(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Untersuchungen über die Bildung des Achsenskelettes einiger Gorgonaceen.

Von

Dr. Hans Neumann.

Mit 19 Figuren im Text.

Einleitung.

Eins der interessantesten Kapitel aus der Anatomie der Gorgonaceen ist die Frage nach der Struktur und der Herkunft der Achse. Hauptsächlich versuchte G. v. Koch, dieses Problem durch eine Reihe von Untersuchungen zu lösen. Seine Theorie, nach der die Holaxonierachse das Ausscheidungsprodukt eines ektodermalen Achsenepithels darstellen soll, wurde allgemein akzeptiert. Nur Studer und seine Schüler traten der v. Kochschen Auffassung entgegen. Die Einwände Studers und Schneiders sind so wesentlich, daß es sehr wünschenswert erschien, die Verhältnisse eingehend zu prüfen, um womöglich die noch immer strittige Frage zu entscheiden. Die vorliegenden Untersuchungen gewinnen um so mehr an Bedeutung, als G. v. Koch auf Grund seiner Theorie im System die **Scleraxonier** streng von den **Holaxoniern** schied. In liebenswürdiger Weise stellte mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Dr. W. Kükenthal, eine Anzahl von Arten echter Holaxonier zur Verfügung, die sich dadurch auszeichneten, daß ihre hornigen Achsen dem Mikrotommesser keinen erheblichen Widerstand entgegensetzten. So wurde mir die Bearbeitung der Frage möglich gemacht. Ich untersuchte eine größere Anzahl von Holaxoniern, von denen ich hier nur zwei Plexauriden und vier Gorgoniden näher behandelt habe. Meine Untersuchungen an diesen sechs Arten genügen schon, um die v. Kochsche Theorie als unhaltbar hinzustellen und eine mesodermale Entstehung der Holaxonierachse nachzuweisen. Eine umfassendere Arbeit über die Achsen anderer Arten, bei denen die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, behalte ich mir vor.

Material und Technik.

Das mir vorliegende reiche Material wurde von den Herren Professor Dr. Kükenthal und Dr. Hartmeyer auf ihrer Forschungsreise nach Westindien (1907/8) gesammelt. Die ausgezeichnete Konservierung gestattete eine eingehende anatomische Untersuchung. *Lophogorgia alba* und *Lophogorgia* sp., die in Neufundland gesammelt waren, wurden von Herrn Dr. Hentschel in Hambung Herrn Professor Dr. Kükenthal zur Bearbeitung übersandt. Leider waren die beiden letztgenannten Arten weniger gut konserviert.

Es gibt nur wenige Arbeiten, die sich eingehender mit dem Bau und der Bildung der Holaxonierachsen beschäftigen. Der Grund ist darin zu suchen, daß im allgemeinen die Hornsubstanz der Achsen dem Mikrotommesser außerordentlich widersteht. Darum wandte v. Koch eine Versteinerungsmethode an, um durch Dünnschliffe brauchbare Präparate zu erhalten. Die Anfertigung solcher Schliffe ist sehr zeitraubend. Doch die Methode hat auch noch den Nachteil, daß die Präparate feinere Strukturen nicht deutlich erkennen lassen, da die Objekte durch die langwierige, komplizierte Behandlung naturgemäß leiden. Darum gehe ich auf diese Methode nicht ausführlicher ein und verweise nur auf Röses kleine Abhandlung „Ueber die v. Kochsche Versteinerungsmethode", in der auch die Geschichte der Methode behandelt ist (Anat. Anz., Jahrg. VII, 1892, No. 16 u. 17). Da mir ein reiches Material zur Verfügung stand, wählte ich zum Schneiden nur solche Arten, deren Zweige sich ganz besonders durch Biegsamkeit auszeichneten, so daß ich die Versteinerungsmethode entbehren konnte. Die Spitzen lassen sich am leichtesten schneiden, weil in ihnen die Achse zum größten Teil aus dem weichen, breiten Zentralstrang besteht, den nur eine dünne Schicht von hartem Horn umschließt. Als Entkalkungsflüssigkeit bewährte sich außerordentlich eine Lösung, die sich aus 100 Teilen 70-proz. Alkohol, 3 Teilen konz. Salpetersäure und 2 Teilen konz. wässerigem Phloroglucin zusammensetzt (Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik, p. 275, Haugsche Flüssigkeit). In dieser Lösung blieben die Objekte 24—30 Stunden, je nach ihrer Größe. Es gelang, meistens Schnitte von 10 μ Dicke zu erhalten. Allerdings muß man sehr sorgfältig beim Einbetten verfahren; sonst springt beim Schneiden das harte Horn aus dem weichen Gewebe heraus. Sehr empfehlenswert ist, als Intermedium Chloroform zu benutzen.

Aus dem absoluten Alkohol wurden die Objekte in Zedernholzöl gebracht, wo sie etwa 20 Minuten blieben. Aus dem Zedernholzöl führte ich sie in ein Gemisch von Paraffin und Chloroform über. Bleiben sie länger als 30 Minuten in diesem Gemisch, so werden sie meistens spröde. Im reinen Paraffin ließ ich sie 2—3 Stunden. Doch ist das Paraffin mindestens dreimal zu wechseln. Bei der Schnittfärbung erzielte ich gute Resultate mit allen von mir angewandten Lösungen. Nur die Freebornsche ist nicht besonders zu empfehlen, da das Horn zu dunkel erscheint. Eine besonders schöne Färbung erhält man, wenn man mit Thionin vorfärbt und mit Eosin nachfärbt. Färbt man mit van Gieson oder mit Hämatoxylin-Eosin oder Safranin, so nimmt das Horn eine leuchtend gelbe bzw. rote Farbe an.

Historischer Ueberblick.

Erst im 19. Jahrhundert stellten sich die Zoologen die Frage, aus welchem Keimblatt das Korallenachsenskelett entstehe. Besonders waren es Ehrenberg und Milne-Edwards, die das Achsenskelett für eine Ausscheidung des Ektoderms hielten. Ihre Ansicht war vorläufig nichts weiter als eine Hypothese, denn bis 1864 lagen keine Untersuchungen über die Entwickelung der Hartgebilde der Polypen vor. Hauptsächlich aus einer Vergleichung mit verwandt erscheinenden Hartgebilden (Molluskenschalen, Gehäuse der Hydroidpolypen, Byssus) kam man zu dem erwähnten Resultat. Da entzog Lacaze-Duthiers der Hypothese den realen Boden, indem er den Beweis führte, daß die Achse von *Corallium rubrum* keine Ektodermausscheidung sei, sondern vielmehr einer Verkalkung der inneren Lagen des Cönenchyms ihren Ursprung verdankt. Die im Mesoderm entstandenen Spicula verschmelzen zur Achse. Lacaze-Duthiers' Arbeiten wurden von Kölliker wesentlich ergänzt. Denn was Lacaze-Duthiers an *Corallium rubrum* nachgewiesen hatte, fand Kölliker an *Mopsea, Melithaea, Sclerogorgia suberosa* u. a. bestätigt. Er konstatiert eine ganz ununterbrochene Reihe von einfachem, weichem, gleichartigem Cönenchym an bis zu solchem mit scharf begrenzter Achse. Auch die einfach lamellösen, hornigen und verkalkten Achsen der Gorgoniden und Pennatuliden faßt er als Ablagerungen des Cönenchyms auf. Kölliker sieht einen engen Zusammenhang zwischen Cönenchym und Achse, weil die Achsen im Innern, „wenn auch nur zufällig", Kalkkörper einschließen. Gegen die herrschende Ehren-

berg-Milne-Edwardssche Theorie nimmt Kölliker auch deshalb Stellung, weil er ein das Cönenchym gegen die Achse abgrenzendes Epithel vermißt. Kölliker vertritt die Ansicht, daß die Längsgefäße das Material liefern, aus dem die Achse sich bilden soll. Ohne näher auf die Begründung dieser Annahme einzugehen, die nach den neuesten Untersuchungen von Kükenthal durchaus berechtigt ist, fügt Kölliker nur noch hinzu, daß die Bildung einer homogenen Gorgoniden- und Pennatulidenachse im Großen das wiederhole, was ein spindelförmiger Kalkkörper im Kleinen zeige. Die 7—11 mm langen Nadeln von *Pteroeides* unterscheiden sich von der kleinen spindelförmigen Achse von *Cavernularia pusilla* nicht so sehr, wie es auf den ersten Blick das Aussehen habe. — 1873 stellt Studer in seiner Arbeit über *Gorgonia Bertholoni* (Berner Mitteilungen, 1873/74) fest, daß die Kalkspicula in die Bildung der Achse eingehen. Trotz der erwähnten Befunde von Lacaze-Duthiers, Kölliker und Studer versucht nun G. v. Koch, in einer Reihe von Arbeiten den Beweis zu erbringen, daß die Achsen von zahlreichen Gorgoniden ektodermalen Ursprunges seien. Da v. Kochs Arbeiten für das Korallenachsenproblem ganz besonders wichtig sind, fanden die von ihm vertretenen Ansichten bis in die neueste Zeit hinein in allen Hand- und Lehrbüchern Aufnahme. In den 1877 veröffentlichten Untersuchungen über *Gorgonia verrucosa* (Morph. Jahrb., 1878 Bd. IV, 2) erscheint v. Koch der Nachweis eines die Achse rings umschließenden Epithels besonders wichtig. Allein aus dem Vorhandensein dieses „Achsenepithels" glaubt v. Koch schon schließen zu dürfen, daß die Achse ein Ausscheidungsprodukt dieses Epithels sei. 1882 behandelt er die Entwickelung von *Gorgonia verrucosa*, hauptsächlich um das 1878 nachgewiesene Achsenepithel ontogenetisch abzuleiten und die Achse als dessen Ausscheidungsprodukt darzustellen. Doch es gelang ihm nicht vollständig, wie er selbst hervorhebt, die Entwickelung der *Gorgonia verrucosa* aufzuhellen. Er beobachtet die Achsenanlage an einem schon mit 8 Tentakeln versehenen Polypen. Das Hornskelett erscheint in diesem Stadium „in Form eines unendlich dünnen Blättchens, welches später etwas stärker wird und bald eine kleine Erhebung, den Anfang der späteren Achse zeigt". Studer hebt mit Recht hervor, daß aus der ganzen Darstellung nicht hervorgeht, ob und in welcher Weise dieses direkt beobachtet wurde. Schließlich kommt v. Koch zu dem Schlusse, daß die bisher unter dem Namen Gorgoniden zusammengefaßten Gattungen zwei ganz heterogenen Gruppen angehören, den Pseud-

axoniern mit einem aus Kalkkörpern verschmolzenen Skelett und den Holaxoniern mit einer ektodermalen Hornachse. Auch in den „Gorgoniden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte" trennt v. Koch die Pseudaxonier scharf von den echten Gorgoniden (Axifera). Er stellt die Gorgonaceen den Pennatulaceen gleich. Ihre nächsten Verwandten seien in der Nähe von *Rhizoxenia* zu suchen. Indem er den baumförmigen Habitus der Pseudaxonier nur als Analogie zu den Gorgoniden auffaßt, ordnet er die Pseudaxonier den Alcyonaceen unter. Ein Achsenepithel beschreibt er bei *Gorgonella sarmentosa*, *Muricea chamaeleon*, *Bebryce mollis* Philippi, *Gorgonia Cavolinii*, *Primnoa Ellisi* und *Isis elongata*. Bei *Gorgonia Cavolinii* schildert v. Koch, in welcher Weise die Achse emporwächst. „Wenn der junge Polyp und gleichzeitig die Achse in die Länge wächst, so weichen beide mehr oder weniger in der Richtung voneinander ab. Dabei trennt sich auch die Höhlung des Polypen immer mehr von dem die Achse umgebenden Teil des ursprünglichen Hohlraums, und dieser sondert sich bald in mehrere Kanäle; auf diese Weise wird der Stamm des jungen Busches vorbereitet und dem ersten Polypen als selbständiger Teil entgegengestellt." Studer tritt v. Koch besonders in zwei Punkten entgegen. Obwohl auch Studer hervorhebt, daß seine Sektion der Scleraxonier, die im wesentlichen den Pseudaxoniern v. Kochs entspricht, von den zu den Holaxoniern zu rechnenden Formen in vieler Hinsicht abweicht, so läßt er doch die beiden Gruppen als nebengeordnete Unterabteilungen der Gorgonacea bestehen. Ferner steht Studer mit v. Koch insofern in schärfstem Widerspruch, als er die Ableitung der Holaxonierachse von einem „ektodermalen Achsenepithel" entschieden ablehnt. Er weist vielmehr auf den Nachweis Heiders an *Cladocora* hin (Heider, Die Gattung *Cladocora*, Sitzungsberichte der k. k. Akad. der Wissensch., I. Abt., 1881). Nach Heider bringt nämlich das im Mesoderm sich bildende Skelett im frühen Stadium das Ektoderm am Fuße des Polypen zum Schwinden und kittet den Polypen auf der Unterlage fest. An die Stelle der v. Kochschen Theorie setzt nun Studer eine andere Hypothese, nach der die Holaxonier sich aus den Telestiden entwickelt haben sollen. Er vergleicht den Stamm der Gorgonidenkolonie mit dem axialen Polypen von *Telesto*, „an dem die von den acht Mesenterialfalten gebildeten Fächer noch erhalten sind, dessen zentraler Hohlraum aber von einer epithelüberzogenen Achse ausgefüllt wird, die bewirkt, daß die acht Fächer zu ebensoviel Längskanälen

werden. Der Stamm einer solchen Kolonie wäre demnach als axialer Polyp aufzufassen, dessen zentrale Höhlung von unten her, von einer zur Achse sich differenzierenden Mesodermwucherung ausgefüllt wird, einem Gebilde, das sich am besten mit der Columella der Madreporarier vergleichen läßt. Diese Spindel wird natürlich von dem Entoderm des axialen Polypen, das sie vor sich herschiebt, überzogen, und dieses bildet das Achsenepithel." Die Tatsachen nun, die v. Koch in Studers Arbeit vermißt, will Schneider gefunden haben (A. Schneider, Das Achsenskelett der Gorgoniden, Arch. f. Naturgesch., 1905). Schneider untersuchte *Eunicella Cavolinii*, *Eunicella profunda*, *Gorgonella sarmentosa*, *Telesto arborea* und *Isidella elongata*. In manchen Punkten stimmen Schneiders Untersuchungen mit meinen überein, wie ich später zeigen werde. Hier mag nur Schneiders Ansicht über die Achsenbildung von *Eunicella Cavolinii* Platz finden (p. 23): „Wir sehen einen Hohlraum, der mit einer Zellschicht ausgekleidet ist und den Hohlraum des axialen Polypen darstellt. In diesen Hohlraum schiebt sich dann von unten her die sich bildende Achse und wird infolgedessen von dem den Hohlraum auskleidenden Epithel überzogen. Dieses Epithel ist das von v. Koch fälschlich als Ektoderm angesehene Achsenepithel. Von der sich bildenden Achse ist erst der Rindenteil in Form eines unregelmäßigen, mit Ausbuchtungen versehenen Ringes vorhanden. Das Innere ist zum Teil mit einer feinkörnigen homogenen Masse und Spicula ausgefüllt . . ." Die diese Verhältnisse illustrierende Abbildung beweist nicht eindeutig, daß der Kegel die sich bildende junge Achse darstelle. Vielmehr muß aus dem Umriß des Rindenteiles in Form eines unregelmäßigen, mit Ausbuchtungen versehenen Ringes auf einen nicht genau in der Längsrichtung geführten Schnitt geschlossen werden. So ist wohl auch der Hohlraum, der dem axialen Polypen angehören und in den sich die junge Achse einschieben soll, als entodermaler Längskanal aufzufassen. Ein ganz anderes Urteil als Schneider bildet sich Robert Müller. In seiner Arbeit „Ueber die Bildung des Achsenskelettes von *Corallium*" faßt Müller seine Ergebnisse folgendermaßen zusammen: „*Corallium* besitzt ein Achsenepithel entodermaler Herkunft; darin stimmt es mit den Gorgonaceen überein. Das Achsenskelett wird durch Ausscheidung kristallinischer Kalkmassen gebildet, wodurch eine Verkittung der mesodermalen Spicula zustande kommt. Die Vereinigung der letzteren mit dem Achsenskelett findet durch ein Auseinanderweichen der benachbarten Zellen des Achsenepithels

statt, welche sich konsekutiv wieder zusammenschließen." (Mitteilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. XX, Heft 1, 1910.) Die Erklärung Müllers, daß die Spicula sich „durch Auseinanderweichen" des Achsenepithels mit dem ektodermalen Skelett vereinigen, befriedigt nicht, wenn man an die ungeheure Zahl der die Achse zusammensetzenden Spicula denkt. Vielmehr scheint gerade der Nachweis eines Achsenepithels bei *Corallium* darauf hinzuweisen, daß das Achsenepithel mesodermalen Ursprunges ist und seine Existenz durchaus nicht ohne weiteres dazu berechtigt, die Achse als Ausscheidungsprodukt des Epithels aufzufassen. Kinoshitas neuerdings erschienenen Beobachtungen (Journ. of the College of Science, Imperial University of Tokyo, Vol. XXVII, Article 14) über die postembryonale Entwickelung von *Anthoplexaura dimorpha* Kükenthal lassen sich nicht vollständig mit v. Kochs Auffassung über die Koloniebildung der Gorgoniden vereinigen. Denn nach Kinoshita sendet der primäre Polyp „von seiner Basis einige kurze, lappenförmige Stolonen aus, von welchen die sekundären Polypen ausknospen können. Die Skelettachse tritt nicht in die Magenhöhle des primären Polypen, sondern wächst in die Höhe, ganz von demselben unabhängig. Der Stamm der Gorgonidenkolonie also gehört offenbar nicht zum primären Polypen, sondern zum eigentlichen Cönosark, ganz wie bei den Pseudaxoniern". Eine sehr eigentümliche Achse, die in ihrem Bau einen Uebergang von der Scleraxonier- zu der Holaxonierachse darzustellen scheint, beschreibt Kinoshita bei *Keroeides* (On the Keroeididae, a new family of Gorgonacea and some notes on the Suberogorgiidae, Annotationes Zoologicae japonenses, Vol. VII, Part. 4, 1910). Nach seinen Untersuchungen hat das Genus *Keroeides*, das bis dahin zu den Scleraxoniern gerechnet wurde, eine „axis rigid consisting of a central cord and of a cortical layer composed of smooth spicules conglomerated together by a horny matrix; Achsenepithel remaining only at the tip of branches". Infolgedessen stellt Kinoshita eine neue Familie „Keroeididae" auf, die den Gorgonaceen unterzuordnen ist. Da jedoch der mikroskopische Bau der meisten Scleraxonierachsen noch nicht genügend bekannt ist, könnten noch andere Scleraxonier Achsen haben, die der von *Keroeides* ähnlich sind. In diesem Falle würde die scharfe Abgrenzung der Pseudaxonier von den Holaxoniern zu verwerfen sein. Bis jetzt liegt nur eine Arbeit von J. J. Simpson vor, die diesen Gedanken bestätigt (On a new pseudaxonid genus *Dendrogorgia,* Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, Vol. XVIII, No. 1,

1910, p. 62—67). Denn auch *Dendrogorgia,* die Simpson zu der Familie der Suberogorgiidae rechnet, scheint einen Zentralstrang zu haben, der, wie auch Kinoshita hervorhebt, „the same character as that of *Keroeides*“ hat.

Zu meinem Bedauern konnte ich aus Mangel an Material entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen nicht anstellen und mußte mich darum auf vergleichend-anatomische beschränken. Bei der Beschreibung der einzelnen Achsen habe ich die entodermalen Längsgefäße nicht ganz außer acht gelassen, da sie für den die Achse umschließenden Cönenchymteil sehr charakteristisch sind.

Pterogorgia pinnata Dana.

Die Farbe der hornigen Achse von *Pterogorgia pinnata* Dana ist schwarz, ihre Form fast kreisrund, obwohl die Kolonie sehr stark abgeplattet ist. Das basale Ende des Hauptstammes ist sehr hart und wenig biegsam, während der apikale Teil des Hauptstammes und ebenso auch die Seitenzweige äußerst elastisch sind. Die Zunahme der Festigkeit nach dem basalen Ende zu wird nicht nur durch die bedeutendere Dicke des Stammes erklärt, sondern auch durch das Verhalten des Zentralstammes, der im Innern der hornigen Rindenschicht gelegen ist. Am apikalen Ende nämlich besteht die Achse aus dem breiten, weichen Zentralstrang, der nur von einer dünnen Hornschicht umschlossen wird. An den älteren basalen Teilen der Kolonie entsteht durch die dauernde Auflagerung zahlreicher Hornlamellen eine relativ zum Zentralstrang dicke Rindenschicht, durch die die größere Festigkeit der Kolonie an den älteren basalen Teilen bedingt wird. Diese Verhältnisse bringt die folgende Tabelle zum Ausdruck:

Dicke der Rindenschicht		Dicke des Zentralstranges
0,008 mm	an der Spitze	0,075 mm
0,25 „	an einer mehr basalwärts gelegenen Stelle	0,08 „

Da der Zentralstrang beim Schneiden mit dem Mikrotommesser zuweilen aus der Rindenschicht herausspringt, kann man ohne weiteres erkennen, daß seine äußere Wandung einen einheitlichen Hornzylinder darstellt, der sich bei Anwendung der van Giesonschen Färbung ebenso leuchtend gelb färbt wie die Rindenschicht. Von der Wandung des Zylinders aus springen mehr oder minder apikalwärts gewölbte Scheidewände vor, die den Zentralstrang in zahl-

reiche Kammern gliedern. Die Scheidewände liegen bei *Pterogorgia pinnata* DANA in einem Abstand von ca. 0,017 mm bis ca. 0,056 mm. Sie bestehen aus feinen Hornlamellen. Von den Scheidewänden zweigen sich noch zartere Fasern ab, so daß das Innere jeder Kammer von einem äußerst dichten Netzwerk feinster Fäserchen durchzogen wird. Nur bei stärkster Vergrößerung läßt sich erkennen, daß sich auch die feinsten Verästelungen aus Hornsubstanz zusammensetzen. Außer dem feinen Fasernetz scheinen keine anderen Formelemente in den Kammern vorhanden zu sein. Die hornige Rindenschicht legt sich dem Zentralstrang dicht an. Die charakteristische

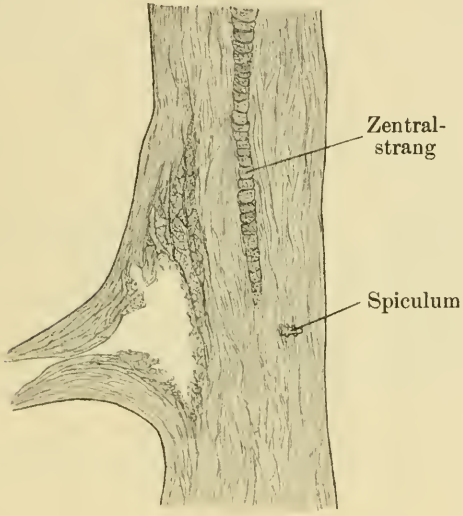

Fig. 1. Längsschnitt durch die Achse von *Pterogorgia pinnata* DANA. 48mal vergr.

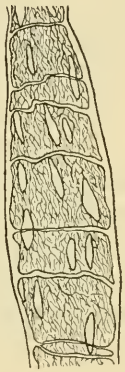

Fig. 2. Von spindelförmigen Löchern durchsetzte Rindenschicht an der Spitze von *Pterogorgia pinnata* DANA. 180mal vergr.

Struktur der aus dicht aneinander gelagerten Hornlamellen bestehenden Rindenschicht ist nicht gleichmäßig, sondern es wechseln dünnere Hornlamellen mit dickeren ab, je nach der Zahl der Hornfasern, die miteinander verschmolzen sind (Fig. 1). Die Rindenschicht ist durchaus lückenlos und auf der ganzen Fläche einheitlich gegen das Cönenchym abgegrenzt. Nur im obersten Abschnitt der Spitzen, wo sie nicht mehr als eine dünne Umhüllung des Zentralstranges darstellt, wird sie von zahlreichen flachen, spindelförmigen Löchern durchbrochen (Fig. 2). Aus dieser Tatsache folgt, daß die Hornsubstanz hier nicht im ganzen Umfang der Achse gleichmäßig ausgeschieden wird, sondern daß sich voneinander getrennte Stränge entwickeln, die nach ihrer Verschmelzung

die erwähnten Lücken zurücklassen. Selbst wenn durch diese Lücken Wasser in den Zentralstrang dringen könnte, so ist doch nicht einzusehen, daß er, wie KÖLLIKER meint, eine physiologische Bedeutung haben soll, weil er „ein an Flüssigkeit reicher und für solche leicht permeabler Teil" zu sein seint. Bemerkenswert ist, daß auf einem etwas dickeren Schnitt ein deutliches Spiculum von derselben Form, wie sie im Cönenchym vorkommen, von Hornlamellen umschlossen, mitten in der Rindenschicht lag (Fig. 1). Doch aus diesem einen, wenn auch immerhin merkwürdigen Befund schon auf die mesodermale Ableitung der Hornschichten zu schließen, scheint mir nicht angängig. Erst wenn sich, wie es tatsächlich bei noch zu beschreibenden Arten der Fall ist, zahlreiche Spicula im Horn beobachten lassen, muß auf die Erklärung dieser zweifellos mesodermalen Einschlüsse näher eingegangen werden. Was die Verzweigung der Achse anbetrifft, so muß hervorgehoben werden, daß der Zentralstrang der Nebenachse mit dem der Hauptachse nicht in Verbindung steht, da er stets durch eine Hornlage (SCHNEIDERS „Demarkationslinie") von dem letzteren abgeschlossen ist. Schon 1786 erkannten ELLIS und SOLANDER nicht nur den Zentralstrang („the pith or medulla"), sondern sie wiesen auch schon besonders bei *Gorgonia ceratophyta* auf die Art seiner Verzweigung hin, ELLIS, History of Zoophytes, p. 79: „In the *Gorgonia* the pith or medulla of the leading branch has no communication in the least with the side branches. The primary branch being surrounded with a horny tube to the extremity and when it is longitudinally dissected we plainly discover the septum, that is, the continued side of the tube, which prevents any communication. The branches here arise on the side of the leading branch, each forming or producing a medulla proper to itself without any communication with the medulla of the primary branch." Trotzdem wurden diese Verhältnisse von den späteren Forschern wenig beachtet, MILNE-EDWARDS erwähnt den Zentralstrang überhaupt nicht. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß der in dem Seitenzweig entstandene Zentralstrang sich um so mehr verbreitet, je näher er dem Zentralstrang der Hauptachse gelegen ist (Fig. 1). Denn es liegt der Schluß nahe, daß der Zentralstrang selbständig in der Mesogloea des Seitenzweiges entsteht, diese allmählich mehr und mehr verdrängt und sich so auf der Hauptachse ankittet. Deshalb scheint die Art der Verzweigung der v. KOCHschen Theorie zu widersprechen. Wenn KINOSHITA im Hinblick auf die beschriebene Art der Verzweigung gleichwohl hervorhebt, daß „the possibility

can not be entirely excluded that there remain somewhere in the mesogloea, undegenerated epithelium fragments which at times may resume secretory activity", so erscheint mir diese Erklärung sehr unwahrscheinlich zu sein, zumal sie bisher durch keine Beobachtung bestätigt ist. Die Ernährungsgefäße sind bei allen Gorgoniden von einer entodermalen Zellschicht ausgekleidet. Meistens liegen acht regelmäßig radiär um die Achse herum. Doch kann man auch nicht selten wie bei *Pterogorgia pinnata* DANA infolge starker Abplattung der Kolonie eine bilaterale oder biradiäre Anordnung beobachten. Zwei Längsgefäße, nämlich das dorsale und ventrale, haben einen großen Durchmesser und sind schon mit bloßem Auge wahrnehmbar. Sie verlaufen parallel zur Achse ohne Unterbrechung bis zur Spitze. Aus ihnen sprossen keine Polypen wie bei den

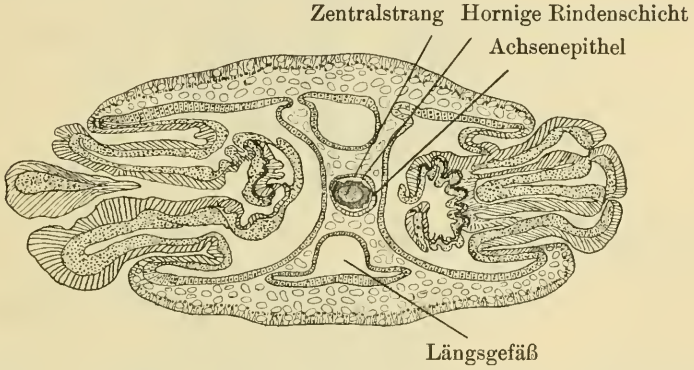

Fig. 3. Querschnitt durch die Spitze von *Pterogorgia pinnata* DANA. 68mal vergr.

lateralen, so daß die dorsale und ventrale Fläche des abgeplatteten Stockes glatt erscheint. Nur auf dem basalen Ende des Hauptstammes sind nicht nur die lateralen Flächen mit Polypen besetzt. Denn es treten auch vereinzelte Polypen auf die dorsale und ventrale Fläche über, da die Basis des Stammes viel weniger abgeplattet ist, als die apikalen Enden. Fig. 3 zeigt, wie die Polypen gegenständig aus den Lateralgefäßen hervorsprossen. Sehr merkwürdig erscheint der Querschnitt durch die obersten Zweigspitzen. Man sieht hier nämlich einen regelmäßigen, fast kreisrunden zentralen Hohlraum, der mit Entodermzellen ausgekleidet ist (Fig. 4 u. 5). In diesen Hohlraum schiebt sich von unten her ein Mesodermkegel ein, in dessen zentralem Teil die Achse liegt. Der Mesodermkegel ist ebenfalls von Entodermzellen begrenzt. Es bilden sich an der Außenwandung des Kegels leistenartige

Vorsprünge, die allmählich immer tiefer in den zentralen Hohlraum hineinwachsen, so das sie schließlich mit dem peripheren

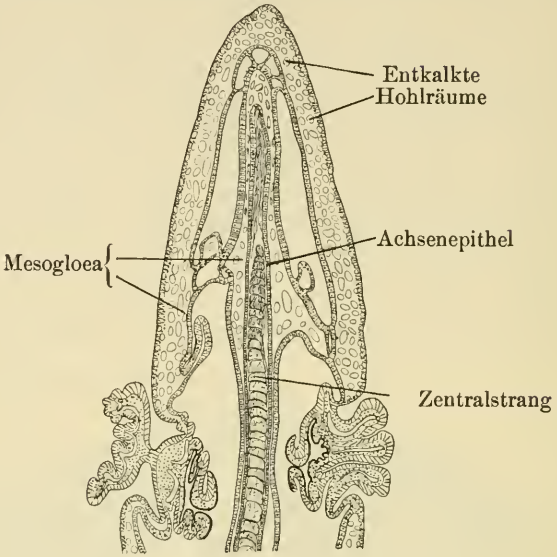

Fig. 4. Längsschnitt durch die Spitze von *Pterogorgia pinnata* DANA. 48mal vergr.

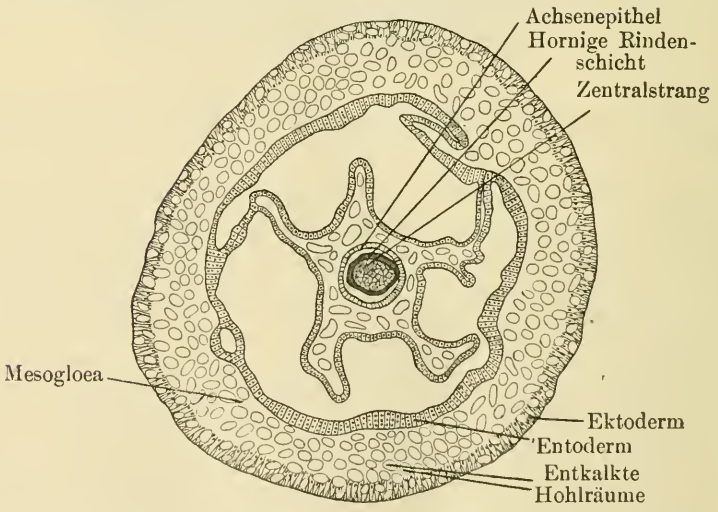

Fig. 5. Querschnitt durch *Pterogorgia pinnata* DANA. 86mal vergr.

Mesoderm verschmelzen. Endlich verschwindet der zentrale Hohlraum, indem das periphere Mesoderm mit dem zentralen durch

breite Querbrücken miteinander verwächst. Zwischen den Querbrücken schnüren sich nun die entodermalen Längsgefäße ab (Fig. 6). Die in dem Mesodermkegel liegende Achse wird von einem Epithel umschlossen. Ich kann nicht umhin, diese Beobachtungen als eine Bestätigung der Studerschen Theorie aufzufassen, nach der bekantlich der Stamm der Gorgonidenkolonie als axialer Polyp anzusehen ist, dessen Höhlung „von unten her von einer zur Achse sich differenzierenden Mesodermwucherung ausgefüllt wird, einem Gebilde, das sich am besten mit der Columella der Madreporarier vergleichen läßt". Nur darin möchte ich Studer nicht beipflichten, daß das Achsenepithel von dem Entoderm des

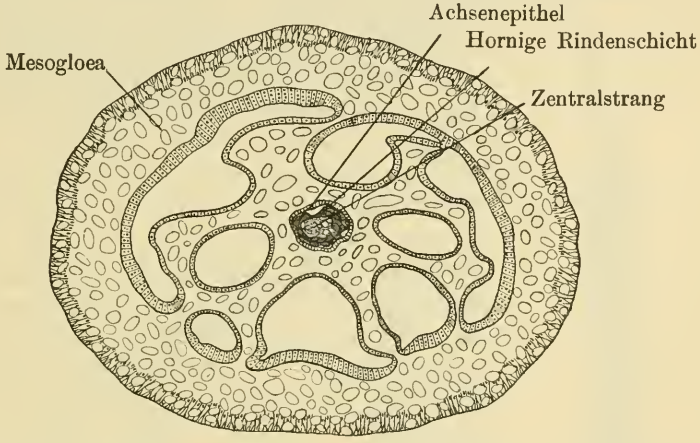

Fig. 6. Querschnitt durch die Spitze von *Pterogorgia pinnata* Dana. 86mal vergr.

axialen Polypen abzuleiten ist, zumal es viel mehr abgeplattet ist als ein typisches Entodermepithel. Da nun aber die Studersche Auffassung, die ich durch die beschriebenen Beobachtungen bestätigt finde, mit einem ektodermalen Achsenepithel nicht in Uebereinstimmung gebracht werden kann, bleibt nur die Annahme übrig, daß sich das Epithel aus dem Mesoderm herausdifferenziert hat. Diese Erklärung wird um so wahrscheinlicher, wenn man Jungersens Arbeit über *Pennatula phosphorea* berücksichtigt. Denn bei *Pennatula phosphorea* entsteht die Achse als eine Bildung in der Längsscheidewand, die den Hohlraum des Primärpolypen in einen dorsalen und ventralen Raum scheidet. v. Koch schreibt freilich im Morph. Jahrb., Bd. XV, p. 647 (Kleinere Mitteilungen über Anthozoen), um die ektodermale Herkunft der Achse zu retten, daß die von Jungersen beobachtete Längsscheidewand

durch Vereinigung des ersten Septenpaares unterhalb des Schlundrohres entstehe, daher könne der Zellenstrang, der später das Epithel der Achse liefert, vielleicht vom Ektoderm des Stomodaeums herstammen. Doch diese Annahme besteht nicht zu Recht, denn nach Wilson bildet sich bei *Renilla* die Scheidewand vom basalen und nicht vom apikalen Ende des Primärpolyven aus.

Gorgonia sp.

Die in konserviertem Zustande gelbe Achse ist sehr dünn, wie überhaupt die Kolonie äußerst zierlich erscheint. Infolgedessen nimmt man sofort die durch Schwammüberwucherung bedingten Verdickungen wahr. Obwohl die Kolonie stark abgeplattet ist, ist die Achse nur wenig zusammengedrückt. An den schlanken Spitzen ist sie durchaus der von *Pterogorgia pinnata* Dana ähnlich gebaut. Auch der Abstand der Kammern des Zentralstranges an den Zweigspitzen stimmt mit den bereits beschriebenen Befunden überein. Daß die Kammern des Zentralstranges nach außen durch eine einheitliche Hornwandung zusammengehalten werden, zeigte ein Zentralstrang, der beim Schnitt aus der Rindenschicht herausgesprungen war (Fig. 7). Durchaus abweichende Verhältnisse wurden auf Schnitten beobachtet, die durch infolge von Schwammüberwucherung außergewöhnlich verdickte Teile der Kolonie geführt wurden. Besonders interessant ist, daß dicht um die Achse hornige Schichten liegen, die weit in die Mesogloea hineinreichen (Fig. 8). Diese jüngeren, noch nicht so stark wie die inneren Teile der Rindenschicht verhornten Ablagerungen erinnern an die Gebilde, die Laackmann in der Mesogloea von *Telesto prolifera* und *Telesto fruticulosa* Dana fand (Laackmann, Taf. VIII, Fig. 31, 32). Das Horn in der Mesogloea von *Gorgonia* sp. wird zwischen den Spicula ausgeschieden und verschmilzt zu einem dichten Maschenwerk, das ziemlich regelmäßig rings um die Achse ausgebildet ist. Ohne Mühe kann man auf entkalkten Schnitten erkennen,

Fig. 7. Teil eines Zentralstranges von *Pterogorgia pinnata* Dana. 68mal vergr.

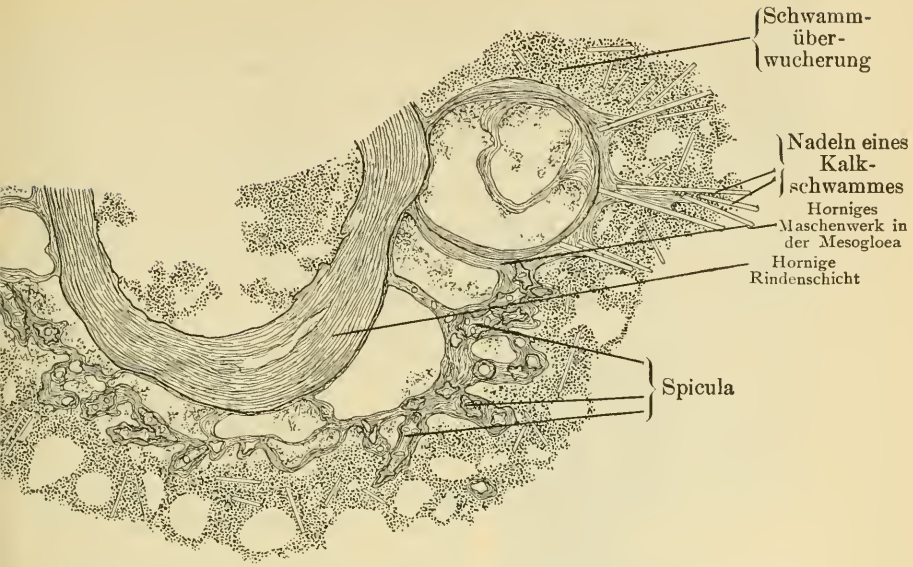

Fig. 8. Querschnitt durch einen von Schwamm überwucherten Seitenzweig von *Gorgonia* sp. 68mal vergr.

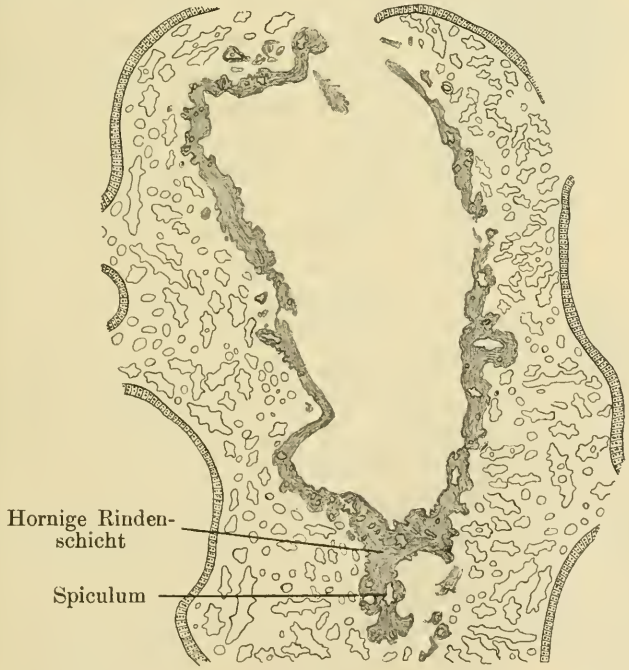

Fig. 9. Längsschnitt durch *Gorgonia* sp. 86mal vergr.

daß in den Hohlräumen des Maschenwerkes Spicula gelegen haben. Auf nur wenig entkalkten Schnitten sieht man sogar die Spicula mitten in den Hornstreifen liegen (Fig. 8). Doch die Hornablagerung entspricht keineswegs immer der Form der Spicula, denn es werden auch kreisrunde Hornringe gebildet, deren Durchmesser nicht weniger als ca. 0,25 mm betragen kann (Fig. 8). Gleichwohl muß man sich eine große Anzahl kleiner Hohlräume, deren kreisrunde oder ovale Form scheinbar nicht in Zusammenhang mit den Spicula gebracht werden kann, so entstanden denken, daß das Horn nach der Resorption der Kalksubstanz in kreisförmigen Lamellen aufgelagert wurde. Da das hornige Maschenwerk der Achse dicht anliegt, nimmt es zweifellos teil an dem Aufbau der Rindenschicht. Daß diese hornigen mesodermalen Schichten in der Tat zu einer charakteristischen Rindenschicht verschmelzen, bringen Fig. 8 und 9 zum Ausdruck, die einen Längsschnitt durch einen von Schwamm überwucherten, dicken Seitenzweig darstellen. Nach dem vorher Gesagten überrascht es nicht, daß in diesen Teilen eine größere Anzahl Spicula eingelagert waren (Fig. 9 u. 10). Ebensowenig wird die Tatsache befremden, daß freiliegende Spicula von Hornscheiden umschlossen werden. Das Vorkommen von Spicula in Gorgonidenachsen haben Lacaze-Duthiers an *Pterogorgia sulcifera* Lam., Kölliker „bei allen Gorgoniden mit netzförmigem Hornskelett“ und bei *Muricea elongata*, Studer bei *Gorgonia Bertholoni* Lmx. und Schneider bei *Eunicella profunda* beobachtet. Da ich nun diese Beobachtungen auch bei *Gorgonia* sp. bestätigt fand, so muß diese Achse auch aus diesem Grunde als eine mesodermale Bildung aufgefaßt werden. Die Verzweigung verhält sich so wie bei *Pterogorgia pinnata* Dana (Fig. 11). Nach alledem erscheint die mesodermale Herkunft von *Gorgonia* sp. analog der von *Pterogorgia pinnata* Dana nicht zweifelhaft. Auch was die Längs-

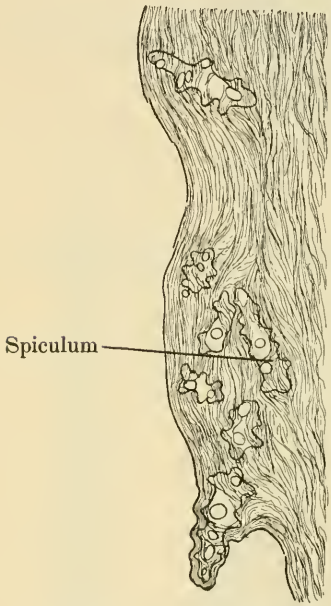

Fig. 10. Teil der Rindenschicht von *Gorgonia* sp. 225mal vergr.

gefäße anbetrifft, stehen sich die beiden Arten sehr nahe. Ganz ähnlich verlaufen bei *Gorgonia* sp. auf der dorsalen und ventralen Seite je ein Längsgefäß, die beide furchenartige Eindrücke auf der abgeplatteten Fläche bedingen. Weiter nach der Basis zu hat der Hauptstamm und die den Verzweigungspunkten nahegelegenen Teile der Seitenäste eine mehr abgerundete Form. Dem entspricht dann, daß hier noch weitere Furchen auf den abgeplatteten Flächen wahrzunehmen sind. Die mehr lateralwärts gelegenen Längsgefäße biegen an den Verzweigungspunkten in die Seitenäste ab, während die medianen weiter am Stamme hochziehen und Seitenzweige in die Aeste abgeben.

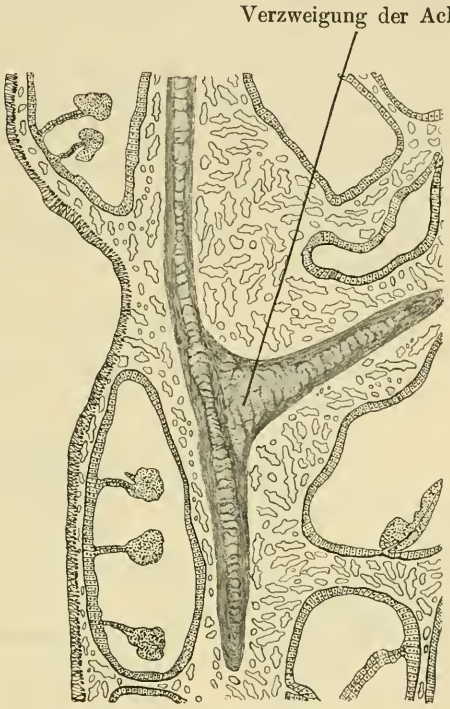

Fig. 11. Längsschnitt durch *Gorgonia* sp. 68mal vergr.

Lophogorgia alba Duch. u. Mich.

Der Querschnitt durch die gelbe Achse unterscheidet sich auf den ersten Blick von den bereits beschriebenen durch die eigentümliche Form der hornigen Rindenschicht. Sie ist nämlich nach der Mesogloea zu ausgezackt und ausgebuchtet. Diese Form bietet nichts Auffallendes, wenn man die Achse als die innere Produktion der Mesogloea auffaßt. Doch ist es schwieriger, sich vorzustellen, daß eine solche, durchaus unregelmäßige Form zustande kommen könne, wenn sie von einem Epithel im von Koch-schen Sinne ausgeschieden würde. Ein Achsenepithel konnte nicht festgestellt werden, was vielleicht mit der schlechten Konservierung dieser Art zusammenhängt. Die Verzweigung stimmt bis auf alle Einzelheiten mit der Beschreibung überein, wie sie schon

bei *Pterogorgia pinnata* Dana gegeben wurde. Bei Untersuchung von Schnittserien durch Zweigspitzen kann man unter den Längsgefäßen besonders zwei verfolgen, während dieses bei den anderen sehr dadurch erschwert wird, daß sie von den zahlreichen bis dicht an die Achse herantretenden Polypen sehr häufig unterbrochen werden. Diese Tatsache weist darauf hin, daß die Kolonie abgeplattet ist. Das ist auch in der Tat der Fall, obwohl die Zweige auf den ersten Blick fast kreisrund erscheinen. Bei genauerem Zusehen erkennt man nämlich, daß auf den schwach abgeplatteten Seiten die Polypen ziemlich regelmäßig in zwei Reihen angeordnet sind, während sie an den anderen Teilen der Kolonie verstreut liegen.

Lophogorgia sp.

Bei dieser Art konnte ich den Speciesnamen nicht feststellen. Daß sie mit *Lophogorgia alba* Duch. u. Mich. sehr nahe verwandt ist, beweist nicht nur der äußere Habitus und die Aehnlichkeit der Spicula, sondern auch der mikroskopische Bau. Auch was die Achse und die Längsgefäße anbetrifft, so sind wesentliche Unterschiede nicht vorhandeu. Sogar die hornige Rindenschicht erscheint bei beiden Formen in durchaus gleicher charakteristischer Weise ausgezackt und ausgebuchtet (Fig. 12). *Lophogorgia* sp. unterscheidet sich von der weißen *Lophogorgia alba* Duch. u. Mich. (ca. 12 cm hoch) nur durch die auch in konserviertem Zustande leuchtend rote Farbe und durch die Größe. Bei der roten Kolonie (ca. 25 cm hoch) entspringen nämlich nicht weit oberhalb der Basis starke Nebenäste, die den größeren Umfang der *Lophogorgia* sp. bedingen. Nur nebenbei mag noch erwähnt werden, daß sich auf *Lophogorgia* sp. mehrere *Balanus* festgesetzt hatten und mit den Aesten fest verwachsen waren. Auch zahlreiche Brachyuren, die beim Fixieren haften geblieben waren, saßen dicht angeklammert auf den schlanken Zweigen.

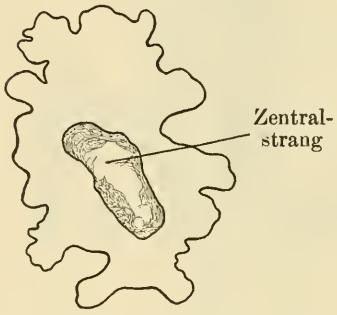

Fig. 12. Umriß des Querschnittes durch die Achse von *Lophogorgia* sp. 168mal vergr.

Plexaura flavida.

Die dunkelbraune Achse von *Plexaura flavida* ist relativ zu dem umgebenden Cönenchym ziemlich dick. Sie unterscheidet

sich morphologisch sehr wesentlich von den bisher beschriebenen Achsen. Während man bei diesen ohne weiteres erkennt, daß sich die Achse nur aus dem Zentralstrang und der einheitlichen Rindenschicht zusammensetzt, ist die Achse von *Plexaura flavida* komplizierter gebaut. Was zunächst die Rindenschicht anbetrifft, so erscheint ihr Umfang nicht gleichmäßig kreisförmig, sondern es sind im ganzen Umkreis zahlreiche Ausbuchtungen zu beobachten, so daß der Querschnitt eine wellenförmig gebogene Achse zeigt. An den Ausbuchtungen der Rindenschicht sind die Hornlamellen zuweilen weniger dicht aufeinander gelagert, so daß zwischen manchen feine Zwischenräume bemerkbar sind. Nach innen ist

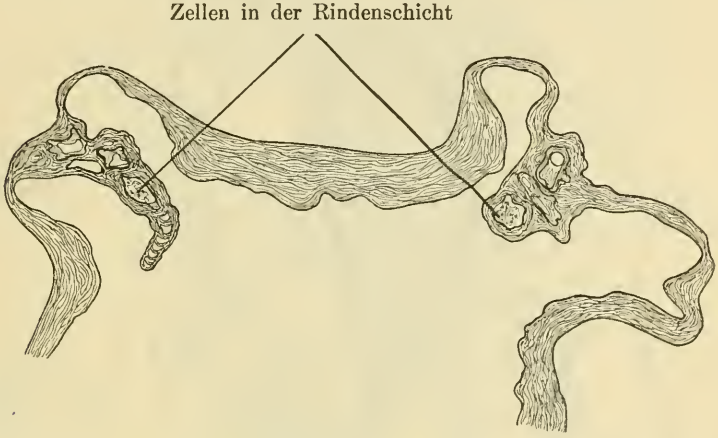

Fig. 13. Hornige Rindenschicht von *Plexaura flavida*. 135mal vergr.

die Rindenschicht durch eine festere Hornlage abgegrenzt, die sich durch die Färbung meistens scharf abhebt. Vor allem schien mir für die Entscheidung der Frage nach der Entstehung der Achse von großer Wichtigkeit zu sein, daß im Innern der hornigen Rindenschicht Nester von Zellen, an deren mesodermaler Abkunft nicht gezweifelt werden kann, beobachtet werden konnten (Fig. 13 u. 14). Die Zellen, deren Kerne ebenso scharf hervortreten wie die der Mesogloea, sind von der Mesogloea durch das Horn der Rinde völlig abgeschlossen. Doch nicht nur in der lamellösen Hornschicht der Rinde liegen vereinzelte Zellgruppen, sondern man kann die Zellen in ungeheurer Zahl zwischen dieser Schicht und dem Zentralstrang ohne Mühe beobachten. (Fig. 14, 15 u. 16.) Bei sehr starker Vergrößerung werden in manchen Zellen feine Verästelungen sichtbar, die nichts weiter als ausgeschiedene Hornfäserchen

sind. Daß diese Zellen in der Tat verhornen, konnte ich aus zahlreichen Schnitten nachweisen. Je weiter nämlich die Zellen im allgemeinen von der hornigen Rindenschicht entfernt liegen, um so plasmareicher erscheinen sie, während die dem Horn der Rindenschicht naheliegenden Zellen stärker verhornt sind (Fig. 16). Doch es liegen auch hier, zwischen den plasmareichen Mesoglöalzellen verstreut, bereits stark verhornte Gebilde, die auf dem

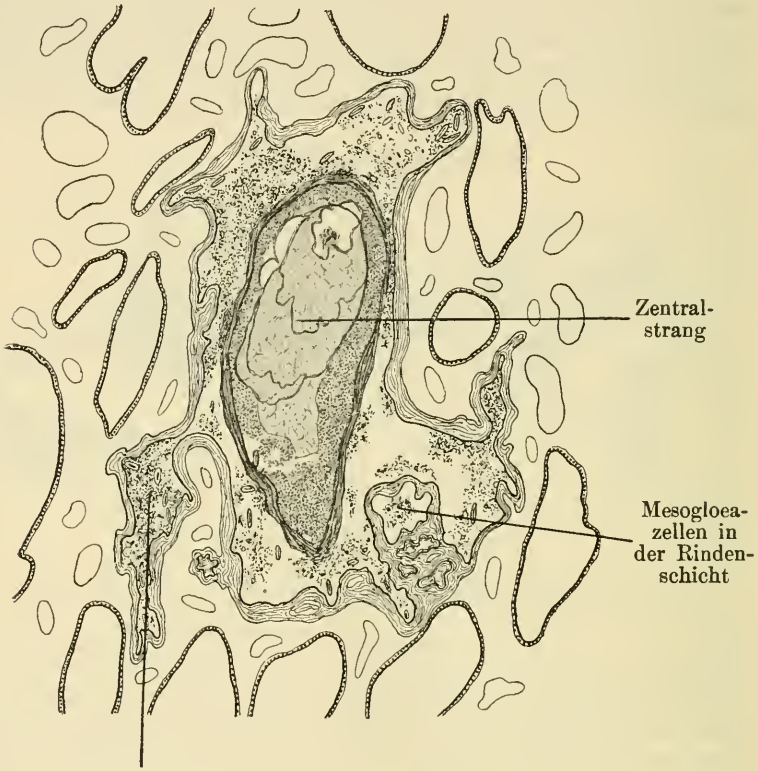

Fig. 14. Querschnitt durch *Plexaura flavida.* 74mal vergr.

Längsschnitt manchen Diatomeenformen täuschend ähnlich sind. Die verhornten Gebilde schließen sich zu eigentümlichen Paketen zusammen, die an die Bilder von Knorpelnestern erinnern. Der Querschnitt durch solche Pakete erscheint aus zahlreichen Hornkügelchen zusammengesetzt, die dicht aneinander geballt sind (Fig. 16). Häufig liegen die verhornten Zellen auch bänderartig dem inneren Rande der lamellösen Rindenschicht an. Meistens

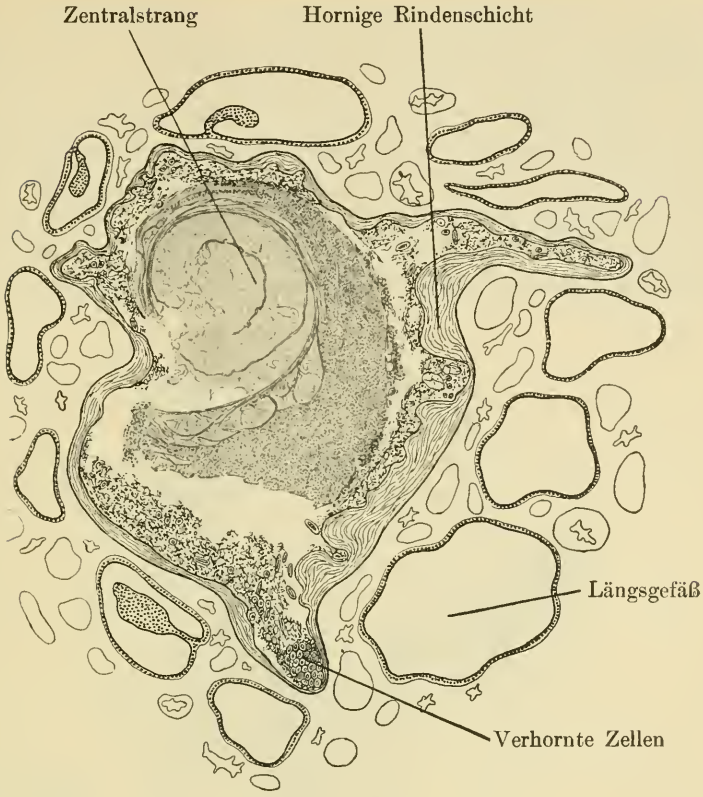

Fig. 15. Querschnitt durch *Plexaura flavida*. 75mal vergr.

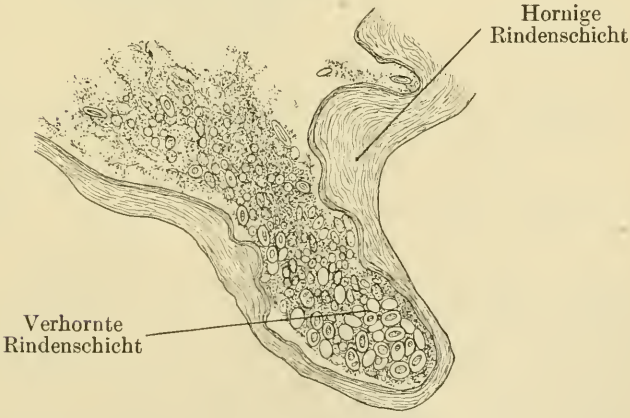

Fig. 16. Querschnitt durch einen Teil der Achse von *Plexaura flavida*. 278mal vergr.

ist der Verhornungsprozeß am besten an den Stellen zu beobachten, wo die Rindenschicht sich ausbuchtet. In den bereits stark verhornten Gebilden sind Plasmareste im allgemeinen nicht mehr zu erkennen. Bei manchen kann man noch mit Mühe den Kern wahrnehmen. Mit diesen Tatsachen stimmen auch SCHNEIDERS Beobachtungen überein. Obwohl SCHNEIDER plasmareiche Zellen, die mit Sicherheit als Mesoglöalzellen aufgefaßt werden müssen, nicht abgebildet hat, so hat er doch bei *Eunicella profunda* und *Eunicella Cavolinii* kleine, runde Körperchen beschrieben, die den

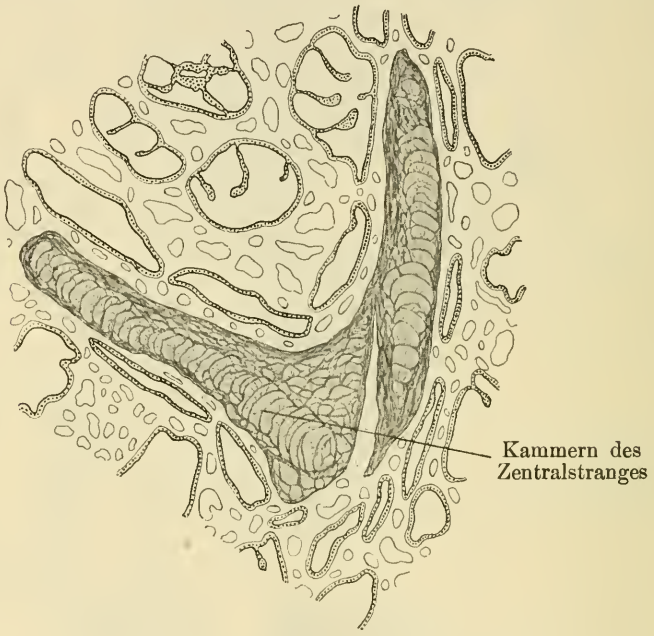

Fig. 17. Verzweigung der Achse von *Plexaura flavida.* 30mal vergr.

von mir beobachteten verhornten Zellgebilden ähnlich sind. Sicherlich können diese Zellen auch Kalk abscheiden. Darum möchte ich sie unter dem Namen Calco- und Ceratoblasten zusammenfassen. Um den Zentralstrang liegt eine Schicht zahlreicher Fächer, die KÖLLIKER die „fächerige Rindensubstanz" genannt hat (Fig. 17). Besonders schön kann man auf Längsschnitten erkennen, daß die fächerige Rindensubstanz und der Zentralstrang wesentlich aus demselben Gewebe bestehen. Die Fächer sind meistens nicht scharf, sondern nur durch dünne Hornlamellen gegen den Zentralstrang abgegrenzt. Die Fasern sind ebenso

zart und fein wie die im Zentralstrang. Selbst die Anordnung der Fasern im Zentralstrang und in der fächerigen Rindensubstanz unterscheidet sich nicht wesentlich, denn in beiden Gebilden verlaufen die zarten Fasern mehr oder minder strahlenförmig. Die Größe der Fächer der Rindensubstanz wechselt außerordentlich. Die Fächer sind meist sichel- oder halbmondförmig. Insofern sind sie stets gleichartig gebaut, als die sie begrenzenden Hornlamellen sich immer unter spitzen Winkeln schneiden, ganz ähnlich wie die Fischschuppen. Was die Verzweigung anbetrifft, so ist auch hier festzustellen, daß der Zentralstrang der Seitenäste niemals aus der Hauptachse herauswächst, sondern immer durch eine Hornschicht von dem Zentralstrang der Hauptachse geschieden ist. Ein sehr charakteristisches Aussehen gibt das Verhalten der fächerigen Rindensubstanz den Verzweigungspunkten (Fig. 17). Die Fächer werden hier sehr groß. Sie lehnen sich dicht an die breiten Kammern des Zentralstranges (ca. 0,225 mm) an. Hier sieht man deutlich, daß sie sich von den gleichmäßig übereinander gelagerten Kammern des Zentralstranges nur durch Form und Größe unterscheiden. Nach alledem muß man schließen, daß der Zentralstrang ebenso aus Mesoglöalzellen entsteht, wie es für die Rindenschicht bereits nachgewiesen wurde. Es ist bemerkenswert, daß ein Achsenepithel, obwohl die Schnitte gut gefärbt waren, nicht beobachtet werden konnte. Damit ist erwiesen, daß nicht alle Holaxonier ein Achsenepithel haben, ebensowenig wie die Pennatuliden. Um die Achse liegen zahlreiche Längsgefäße, die einen Durchmesser von ca. 0,125 mm haben, doch sind auch Gefäße mit doppelt so großem Durchmesser zu erkennen. In diesem Falle handelt es sich um Verschmelzungen von zwei benachbarten Längsgefäßen. Die Längsgefäße kommunizieren nicht nur mit dem Gefäßnetz der Mesogloea und den Polypenhöhlen, sondern auch untereinander. Die Anzahl der Längsgefäße ist infolge der Schmelzungen nicht konstant, meistens zählt man 12.

Plexaurella dichotoma.

Die komplizierte Achse von *Plexaurella dichotoma* erinnert in ihrem Bau an die von *Plexaura flavida*. Der Zentralstrang ist sehr breit, sein Durchmesser beträgt in den Zweigspitzen ca. 0,5 mm. Unmittelbar an den Zentralstrang schließt sich eine Schicht fächeriger Rindensubstanz an, die die zentrale genannt werden mag, da sich noch eine periphere beobachten läßt. Die

einzelnen Fächer haben keine konstante Form und Größe. Immerhin erscheinen auch sie wie die von *Plexaura flavida* auf dem Querschnitt meistens halbmondförmig. Ihre Wandungen sind zum Teil ziemlich zart, zum Teil aber auch ca. 0,005 mm dick. Ihre Struktur stimmt mit der von *Plexaura flavida* überein, denn jedes Fach ist von einem zusammenhängenden Flechtwerk feinster Fäserchen gefüllt. Wenn man die bogenförmige Außenwandung eines Faches als ein Kreissegment auffaßt, so erscheint der Inhalt des Segmentes wie von einem Strahlenbüschel durchzogen, da die

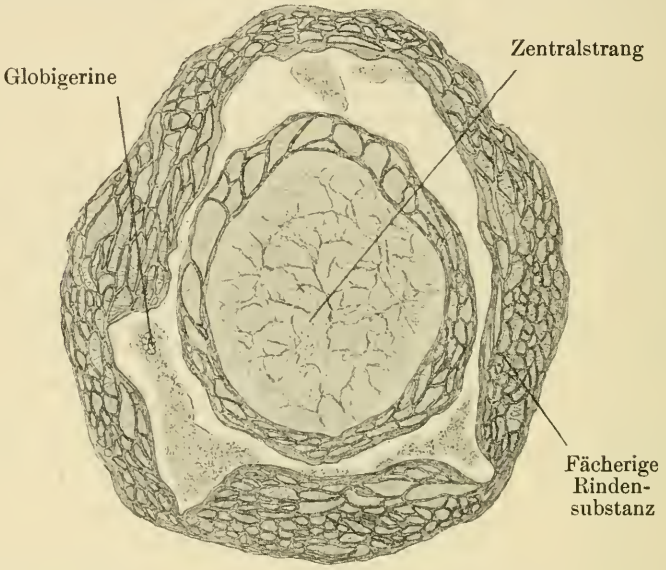

Fig. 18. Querschnitt durch die Achse von *Plexaurella dichotoma*. 74mal vergr.

stärkeren Fasern in der Richtung der Radien des Kreises angeordnet sind. An die zentrale fächerige Rindensubstanz grenzt nach außen ein schwammiges Gewebe, das die periphere und zentrale Rindensubstanz trennt und darum als schwammige Zwischensubstanz zu bezeichnen ist (Fig. 18). Merkwürdigerweise wurden in dieser Zone der Achse vereinzelte Globigerinen beobachtet (Fig. 18). Diese Tatsache ist um so eigentümlicher, als ich in der Mesogloea nicht Globigerinen finden konnte. Man kann diese organischen Einschlüsse nur erklären, indem man sie mit den entodermalen Längsgefäßen in Zusammenhang bringt. Man muß annehmen, daß die Globigerinen durch entodermale Gefäße in

diese Zonen der Achsen gelangten, bevor der Hornmantel der Rindenschicht jede Kommunikation mit den Gefäßen der Mesogloea unmöglich machte. Ueberhaupt ist nicht von der Hand zu weisen, daß sich in manchen Fällen die entodermalen Gefäße an dem Aufbau der Achse beteiligen. Besonders mag das an Verzweigungsstellen der Fall sein, weil sich dort die Achse außerordentlich verbreitert. Trotzdem gehören derartige Entstehungen bei den Gorgonaceen zu den Ausnahmen, während bei den Pennatulaceen, wie KÜKENTHAL neuerdings nachgewiesen hat, gerade die entodermalen Gefäße die Elemente für die Achse liefern. Doch davon wird noch die Rede sein. Die peripher gelegenen Fächer der Achse sind kleiner als die mehr zentralwärts angeordneten. Auf Schnittserien läßt sich verfolgen, daß sich vor der Bildung der

Fig. 19. Querschnitt durch einen Teil der Achse von *Plexaurella dichotoma*. 98mal vergr.

Fächer Horn ablagert. Zwischen den Hornstreifen entstehen dann die Fächer, deren Zahl demnach um so größer ist, je weiter von der Spitze entfernt der Schnitt geführt wird. Am äußeren Rande der Achse wird eine Hornschicht von relativer Dicke dadurch gebildet, daß die Wandungen der zahlreichen winzigen Fächer miteinander fest verschmelzen (Fig. 19). Diesen verschmolzenen, wellenförmig gebogenen Hornstreifen liegt das Achsenepithel dicht an (Fig. 19). Es hat durchaus den Anschein, als ob sich das Epithel aus der Mesogloea herausdifferenziert. Denn die Basalmembran sendet Ausläufer in die Mesogloea. Hiermit stimmen KINOSHITAS Beobachtungen überein. Er wies nämlich bei *Keroeides Koreni* WRIGHT u. STUDER nach, daß die Zellen des Achsenepithels in der Mesogloea verschwinden (Pl. VI, Fig. 2). Die Längsgefäße stehen direkt mit dem Polypen in Verbindung, da die Polypen tief in das Cönenchym eingesenkt sind. Sie liegen sehr

regelmäßig um die Achse herum. Meistens zählt man 16, die einen Durchmesser von ca. 0,125 mm haben.

Zusammenfassung.

Die Achse der Plexauriden und Gorgoniden ist kein Ausscheidungsprodukt eines ektodermalen Achsenepithels. Vielmehr haben meine Untersuchungen ergeben, daß die Achse als mesodermale Bildung aufgefaßt werden muß, und zwar zwingen folgende Gründe zu diesem Schluß. Zunächst ist einwandfrei durch Studer, Schneider und die vorliegenden Untersuchungen bewiesen, daß zahlreiche Spicula, an deren mesodermaler Entstehung kein Forscher zweifelt, in der hornigen Rindenschicht vieler Achsen eingebettet liegen. In den meisten Fällen läßt sich ein Achsenepithel beobachten. Der Achse von *Plexaura flavida* fehlt es indessen. Wenn nun das Fehlen eines Achsenepithels mit der v. Kochschen Theorie unvereinbar ist, so zwingt dessen Existenz allein nicht, die Achse im v. Kochschen Sinne als ein ektodermales Ausscheidungsprodukt aufzufassen. Das Achsenepithel nimmt seine Entstehung aus der Mesogloea. Ich stimme mit Kinoshita darin überein, daß sich das Achsenepithel in der Mesogloea zu verlieren scheint. Auch das bei *Corallium* von Fritz Müller nachgewiesene Achsenepithel kann nur als eine Differenzierung der Mesogloea verstanden werden. Denn die aus zahlreichen Spicula verschmolzene Achse von *Corallium* bildet sich sicher in der Mesogloea, obwohl Fritz Müller diese mesodermalen Einschlüsse durch das Auseinanderweichen des Achsenepithels erklären will. Zweifellos wird der Zentralstrang der Achse bei allen untersuchten Formen in den Seitenzweigen selbständig gebildet. Niemals ist er mit dem Zentralstrang der Hauptachse verbunden, sondern immer durch eine Hornschicht abgeschlossen. Bei *Pterogorgia pinnata* Dana und *Gorgonia* sp. verbreitert er sich um so mehr, je näher er dem Zentralstrang der Hauptachse gelegen ist. Er verdrängt die Mesogloea allmählich und kittet sich so auf der Hauptachse auf. v. Koch legte seiner Theorie hauptsächlich Achsen zugrunde, deren Rindenschicht einen aus regelmäßig aneinander gelagerten Schichten zusammengesetzten Hornzylinder darstellt. Solche Achsen könnte man vielleicht als Epithelausscheidungen ansehen, wenn dem nicht andere Gründe entgegenstünden. Doch diese Annahme ist sehr unwahrscheinlich, wenn man die Zacken und Vorsprünge der Rindenschicht von *Lophogorgia* und den äußerst

komplizierten Bau der Plexauridenachsen betrachtet. Es ist oft der Einwand erhoben worden, daß die Mesogloea der Anthozoen nicht Horn abscheiden könne. Selbst wenn man Köllikers merkwürdige Beobachtung von geschichteter Hornsubstanz, „ähnlich der Achse der Gorgonien", in der Mesogloea von *Alcyonium palmatum* außer acht läßt, da eine derartige Bildung bei den Alcyonaceen sonst nicht wieder beobachtet worden ist, ist der Einwand hinfällig. Schon das hornige Maschenwerk und die Hornscheiden der Spicula von *Gorgonia* sp. beweisen die Fähigkeit der Mesogloea, Horn abzusondern. Diese Feststellung wird nicht befremden, wenn man Laackmanns Untersuchungen an *Telestiden* berücksichtigt, die bekanntlich mit den Holaxoniern nahe verwandt sind. (Laackmann, Die Telestiden, Zoolog. Jahrb., Suppl.-Heft 1, 1908.) Bei den Telestiden entwickelt sich nämlich in der Mesogloea ein Hornzylinder, der an den 8 Ansatzstellen der Septen verdickte Hornleisten trägt. Auch wird das Skelett bei allen Telestiden durch zwischen den Spicula abgeschiedene Hornsubstanz verstärkt. Endlich mag noch auf meine Beobachtungen an *Plexaura flavida* hingewiesen werden. Sie allein genügen, um die v. Kochsche Theorie zu widerlegen und die mesodermale Entstehung der Holaxonierachse zu beweisen. Bei *Plexaura flavida* fand ich nämlich in der hornigen Rindenschicht und in der Zone zwischen Zentralstrang und Rindenschicht deutliche Zellen, deren Zugehörigkeit zur Mesogloea mit Sicherheit festgestellt werden konnte. Ferner ließ sich konstatieren, daß diese Zellen mehr und mehr verhornen und so das Horn für den Aufbau der Achse liefern. Nach alledem kann nicht mehr an der mesoglöalen Entstehung der Holaxonierachse gezweifelt werden. Infolgedessen hat das wichtigste Unterscheidungsmerkmal, das v. Koch dazu veranlaßte, die Scleraxonier von den Gorgonaceen abzutrennen, keine Geltung. Daß man diese beiden Gruppen nicht so scharf voneinander trennen darf, erhellt auch aus Kinoshitas Befund über die Koloniebildung von *Anthoplexaura dimorpha* Kükenthal. Bei dieser Art tritt die Skelettachse nicht in die Magenhöhle des primären Polypen, sondern sie wächst in die Höhe, so daß der Stamm der Gorgonidenkolonie ganz wie bei den Pseudaxoniern zum eigentlichen Cönosark gehört.

Zum Schluß mögen noch einige Bemerkungen über die Skelettausscheidungen der übrigen Anthozoen Platz finden. Bei den Alcyonaceen sind es in erster Linie die mesodermalen Spicula, die die Festigkeit der Kolonien bedingen. Bei den höheren Alcyonaceen wird ein hoher Grad von Festigkeit erreicht, indem die

Spicula miteinander in feste Verbindung treten, um das Mesoderm der Polypen wie der Stolonen zu soliden Röhren umzugestalten, wie z. B. bei *Tubipora*. Bei den Scleraxoniern werden die Spicula durch Hornsubstanz verbunden oder sie verkitten durch Kalkabscheidung zu einer steinharten Achse. Immer sind die Spicula noch deutlich zu erkennen. Die Achsen der Keroeididae leiten zu den Holaxoniern über. Denn im Innern ihrer aus verschmolzenen Spicula bestehenden Achse liegt ein Zentralstrang, der für die Achsen der Holaxonier charakteristisch ist. v. Koch hat seine Theorie bekanntlich auch auf die Entstehung der Pennatulidenachsen angewandt. Demgegenüber hat W. Kükenthal in neuester Zeit festgestellt, daß sich die Pennatulidenachse „aus in der Mesogloea eingelagerten Zellsträngen entodermalen Ursprungs und bindegewebigen Fasern" bildet. Kükenthal konstatiert nämlich bei *Funiculina quadrangularis*, *Umbellula pellucida*, *Umbellula antarctica* und *Virgularia juncea* außerhalb der eigentlichen Achse akzessorische Hornstränge, die durch einen Verhornungsprozeß entodermaler Zellen entstehen. Diese Entdeckung gibt auch die Erklärung für die Entstehung von kleineren Achsen, die neben der Hauptachse zuweilen auftreten können. Eine kürzere Achse fanden Dalyell (1839, p. 187) und Jungersen (1904, p. 31) bei *Virgularia mirabilis*. Auch Bujor beobachtete bei einem Exemplar von *Veretillum cynomorium* außer der kleinen Achse noch eine zweite ganz kleine oben am apikalen Ende des Polypars. Endlich ist für die bis dahin strittige Frage nach der Entstehung der Pennatulidenachsen entscheidend, daß Kükenthal im Innern der Achse bindegewebige Fasern und Reste verhornter Zellen fand. Nach alledem steht fest, daß bei den Octocorallia ganz allgemein das Mesoderm die Elemente für das Skelett liefert. Aus diesem Ergebnis geht deutlich hervor, daß die Octocorallia eine scharf abgegrenzte einheitliche Unterabteilung der Anthozoeen darstellen. Denn im Gegensatz zu den Octocorallia ist das Skelett der Hexacorallia stets eine Bildung des Ektoderms. Klunzingers Bemerkung (1877, p. 66), daß im Cönenchym von *Palythoa tuberculosa* stellenweise auffallend große Spicula von keilförmiger oder konischer Gestalt vorkommen, beruht sicher auf einem Irrtum, da sie von keinem Forscher bestätigt werden konnte. Nach Krempf scheidet das Ektoderm der Fußscheibe von *Discosoma*, *Rhodactis* und *Corynactis* eine dünne, chitinige Lamelle aus, wenn es mit einer Alge in Berührung kommt. Doch wenn Krempf deshalb die genannten Familien unter dem Namen von „Asclérocoralliaires"

vereinigen will, so ist dieser Versuch falsch. Nach Pax kommt nämlich die Ausscheidung kutikularer Substanzen auch in Actinienfamilien vor, die phylogenetisch nicht miteinander zu verknüpfen sind. Auch bei den Madreporariern wird das Skelett vom Ektoderm ausgeschieden, das gleiche gilt von dem der Antipathiden. v. Koch führt auch das Antipathidenskelett auf das Basalektoderm des ursprünglich einer fremden Unterlage aufsitzenden Primärpolypen zurück. Diese Entstehung erscheint um so merkwürdiger, als die hornige Beschaffenheit und der baumförmige Habitus der Antipathidenachsen außerordentlich an das Gorgonidenskelett erinnern. Diese Tatsache ist daher als Konvergenzerscheinung zu deuten.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) Bujor, P., Sur l'organisation de la Vérétille. Arch. Zool. expér. gén., (3) T. IX, 1911.

2) Cook, Frank. C., The chemical composition of some Gorgonian Corals. Amer. Journ. Physiol., Vol. XII, p. 95.

3) Dalyell, J. G., Rare and remarkable animals of Scotland, London 1848.

4) Dana, James D., Zoophytes. U. S. Explor. Expedit. 1838—42, Philadelphia 1846.

5) Delage, Yves, et Hérouard, Edgard, Traité de Zoologie concrète. II, 2. Les Coelentérés, Paris 1901.

6) Duchassing, P., et Michelotti, Mémoire sur les Coralliaires des Antilles. Mémoires Acad. des Sc. Turin, (2) T. XIX. 1860.

7) Ehrenberg, C. G., Beiträge zur physiologischen Kenntnis der Korallentiere im allgemeinen und besonders des Roten Meeres, nebst einem Versuche zur physiologischen Systematik derselben. Abhandl. Akad. Wissensch. Berlin, 1834.

8) Ellis and Solander, The natural history of many curious and incommon Zoophytes, London 1786.

9) v. Heider, A., Die Gattung *Cladocora* Ehrenberg. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Wien, Bd. LXXXIV, 1. Abt., 1882.

10) — Korallenstudien. Zeitschr. wissensch. Zool., Bd. XLIV, 1886.

11) Jungersen, F. E., Ueber Bau und Entwickelung der Kolonie *Pennatula phosphorea.* Zeitschr. wissensch. Zool., 1888.

12) Kinoshita, K., Telestidae von Japan. Annotat. Zool. Japonens., Vol. VII, 1909.

13) — Ueber die postembryonale Entwickelung von *Anthoplexaura dimorpha* Kükenthal. Journ. College Science Imp. Univ. Tokyo, Vol. XXVII, 1910.

14) — On the Keroeididae a new family of Gorgonacea and some notes of the Suberogorgiidae. Annotat. Zool. Japonens., Vol. VII, 1910.

15) Klunzinger, C. B., Die Korallentiere des Roten Meeres, Berlin 1877.

16) v. Koch, G., Mitteilungen über *Gorgonia verrucosa.* Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.

17) v. Koch, G., Anatomie von *Isis Neapolitana* nov. sp. Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.

18) — Das Skelett der Alcyonarien. Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.

19) — Ueber die Entwickelung des Kalkskelettes von *Asteroides calycularis* und dessen morphologische Bedeutung. Morph. Jahrb., Bd. III, 1882.

20) — Vorläufige Mitteilungen über die Gorgonien *(Alcyonaria axifera)* von Neapel und über die Entwickelung der *Gorgonia verrucosa*. Morph. Jahrb., Bd. III, 1882.

21) — Die morphologische Bedeutung des Korallenskelettes. Biolog. Centralbl., Bd. II, 1882/83.

22) — Die Gorgoniden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora Golf Neapel, 1887.

23) — Kleinere Mitteilungen über Anthozoen. Morph. Jahrb., Bd. XV, 1889. (Der Verfasser schildert zwei Entwickelungsstadien von *Pteroides spinoculosus*.)

24) — Die Antipathiden des Golfes von Neapel. Mitteil. Zool. Station Neapel, Bd. IX, 1889/91.

25) Die Alcyonacea des Golfes von Neapel. Ebenda, Bd. IX, 1889/91.

26) Kölliker, A., Die Bindesubstanz der Cölenteraten. Icones histologicae, 2. Abt., Heft 1, 1865.

27) Krempf, A. E., Sur l'hétérogénéité des Stichodactylines. C. R. Acad. Sc. Paris, T. CXXXIX, 1904.

28) Kükenthal, W., Die Stammesgeschichte und die geographische Verbreitung der Alcyonaceen. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellschaft, 1906.

29) — Japanische Gorgoniden. Abhandl. math.-phys. Kl. Kgl. Bayer. Akad. Wissensch., Suppl.-Bd. I, 1909.

30) — u. Broch, H J., Pennatulacea. Wissensch. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., Bd. XIII, 1911.

31) Laackmann, H., Zur Kenntnis der Alcyonarien-Gattung *Telesto* Lmx. Zoolog. Jahrb., Suppl.-Bd. XI, 1908.

32) Lacaze-Duthiers, Histoire naturelle du corail, 1864.

33) Milne-Edwards, H., et Haime, J., Histoire naturelle des Coralliaires ou polypes proprement dits, Paris 1857.

34) Müller, R., Ueber die Bildung des Achsenskelettes von *Corallium*. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. XX, 1910.

35) Pax, F., Studien an westindischen Actinien. Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. XI, 1910.

36) Röse, C., Ueber die v. Kochsche Versteinerungsmethode. Anatom. Anzeig., Jahrg. VII, 1892.

37) Schneider, A., Das Achsenskelett der Gorgoniden. Arch. f. Naturgesch., 1905.

38) Schultze, L. S., Die Antipatharien der deutschen Tiefsee-Expedition. Wissensch. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exp., Bd. III, 1902.

39) Simpson, J. J., On a new pseudaxonid genus *Dendrogorgia*. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, Vol. XVIII, 1910.

40) Studer, Th., Ueber Bau und Entwickelung der Achse von *Gorgonia Bertoloni* Lamx. Mitteil. Naturforsch. Ges. Bern, 1874.

41) — Versuch eines Systems der Alcyonaria. Arch. f. Naturgeschichte, 1887.

42) Verril, A. E., The Bermuda Islands; Coral Reefs. Transact. Connecticut Acad., Vol. XVII, 1907.

43) Wilson, E. B., The development of *Renilla*. Phil. Trans. London, 1883.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: NF_40

Autor(en)/Author(s): Neumann Hans

Artikel/Article: Untersuchungen über die Bildung des Achsenskelettes einiger Gorgonaceen. 497-528