei älteren angelegt (so dass dann also zwölf vorhanden sind), und dadurch wird die Theca in der Weise überwachsen, dass sie bald nicht mehr als besonderes

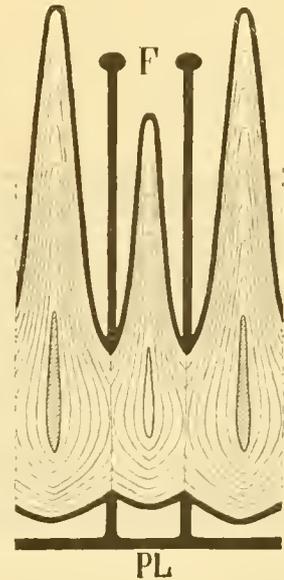


Fig. 16.

Querschnitt von Fig. 14 nach der Linie 1'. F-Filament.

²⁶ FOWLER, der die von mir gegebenen Grundzüge für die Morphologie des Korallenskeletts nur bestätigen konnte, versucht häufig in Nebensachen mir Ungenauigkeiten vorzwerfen, so hat er z. B. mehrfach darauf hingewiesen, dass ich den Fehler begangen habe, eine Koralle mit enterocoelen Septen und eine solche mit ektocoelen Septen als im wesentlichen Bau übereinstimmend anzusehen und dadurch gezeigt, wie wenig ihm das Wesen des Korallenskeletts klar geworden ist.

Stück zwischen den Septen erkennbar ist. (Dieser Entwicklungsgang, dessen speciellere Schilderung ich mir vorbehalte, ist in den Figuren 12 bis 16 dargestellt, und es lässt sich leicht verstehen, wie ein selbstständiger Mauertheil erhalten bliebe, wenn die Septen sich weniger verdicken würden, und wenn das mittlere Septum später, vielleicht kurz vor oder gar nach dem Auftreten der neuen Parietes sich bildete²⁷⁾).

Stöcke oder Kolonien.

Die Bildung von Kolonien ist eine Folge der ungeschlechtlichen Vermehrung (Theilung, Knospung)²⁸⁾ und findet statt, wenn deren Produkte sich nicht von dem

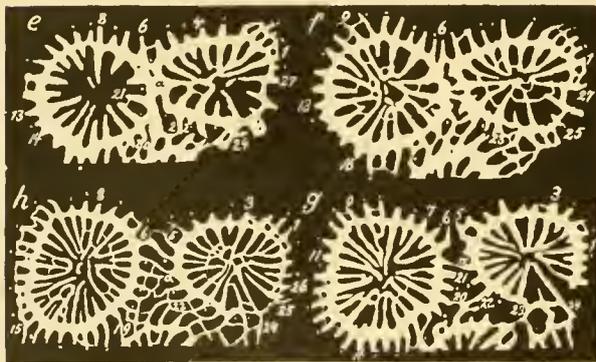
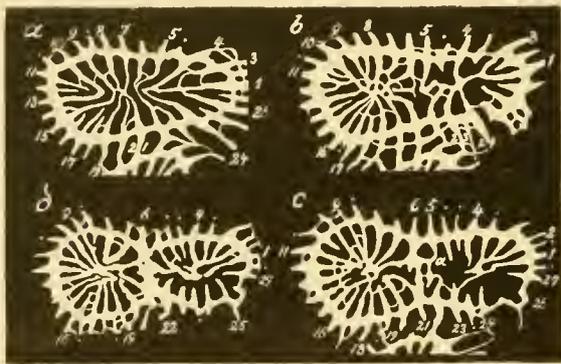


Fig. 17.

Paria cavernosa. Verschiedene Stadien aus der Theilung eines Kelches in Querschnitten dargestellt. Die Zahlen bezeichnen die in *a* vorhandenen, Punkte die später eingeschobenen Septen.

Mutterpolypen loslösen. Sie geht nach mehreren Typen vor sich, welche zum grossen Theil den Habitus der Kolonien bedingen (Litt.-Nr. 13) und deshalb hier etwas näher zu betrachten sind. Als ersten Typus bezeichne ich die Innenknospung, dadurch charakterisirt, dass die neuen Polypen resp. deren Mundöffnung mit den zugehörigen Theilen innerhalb des Tentakelkreises sich bilden. Hier entsteht im einfachsten Fall aus einem Polypen dadurch, dass er sich während seines Längswachsthum in der Richtung einer Querachse mehr als in den anderen ausdehnt, ein solcher mit elliptischer Mundscheibe. Der Mund mit dem Schlundrohr wird ebenfalls elliptisch, dann semmelförmig und theilt sich schliesslich. Beim Weiterwachstum wird die Polypenhöhle durch eine Skelettwand in zwei Theile getrennt. Diese Scheidewand geht entweder aus zwei einander gegenüberstehenden Septen durch Verschmelzung ihrer freien Innenränder hervor (vgl. Fig. 17), und wir

²⁷⁾ Man braucht sich nur das mittlere Septum auf Fig. 16 von innen her eingedrückt zu denken, um eine charakteristische „Entheca“ zu erhalten.

²⁸⁾ Als seltene Ausnahme sind die Kolonien anzuführen, welche durch sekundäre Vereinigung ursprünglich getrennter Polypen entstehen (Litt.-Nr. 6).

sprechen dann von einer Septalknospung. Es kann aber die Trennung auch dadurch zu Stande kommen, dass sich der kürzere Querdurchmesser immer mehr vermindert, bis endlich die seinen Endpunkten entsprechenden Mauerstücke mit einander verschmelzen. Hier ist die trennende Scheidewand der beiden Theilpolypen durch die Mauer gebildet, und wir nennen sie deshalb Thekalknospung (Theilknospung)²⁹⁾. In beiden Fällen findet während des Theilungsprocesses meistens eine Vermehrung der Tentakel und der Septen statt, wobei die oben für die Vermehrung der Septen beim Wachsthum der Einzelpolypen angegebene Regel eingehalten wird, nur entstehen bei der Septalknospung auch neue Septen auf dem aus verschmolzenen alten Septen entstandenen neuen Wandstück. Dass auf ähnliche Weise wie hier beschrieben eine ungleiche Theilung des Mutterpolypen, oder eine solche in mehrere Tochterpolypen zu gleicher Zeit stattfinden kann und bei manchen Arten regelmässig erfolgt, braucht hier nur erwähnt zu werden³⁰⁾. Eine dritte Form von Innenknospung ist leider hinsichtlich des Verhaltens der Weichtheile nicht näher bekannt, da sie regelmässig nur bei fossilen Korallen aus den älteren Schichten auftritt. Hier werden die den in verschiedener Anzahl zugleich entstehenden Knospen zur Ergänzung dienenden Skeletttheile weder von Theca noch von Septen, sondern von Böden geliefert und zwar in der Weise, dass sich der Boden schwalbennestartig aufbiegt und so den neuen Kelch bildet, aus dessen Wand (also dem früheren Boden) die neuen Septen hervorwachsen. Ich habe diese Art als Tabularknospung bezeichnet und genauer beschrieben (Litt. Nr. 13 mit Abb.³¹⁾.

Die übrigen Arten von Knospung, bei denen der neue Polyp sich ausserhalb des Tentakelkreises bildet, lassen sich als Aussenknospung zusammenfassen. Während vorhin die Mundscheibe des Mutterpolypen das Material zu Mundscheibe, Tentakeln und Pallium der Knospe hergab, thut dieses jetzt dessen Pallium, doch kann das in verschiedener von einander ableitbarer Weise geschehen, nämlich direkt, indem sich ein Theil des Palliums ohne Weiteres durch Ein- und Ausstülpungen in die genannten Organe ausbildet, Palliumknospung, oder es bildet sich aus dem Pallium erst ein hohler Fortsatz, Stolo, und aus diesem geht dann sekundär durch einen ähnlichen Process die Knospe hervor, Stolonenknospung. Einen sehr einfachen Fall von Palliumknospung, der sich in gewisser Beziehung an die Innenknospung anschliesst,

29) Trotzdem Septal und Thekalknospung sich sehr scharf definiren und theoretisch wohl unterscheiden lassen, kommen doch häufig Theilungsformen vor, welche man zu beiden rechnen kann. Ich führe hier als Beispiel nur *Mussa corymbosa* an, bei der ich beobachtet habe, dass Septen und Mauer sich ziemlich gleichmässig am Aufbau der neuen Mauer betheiligen.

30) Wenn die getheilten Kelche beim Weiterwachsthum sich nicht vollständig von einander trennen, sondern durch die Rippen oder anderer Theile mit einander in Verbindung bleiben, so kann man letztere als Cönenchym bezeichnen (siehe weiter hinten).

31) Als Abnormität kommt eine ähnliche Knospenbildung auch bei recenten Korallen vor. Ich besitze ein Exemplar von *Asteroides culycularis* mit schwalbennestartig nach innen vorspringender Knospe, welche nach unten durch Dissepimente abgeschlossen ist, auf der einen Seite die ursprüngliche Mauer Pseudotheca besitzt und auf der anderen Seite (der frei in die alte Polypenhöhle hineinragenden) von einer Epithekausscheidung umkleidet ist.

aber auch auf die Stolonenknospung hindeutet, zeigen manche Exemplare von *Asteroides*, deren Rand sich über eine benachbarte Fläche hin ausdehnen konnte. Es wächst hier der ausserhalb des Tentakelkreises liegende Polypentheil nach einer Seite weiter (Taf. I Fig. 19 und 20), so dass sich Pallium, Parietes, Septen und Mauer in dieser Richtung flächenhaft ausbreiten. Auf dieser Ausbreitung bildet sich

num im Pallium eine Mundöffnung mit Schlundrohr und daran ein Kreis von kleinen Tentakeln, die Anlage einer neuen Knospe. Letztere, die anfangs auf Fortsätzen der Septen ruht (vgl. Taf. I Fig. 19), regulirt nun ihr Skelett in der Weise, dass diese Septenstücke sich durch Einschubung von Querverbindungen zuerst in ein unregelmässiges Netzwerk verwandeln, dessen verschiedene Elemente beim Weiterwachsthum sich in Septen und in eine Pseudotheca ordnen und einen regelmässigen Kelch herstellen. War beim Mutterpolypen eine Epithek ausgebildet, so setzt sich diese in der Regel auch auf die Knospe fort. Die gewöhnlich zu beobachtende Knospung von *Asteroides* weicht von den eben beschriebenen etwas ab, indem sich meist direkt auf der verbreiterten Mauer, entweder zwischen zwei älteren Polypen oder auf deren Aussenseite, die neue Knospe anlegt, und so ist es bei vielen anderen Korallen.

Nach dem gleichen Princip erfolgt die Knospung von *Madrepora*. Bei dieser entstehen auch die Weichtheile der Knospe aus dem Pallium, die Harttheile werden von den Aussenrändern der Septen (den Costae) ausschliesslich geliefert, und habe ich deshalb diese Art der Knospung (genau beschrieben Litt.-Nr. 17) auch als Kostalknospung bezeichnet (vgl. Fig. 18 I bis VIII). An den durch Pallium-

knospung entstandenen Kolonien finden sich zwischen den Tentakelkreisen der einzelnen Polypen grössere oder geringere Strecken, welche man mit Sicherheit nicht dem einen oder dem anderen Polypen zutheilen kann. Man hat sie deshalb in ihrer Gesamtheit als Zwischengewebe, soweit es die Weichtheile betrifft, Cönosark, die Harttheile, Cönenchym³²⁾, bezeichnet. Durch dieses Zwischengewebe stehen die Polypentheilungen mit einander in Verbindung, und in vielen Fällen wird man

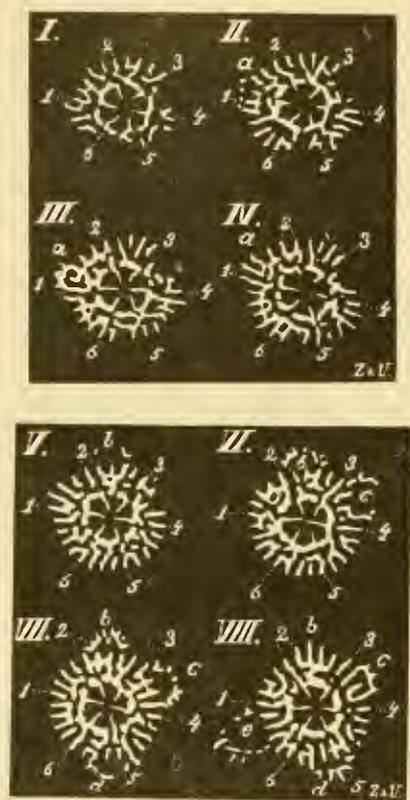


Fig. 18.

Madrepora echidnaea. 8 Schliffe einer Serie, welche die Entwicklung der Knospen a, b, c, d zeigt. e ist am Kelchrand angeschliffen.

32) „Cönosark“ kann sich in Folge von Innen- und Aussenknospung bilden (vergl. Bemerk. 29), dasselbe entsteht aber im ersten Fall aus Theilen des Diskus im zweiten aus dem Pallium, und man müsste deshalb zwischen einen Disko- und Palliocönosark unterscheiden.

zwar leicht sehen können, dass sich die neuen Knospen vom Cöenchym erheben, ohne aber im Stande zu sein, nachzuweisen, von welchem Polypen sie eigentlich abstammen. Ich habe deshalb diese Art von Knospung auch als Cöenchym- (man könnte auch sagen Cönosark-) Knospung früher aufgeführt. Sind die Zwischenräume der Polypen auf ein Minimum reducirt, und werden diese sofort von neuen Knospen eingenommen, wie bei *Alveopora*, *Favosites*³³⁾ *Goniopora* (Fig. 1 und 19), so ist ein Cöenchym in dem vorher gebrauchten Sinn nicht vorhanden und man kann diese Art der Vermehrung als Zwischenknospung bezeichnen (Litt.-Nr. 13).

Die Stolonenknospung³⁴⁾ ist bisher noch am wenigsten studirt, da Material mit gut erhaltenen Weichtheilen noch nicht zur Untersuchung gekommen ist. Doch lässt sich aus der Beschaffenheit des Skelettes schliessen, dass bei der Bildung von Stolonen das Pallium sich in Form einer Rinne, die bald zu einem Rohr sich schliesst, auszieht und dann auf kürzere oder längere Strecke auswächst und schliesslich aus ihrer Wandung eine oder mehrere Knospen durch Einstülpung eines Schlundes, Auswachsen von Tentakeln, Anlage von Parietes etc. aus sich hervorgehen lässt. Der Stolo kann, wie jeder Theil des Palliums, auf seiner Aussenseite Kalk ausscheiden und dadurch eine vollständige oder theilweise Umhüllung erhalten. Erstere ist ausgebildet bei *Rhizophyllum* und anderen palaeozoischen Korallen (Litt.-Nr. 18), und stellt sie dort am Skelett eine Röhre dar, deren Wandung in die Epithek übergeht und, weil sie denselben Ursprung wie diese hat, ihr zugerechnet werden muss³⁵⁾. Eine unvollständige Umhüllung bildet das Stoloskelett bei *Cylicia*³⁶⁾

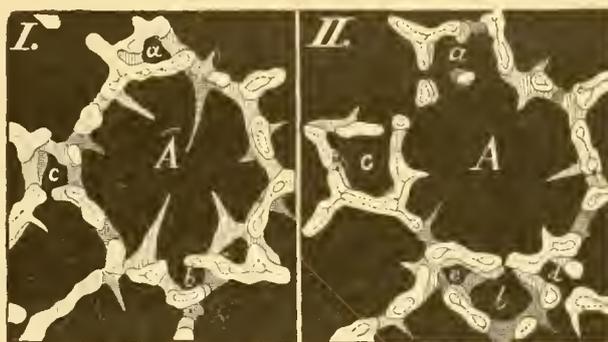


Fig. 19.

Alveopora retusa. 2 Querschliffe von der Basis nach dem Kelchrand zu. a, b, c 3 junge Knospen, die in II. grösser geworden sind, vgl. Litt.-Nr. 6.

33) *Favosites* schliesst sich hier ganz ungezwungen an. Die Hypothese MOSELEY's nach der F. zu den Aleyonarien gehören soll, wird durch keine Thatsache gestützt. Sie verdankt ihr Dasein allein dem Vorhandensein kleinerer und grösserer Löcher auf der Oberfläche von *Favosites* und *Aleyonium*.

34) Bei den Aleyonarien ist die Stolonenknospung allein ausgebildet und erfährt dort mancherlei Umbildungen. Vergl. Litt.-Nr. 16.

35) Eine ganz ähnliche Bildung, welche allerdings nicht zur Entstehung von Knospen führt, sind die hohlen Fortsätze von *Flabellum spinosum*. Hier bildet sich zuerst am Rand des Kelches eine Ausbuchtung, ähnlich wie der Ausguss eines Gefässes. Dann nähern sich dessen Ränder und schliessen sich endlich zu einer Röhre zusammen, die dann weiter in die Länge wächst und von innen her verdickt wird. Ein Septum ragt gewöhnlich ziemlich weit in die Röhre hinein. Taf. I Fig. 14—16.

36) Bei *Cylicia Smithii* (die untersuchten Exemplare verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. MARENZELLER, Wien, gehen die Stolonenplatten vom Rand des Kelches aus, laufen an dessen Aussenseite herab und dann ein Stück über die Unterlage hin. An ihrem Ende erheben sich dann regelmässig angeordnet die Septen der Knospe, die von den Rändern der Platte umhüllt werden eine ächte Epithek, doch kommen auch Verbindungen

(Taf. I Fig. 17). Es ist dort auf eine Lamelle beschränkt, welche die Wand des Stolo von der Unterlage, auf welcher derselbe hinwächst, trennt und die zum Theil direkt in die Basis der Knospe umgewandelt wird (Litt.-Nr. 22).

Aus der vorstehenden Schilderung des Knospungsprocesses ist zu ersehen, wie die Kolonien zu Stande kommen, und es erscheint von Interesse, zu konstatiren, dass neue typische Skeletttheile dabei nicht ausgebildet werden, denn sowohl das Cönenchym, als auch die Stolonenskelette sind auf solche Theile zurückzuführen, welche schon bei Einzelpolypen vorhanden sind. Immerhin wird es bequem sein, beide Bezeichnungen weiter zu brauchen.

Allgemeines.

Nachdem im Vorstehenden kurz die wichtigsten vergleichend-anatomischen Thatsachen, welche über das Korallenskelett vorliegen, dargestellt und übersichtlich geordnet worden, ist nunmehr zu untersuchen, ob sich mit Hilfe des so gewonnenen Materials eine Anschauung über die phylogenetische Entstehung der Korallen selbst gewinnen lässt.

Dieser Untersuchung dürfte zweckmässig eine Betrachtung über die Unterschiede in der Septenvermehrung der „*Madreporen*“ und „*Rugosen*“ vorausgehen, da sich jene viel einfacher erweisen wird, wenn dargethan werden kann, dass die Unterschiede beider Gruppen nicht tiefgreifend genug sind, um eine einheitliche Behandlung zu verbieten. — Für die *Madreporarier* gilt in Betreff der Septenvermehrung das oben erwähnte MILNE-EDWARD'sche Gesetz mit einigen Erweiterungen. Es werden 6 oder 12 Septen gleichzeitig angelegt, 1. Cyklus, in deren Zwischenräumen tritt dann je ein neues Septum auf, 2. Cyklus, ebenso in jedem Zwischenraum der jetzt vorhandenen 12 oder 24 Septen wieder ein neuer dritter Cyklus und so fort. Für die *Rugosen* gilt das KUNTH'sche Gesetz, nach dem erst vier Septen (Haupt- und Gegenseptum und zwei Seitensepten) angelegt werden und die neuen Septen nur an drei resp. vier Stellen des Umfangs, nämlich zu beiden Seiten des Hauptseptums und an den abgekehrten Seiten der beiden Seitensepten, eingeschoben werden. — Aus der Entwicklungsgeschichte der *Madreporarier*, soweit dieselbe überhaupt bekannt ist, wissen wir, dass der zuerst angelegte Cyklus von Septen dem Larvenstudium mit 12 Parietes zukommt, und dass hier wie auch während der nachherigen Vermehrung beider sie in Zahl und Anordnung übereinstimmen³⁷). Für die *Rugosen* liegen derartige Beobachtungen (von Weichtheilen) nicht vor, und wir haben desshalb zu untersuchen,

der Septen vor Pseudothek) vergl. ABB. Taf. I Fig. 17). Aehnlich wie *Cylicia* scheint sich auch *Astrangia neglecta* zu verhalten, doch lag mir von dieser Art nicht genügendes Material zu eingehender Untersuchung vor.

37. Das häufige Vorseilen der Anzahl der Paries ändert das Wesentliche dieser Uebereinstimmung nicht.

ob die bei ihnen vorhandenen Septenverhältnisse mit einer Anordnung der Weichtheile, wie sie die *Madreporen* zeigen, in Einklang zu bringen sind, und müssen für diesen Zweck die früheren Entwicklungsstadien von Madreporierlarven zum Vergleich heranziehen. Hier finden wir vier Hauptstadien: Im ersten fehlen Parietes noch vollständig, im zweiten sind vier Parietes vorhanden, die in Bezug auf die durch die Gestalt der Mundöffnung schon festgelegte Sagittalebene symmetrisch angeordnet sind, im dritten sind acht Parietes vorhanden, von denen die vier jüngeren an je einem zwischen den vorigen und den Durchschnittstellen von Sagittalebene und Pallium ebenfalls in symmetrischer Anordnung liegen „Richtungssepten“, im vierten sind zwölf Parietes vorhanden, von denen zwei der jüngst eingeschobenen in den zwei noch übrigen Zwischenräumen der ältesten, die anderen zwei jüngsten zwischen je einem ältesten und einem

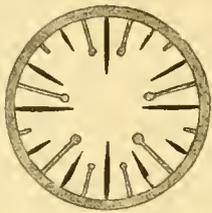


Fig. 20.

Hypothetische Darstellung der Weichtheile und Septen einer rugosen Koralle. Skelett schwarz, Weichtheile grau.

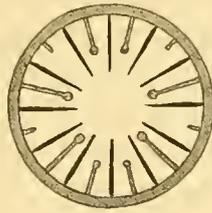


Fig. 21.

Schematische Darstellung der Weichtheile und Septen von *Balanophyllia*.

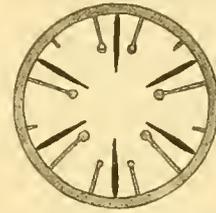


Fig. 22.

Schematische Darstellung der Weichtheile und Septen von *Caryophyllia*. Alle drei Figuren im gleichen Stadium von 12 Parietes.

zweitältesten zu liegen kommen. Die Anordnung ist auf den Figuren 20—22 dargestellt, und sind dort die Parietes des zweiten Stadiums am längsten, die des dritten kürzer und die des vierten ganz kurz angegeben. — Denkt man sich nun die Septen der *Rugosen* immer in den Zwischenräumen zweier Parietes und in der gleichen Reihenfolge wie diese angelegt, so bekommen wir für das zweite Stadium vier Septen für das dritte acht und für das vierte zwölf (vgl. Fig. 20, wo solche nach der Reihenfolge ihres Auftretens länger oder kürzer eingetragen sind), und ihre Stellung entspricht genau dem KUNTH'schen Gesetz³⁸⁾. Desshalb scheint der Schluss sehr nahe liegend, dass die Anordnung der Parietes bei den *Rugosen* in den jüngeren Stadien die gleiche gewesen sei wie bei den *Madreporariern* und sich beide wohl auf eine Grundform zurückführen lassen, deren Parietes und Septa paarweise nach einander auftreten. Die *Rugosen* hätten dann diesen Modus beibehalten, während bei den *Madreporariern* in dem Stadium mit zwölf Parietes auf einmal zwölf Septen gleichzeitig aufgetreten sind (vgl. Fig. 21). Wahrscheinlich sind daraus erst sekundär die Formen abzuleiten (*Caryophyllia*), bei denen die zwölf ersten Septen auf zwei Cyklen von sechs und sechs sich vertheilen).

38) Auf diese Uebereinstimmung hat schon FRECH aufmerksam gemacht Litt.-Nr. 4.

Nach dieser Auseinandersetzung können wir wohl *Rugosen* und *Madrepোরার* (wenigstens soweit es das Skelett betrifft) als zusammengehörende „Steinkorallen“³⁹⁾ ansehen und kommen nun daran, zu überlegen, wie die erste Skelettanlage zu Stande gekommen sein mag. Einen Fingerzeig geben unter den *Anthozoen* einige *Actinien* und *Zoanthiden*, einige niedere *Alcyonarien*, die *Gorgoniden* und *Antipathiden* und von weiteren Verwandten viele *Hydroiden*⁴⁰⁾. Bei diesen finden wir theils basale, theils laterale Ausscheidungen, die wie bei den *Madreporen* dem Ektoderm entstammen und wie dort zusammenhängende Lagen bilden. Allerdings sind sie ihrer chemischen Beschaffenheit nach meist von den Skeletten der Steinkorallen verschieden, weil sie mehr Hornsubstanz als Kalk enthalten, doch fällt dieser Unterschied nicht so sehr in's Gewicht, da der Kalkgehalt überhaupt variabel ist und ausserdem Fälle vorkommen, wo die Kalkausscheidung, ähnlich wie bei den Steinkorallen, überwiegt. Es ist hier an die Achsen von *Isis* und Verwandten zu erinnern, bei denen ja dasselbe Epithel an dicht neben einander liegenden Stellen Horn und Kalk producirt (Litt.-Nr. 8 und 16). Sehen wir von den durch die Eigenthümlichkeit der Koloniebildung entstandenen Achsenskelette der Gorgonien und Antipatharien ab und erinnern uns der einfachsten Skelette der Steinkorallen, wie sie in einigen paläozoischen und Jugendformen vorliegen, so werden wir mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen können: das ursprüngliche Skelett der Steinkorallen bestand aus einer lamellären Abscheidung von Kalk durch das Ektoderm: Basis und Epithel, die eine schützende Hülle um den Einzelpolypen bildeten, in welche dieser sich bei Gefahr mehr oder weniger weit zurückziehen, oder wenigstens die Tentakel einschlagen konnte. Diese Annahme ist auch von physiologischem Standpunkt zu begründen, denn die Tendenz des Ektoderm, Skelettsubstanz auszuschcheiden, ist vorhanden, die dünnste Lamelle um das Pallium giebt schon einen gewissen Schutz und die Verdickung durch weitere Ausscheidung macht die erste Anlage für ihre Funktion tauglicher. Grössere Schwierigkeiten bietet eine Erklärung der Entstehung der Septen. Für diese haben wir bei verwandten Formen nichts Analoges, vielleicht die sogenannten Pseudosepten der Helioporiden ausgenommen, welche aber wahrscheinlich als eigenartige Bildungen aufzufassen sind. Wir müssen deshalb auf die Larven zurückgreifen, und bei ihnen finden wir an den Stellen, wo später die Septen auftreten, eigenthümliche Wülste von grösseren, hellen Zellen, die dem Entoderm angehören und in ihre Struktur an die Stützzellen der Hydroidententakel erinnern. Solche Wülste sind beschrieben von *Asteroides* (Litt.-Nr. 15), *Euphyllia* (Litt.-Nr. 5), wurden von mir

39) Die Einschiebung neuer Parietes hat wohl entsprechend der Anlage neuer Septen stattgefunden und dürfte also in den späteren Studien bei *Rugosen* und *Madreporen* abweichen. Mir scheint aber diese Abweichung für unsere Frage von geringer Bedeutung, da schon vor ihrem Eintritt die Skelettanlage mit den Septen vorhanden war und diese also beiden Abtheilungen gemeinsam ist.

40) Bei *Adamsia* scheidet das Fussblatt eine Hornschicht ab, ebenso bei *Gephyra* und *Gerardia*. Vom Pallium ausgeschiedene Hornskelette besitzen *Cornularia* und *Telesto* in hoher Entwicklung (Litt.-Nr. 9 und 16) mehrere Clavularen. Ein eigenthümlicher Wechsel von Kalk- und Hornausscheidung bei *Isis* ist beschrieben und abgeb. Morph. Jahrb. Bd. 4. p. 126.

bei *Balanophyllia* und *Caryophyllia* beobachtet⁴¹⁾ und kommen in ähnlicher Lage auch bei Hydroiden vor (*Coryne* und *Tubularia* (Litt.-Nr. 14), vielleicht sind auch die Längswülste von *Scyphystoma* ähnliche Bildungen. Diese Wülste (Fig. 23) haben, wie sich aus ihrem Bau und aus ihrer Anordnung folgern lässt, die Funktionen von elastischen Stützorganen. Durch ihre Lage zwischen je zwei mit Längsmuskeln versehenen Parietes sind sie sehr geeignet, nach einer Kontraktion der Larve durch Verkürzung der Muskelfibrillen die Ausdehnung zu befördern, sie können aber auch schon eine geringe Einziehung des oralen Polypentheils mit den Tentakeln in den hinteren Theil ermöglichen. Bei der festgesetzten Larve wird diese stützende Funktion der „Entodermwülste“ erhöht, wenn in sie die durch den Abscheidungsprocess des Kalks schon bedingten Höckerchen⁴²⁾ hineinragen und deren Nutzen wächst, je mehr sie sich ausbilden. Sie werden desshalb mehr als die übrige Innenfläche des Hüllskeletts (Basis und Epithek) wachsen und dadurch auf jener Leisten bilden, die wir als Anfänge der Septen bezeichnen können. Mit der weiteren Entwicklung der Septen, die natürlich von einer entsprechenden Einfaltung des Ektoderms begleitet ist, tritt ihr Werth als Schutzorgan für die zurückgezogenen Weichtheile mehr in den Vordergrund und die Entodermwülste bilden sich nunmehr zurück. Ich glaube, durch diese Betrachtung wird genügend erklärt, wie die ersten Anfänge der Septen als Rauigkeiten, die den Entodermwülsten zur Stütze dienten, auftreten konnten und wie die, in ihrer Entwicklung vorausschreitenden Septen diese nach und nach verdrängten. Wir haben also in den Wülsten ein physiologisch verständliches, phylogenetisches Vorstadium der Septen.

Sind die Septen einmal in ihrer Anlage vorhanden, so wird man ohne grosse Schwierigkeit verstehen können, wie ihre verschiedene Bildung, die oben kurz geschildert wurde, sich herleiten lässt. Auf einer sehr tiefen Stufe werden sie einfach als Höckerchen der Basis und Epithek vorhanden sein, die eventuell zu längeren Fortsätzen auswachsen können. In diesem Stadium befinden sich die Septen von *Favosites*, und wäre es wohl möglich, dass dort auch die Entodermwülste noch bestanden haben. Ob die kammförmigen und durchbrochenen Septen direkt auf diesen einfachen Zustand zurückzuführen oder sekundär aus plattenförmigen Septen entstanden sind, wird sich wohl nur durch Studium der einzelnen Fälle entscheiden lassen. Im anderen Fall können jene Höckerchen durch weitere Ablagerungen in

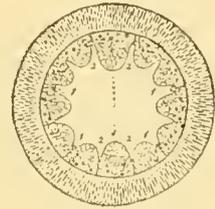


Fig. 23.

Balanophyllia. Querschnitt einer Larve mit 8 Parietes und 12 Entodermwülsten in der Nähe des aboralen Endes. Die Zahlen bezeichnen die Stellen der Parietes, von denen nur noch Spuren zu sehen sind.

⁴¹⁾ Auch bei anderen Anthozoenlarven kommt Aehnliches vor. Man vergleiche die Abbildung VAN BENEDEEN'S von der SEMPER'schen Larve (Litt.-Nr. 2).

⁴²⁾ Die „Höckerchen“ sind sehr gewöhnlich bei allen krystallinischen Kalkabscheidungen aus Zellen, scheinen also in deren Wesen bedingt zu sein, so dass man für ihre Entstehung in unserem Fall nicht besondere Anpassungen voranzusetzen braucht.

ihren Zwischenräumen sich in leistenartige Vorsprünge umwandeln, wie sie sich noch jetzt an den Jugendskeletten von *Madrepora* darstellen, sich aber auch bei erwachsenen Formen finden, z. B. bei *Amplexus*, wo sie dem vorgeschrittenen Längswachstum der Keleche entsprechend, sehr einfache, niedrige Leisten auf der Innenseite der Epithek geworden sind. Bei vielen Korallen, die wegen der Ausdehnung der Keleche, des Standorts etc., eine grössere Festigkeit des Skelettes erheischen, werden Epithek und Septen bedeutend durch sekundäre Auflagen verdickt, wie dies z. B. bei vielen Arten von *Flabellum*, *Clissophyllum* etc. (siehe dort) der Fall ist. Derselbe Effekt, welcher sich aus der Verdickung für die Festigkeit des Skelettes ergibt, kann aber auch auf eine andere Weise erreicht werden. Wenn sich nämlich die kleinen Höckerehen auf den Septalflächen (vgl. Fig. 6 und 7) vergrössern und mit einander zu Synapticula verschmelzen, so geben diese den Septen eine bedeutende Widerstandskraft. Letztere wird noch erhöht, wenn die Synaptikel in der Peripherie dichter gestellt sind und dort dann eine poröse oder dichte Mauer bilden. Sobald die Mauer, die wegen ihrer viel günstigeren Lage viel schneller wachsen und sich verdicken kann, einmal vorhanden ist, fällt die Bedeutung der Epithek als Stützskelett weg, und sie bleibt nur noch als schützende Bedeckung nach aussen, die darum weniger dick zu sein braucht, bestehen. So ist es bei *Fascicularia* (Taf.-Fig. 5), *Calostylis*, *Asteroides*⁴³⁾, *Balanophyllia* etc. In vielen Fällen, besonders bei den Korallen, deren Stöcke aus sehr vielen Einzelkelechen zusammengesetzt sind, wird die Epithek an diesen vollständig rückgebildet und bleibt dann nur noch als Abgrenzung der Stöcke nach aussen bestehen (vgl. oben „Epithek“⁴⁴⁾).

Die Einschiebung der neuen Septen wurde schon oben beschrieben, hier möge nur noch bemerkt werden, dass die der späteren Cyklen nicht direkt von der Basis in die Höhe wachsen, sondern von der Mauer ihren Ausgang nehmen. Es ist dies eine Eigenthümlichkeit, die einen gewissen Gegensatz zwischen den primären und sekundären Septen erkennen lässt und vielleicht darauf hindeutet, dass die primären Septen ursprünglich von der Epithek aus gebildet werden oder dass diese nicht immer scharf von der Basis abgesetzt war. Es finden sich für diese Anschauung Andeutungen bei den Rugosen, die aber hier nicht weiter ausgeführt werden können.

Die Phylogenese der Dissepimente und Tabulae ist nach dem oben über deren Anatomie und Ontogenese Mitgetheilten nicht schwer zu verstehen. Giebt es ja ganz ähnlich entstehende Böden auch bei *Tubipora* (Litt.-Nr. 26) und Faltenbildungen, sowie Verschmelzung vorher getrennter Theile sind bei den Korallen etwas sehr Häufiges.

Eine Entstehung der verschiedenen Stockformen, wie sie oben kurz erwähnt

43) Die so entstandene Mauer würde also eine Pseudotheka sein, wie wir sie bei *Asteroides* und *Balanophyllia* nachgewiesen haben. Ob die ächte Theka, wie sie bei *Caryophyllia* auftritt, phylogenetisch mit den Septen gleichalterig ist, dürfte sich wohl erst nach der Untersuchung mehrerer Formen auf ihre Skelettanlage hin entscheiden lassen und scheint mir vor der Hand die Annahme, dass sich die Eutheka auf eine Pseudotheka zurückführen lassen werde, deren Anlage nur in der embryologischen Entwicklung zurückgeschoben wurde, wahrscheinlich. Dafür würden auch die paläontologischen Befunde sprechen.

wurden, lässt sich im Allgemeinen aus dem Gegebenen wohl verstehen, die Verfolgung der Einzelheiten, die Bildung von Cönosark und Cöenchym, die Ableitung der vielerlei Gestalten der Stöcke ist nur bei einer eingehenden Betrachtung der systematischen Gruppen, von der hier abgesehen werden muss, möglich.

Darmstadt, den 1. December 1895.

Litteratur-Verzeichniss.

1. BOURNE, G. C., On the postembryonic development of *Fungia*. Scientific Transactions of the R. Dublin Society 1893. Mit 4 Tafeln.
 2. VAN BENEDEK, E., Les Anthozoaires pélagiques. 1. Une larve voisine de la larve de *Semper*. Extr. d. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. XXX, 1890. Mit 1 Tafel.
 3. FOWLER, C. H., The Anatomy of *Madreporaria* I. III. V. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XXV—XXX. Mit Tafeln.
 4. FRECH, F., Ueber das Kalkgerüst der Tetrakorallen. Zeitschr. d. deutsch. geolog. Gesellsch. 1885. Mit Holzschnitten und 1 Tafel.
 5. HADDON, A. C., The newly-hatched Larve of *Euphyllia*. Scient. Proceedings of the R. Dublin Society. Vol. 7. 1890. Mit 1. Tafel.
 6. v. KOCH, G., Kleinere Mittheilungen über Korallen. Morph. Jahrb. versch. Bände.
 7. — Bemerkungen über das Skelett der Korallen. Morph. Jahrb. V. Mit 1 Tafel.
 8. — Anatomie von *Isis neapolitana*. Morph. Jahrb. IV. Mit 1 Tafel.
 9. — Anatomie von *Clavularia prolifera*. Morph. Jahrb. VII. Mit 2 Tafeln.
 10. — Ueber *Flabellum*. Morph. Jahrb. XIV. Mit 1 Tafel.
 11. — Skelett und Weichtheile der Madreporen. Morph. Jahrb. XII. Mit 1. Tafel.
 12. — Mittheilungen über die Struktur von *Pholidophyllum Lovéni*. Palaeontographica XXVIII. III F. IV. 1881. Mit 1 Tafel.
 13. — Die ungeschlechtliche Vermehrung Theilung und Knospung einiger paläozoischen Korallen. Paläontogr. XXIX. III. F. V. 1883. Mit 3 Tafeln.
 14. — *Coryna* und *Tubularia*. Jenaische Zeitschr. f. Nat. 10. 1874.
 15. — Entwicklung des Kalkskeletts von *Asteroides calycularis*. Mittheilungen d. Zoologischen Station. Bd. III.
 16. — Monographie der Gorgoniden. Zool. Station Neapel 1887.
 17. — Ungeschlechtliche Vermehrung von *Madrepora*. Verhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft in Nürnberg 1893.
 18. LINDSTRÖM, G., Om de Palaeozoiska Formationernas operkelbårande Koraller. Bihang till K. Svenska vet. akad. handlingar. B. 7. No. 4, 1882. Mit 9 Tafeln.
 19. — Die Gattung *Prisciturben* KUNTH. Bih. 1. K. V. B. 15. Mit 2 Tafeln.
 20. — Contributions to the Actinology of the Atlantic Ocean. Royal Swedish Academy of science 1877.
 21. ORTMANN, A., Morphologie des Skeletts der Steinkorallen in Beziehung zur Koloniebildung. Zeitschr. f. wissen. Zool. I. 1—2. 1890. Mit 1 Tafel.
 22. — Beobachtungen an Steinkorallen von der Südküste Ceylons. Zoolog. Jahrbücher. IV. Bd. Mit 10 Tafeln.
 23. PRATZ, E., Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen einiger Korallengattungen mit hauptsächlichlicher Berücksichtigung ihrer Septalstruktur. Paläontographica XXXI. III F. V. 1882. Mit 1 Tafel.
-

Tafel-Erklärung.

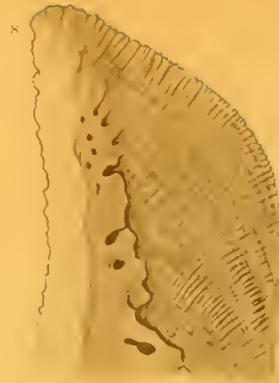
- Fig. 1. *Caryophyllia cyathus*. Längsschliff durch die Achse eines Exemplars von ca. 2 cm Höhe. Gezeichnet ist der mittlere Theil der Basis und deren Uebergang in den aboralen Theil der Columella. Durchfallendes Licht. Vergrößerung 100×1 . Man sieht den dunkleren Primärstreifen und die sekundäre Verdickungsmasse.
- Fig. 2. *Flabellum anthophyllites*. Querschliff durch ein frisches noch mit Weichtheilen welche aber in der Zeichnung weggelassen sind versehenes Exemplar. Durchfallendes Licht. Vergrößerung 50×1 . Die Primärstreifen von Epithek und Septen sind deutlich, ebenso ist die Struktur des Stereoplasma zu erkennen.
- Fig. 3. *Clissophyllum Hisingeri*. Kleiner Theil eines Querschliffes bei durchfallendem Licht. Vergrößerung 20×1 . Die primäre Epithek, die Primärstreifen der Septen und die späteren Verdickungsschichten sind gut zu unterscheiden. Die Ausfüllungssubstanz ist weggelassen.
- Fig. 4. *Lithostrotion irregulare*. Theil eines Querschliffes bei durchfallendem Licht. Die erste Anlage von Epithek und Septen erscheint heller, die aufgelagerten Schichten dunkler. Vergrößerung 30×1 .
- Fig. 5. *Fascicularia caespitosa*. Theil eines Querschliffes bei durchfallendem Licht. Vergrößerung 30×1 . Die Septen sind durch Stereoplasma sekundär mit einander verbunden, so dass eine Theka gebildet wird, ihre peripheren Enden (Rippen) gehen in die Epithek über.
- Fig. 6. *Goniopora molluccensis*. Skelett eines kleinen Polypen, von dem die vordere Hälfte weggebrochen ist, so dass man zwei einander gegenüberliegende Septen erster Ordnung von der Fläche anschaut. In der Mitte ist die Umschmelzung zu einer Pseudocolumella zu erkennen. Auffallendes Licht. Vergrößerung 30×1 .
- Fig. 7. *Alveopora retusa*. Ein ähnliches Präparat wie das vorige bei gleicher Vergrößerung. Man erkennt deutlich die Septaldornen und ihre Verschmelzung in den aboralen Theilen, sowie die Poren der Mauer.
- Fig. 8. *Dendrophyllia ramea*. Flächenansicht eines grossen Septum mit daneben stehendem Septum letzter Ordnung, welches Durchbohrungen zeigt. Beleuchtung durch schief auffallendes Licht. Die Erhöhungen der Fläche geben die innere Struktur wieder. Vergrößerung 30×1 .
- Fig. 9. *Caryophyllia cyathus*. Theil vom oralen Septenrand von beiden Seiten her dünn geschliffen, bei durchfallendem Licht gezeichnet. Man erkennt die krystallinische Struktur und die abwechselnd helleren und dunkleren Schichten Anwachsstreifen. Vergrößerung 100×1 .
- Fig. 10. *Mussa?* älteres Präparat ohne Angabe des Species. Aehnliches Präparat wie Fig. 9 in der gleichen Stellung und bei gleicher Vergrößerung. Die „Trabekeln“ erscheinen individualisirt.
- Fig. 11. *Siderastraea sidera*. Querschnitt eines Kelches. Man erkennt „trabekuläre“ Individualisierung ähnlich wie bei *Mussa*. Vergrößerung 75fach. Durchfallendes Licht.
- Fig. 12. *Pocillopora? Batavia*. Schliff quer durch ein eben angelegtes Dissepiment, das mit einem älteren in Zusammenhang steht, mit den Weichtheilen. Letztere zeigen auf der oralen Seite deutlich die Entodermzellen und an einzelnen Stellen die Kalikoblasten *eb*. Auf der aboralen Fläche ist in der organischen Substanz eine Struktur nicht mehr zu erkennen. Das Dissepiment aus einzelnen krystallinischen Sphäroiden zusammengesetzt, die oft durch sekundäre Risse deutlich begrenzt sind. Durchfallendes Licht.
- Fig. 13. *Caryophyllia cyathus*. Ein Septum des ersten Cyklus von der Seite mit dem davon abgezweigten Pahu und und zwei Stäbchen der Columella. Auffallendes Licht. Vergrößerung 30×1 . Das ganze Skelett hatte 4 mm Durchmesser bei 5 mm Höhe und besass 48 Septen.
- Fig. 14. *Flabellum spinosum*. Von der breiten Seite gesehen bei auffallendem Licht 8×1 . An der einen Schmalseite, die nur zum Theil dargestellt ist, befinden sich drei röhrenförmige Ausläufer.
- Fig. 15. Dasselbe Exemplar von der Oralfäche aus gesehen, bei gleicher Vergrößerung, dieselben Fortsätze.
- Fig. 16. Ansicht wie Fig. 15, aber die andere Schmalseite mit der Anlage eines Ausläufers, deren Ränder noch nicht vereinigt sind.
- Fig. 17. *Cylicia Smithii*. Rand eines älteren Polypen mit „Stolonensohle“ und Knospe, die deutlich mehrere Mauern zeigt, welche aus Synaptikeln gebildet sind. Auffallendes Licht.
- Fig. 18. *Galaxea Lapeyrana*. Theil eines Querschliffes durch ein Exemplar mit Weichtheilen. Links von dem grössten Septum sind junge exocoel Septen, rechts ist an deren Stelle eine ächte Theka im Sinne ORTMANN's und Anderer. Eine Paries ist abgerissen. Die Weichtheile sind wegen des kleinen Maassstabes etwas in der Ausführung schematisirt und histologische Details weggelassen.
- Fig. 19. *Asteroides calycularis*. Ansicht von einem Theil eines Kelches, dessen Rand sich zur Bildung einer Knospe ausgezogen hat. Die Weichtheile der Knospe waren schon fertig ausgebildet. Vergrößerung 20×1 . Auffallendes Licht.
- Fig. 20. *Asteroides calycularis*. Ansicht eines ähnlichen Kelches mit weiter ausgebildetem Knospenskelett.
- Fig. 21. *Caryophyllia cyathus*. Schliff durch die Achse des aboralen Theiles eines grossen, einem Tonkrug aufsitzenden Exemplars. Die massenhafte, geschichtete Ablagerung von neuer Skelettsubstanz auf der Aussenfläche der Theka ist deutlich. Vergrößerung 14×1 . Durchfallendes Licht.



1



6



5



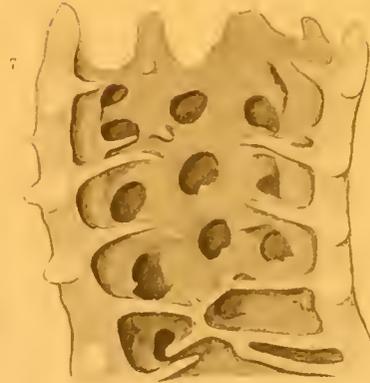
13



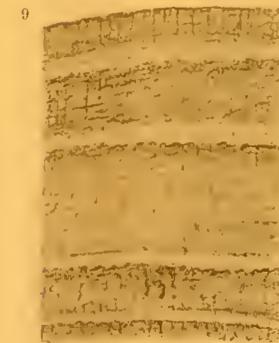
18



2



7



9



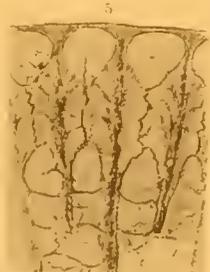
14



19



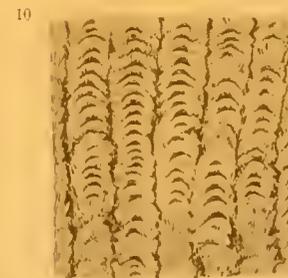
3



5



11



10



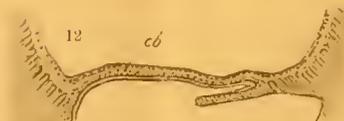
16



20



4

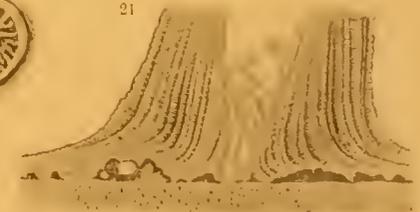


12

cb



17



21

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur](#)

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Koch Gottlieb von

Artikel/Article: [Das Skelett der Steinkorallen. Eine morphologische Studie 249-276](#)