

Entwicklung von *Caryophyllia cyathus*.

Beschrieben von

G. v. Koch
in Darmstadt.

Mit 21 Zinkographien und Tafel 34.

Über den Aufbau des Jugendskelettes der Steinkorallen ist bisher nur wenig bekannt. Wirklich beobachtet (hier wiegt eine getreue Beobachtung viele geistreiche Hypothesen auf) ist er nur bei *Astroides calycularis*, und, wie ich vorgreifend bemerken will, die Resultate stimmen im Großen und Ganzen mit den von mir neuerdings an *Balanophyllia* gewonnenen genau überein. Beide Arten gehören aber zu der Abtheilung der Madreporaria perforata der älteren Systematiker, und daher sind die aus ihrer Untersuchung geschöpften Ergebnisse nicht ohne Weiteres auf andere Gruppen zu übertragen. Deshalb erscheint es mir von großem Interesse, die Entwicklungsgeschichte einer »Imperforaten Koralle« kennen zu lernen, und ich theile nachfolgend das, was ich darüber durch das Studium von *Caryophyllia cyathus* in Erfahrung bringen konnte, mit, wozu ich bemerken muss, dass mein Hauptaugenmerk auf die Entwicklung des Skelettes gerichtet war und deshalb die Ausführung der Arbeit etwas ungleichmäßig ausgefallen ist.

Das mir zu Gebot stehende Material stammt aus Nisita in der Nähe von Neapel (die vorliegenden Untersuchungen wurden im Frühling 1895 in der Zoologischen Station ausgeführt); ich bin für seine Beschaffung den Herren Dr. S. LO BIANCO und Dr. TH. LIST beson-

¹ Eine sehr eingehende Schilderung der Larvenentwicklung (vor der Skeletanlage) giebt H. V. WILSON in: Development of *Manicina areolata*. in: Journ. Morph. Boston Vol. 2 1888 pag. 191 ff. — Die Larve von *Euphyllia* ist beschrieben von A. C. HADDON in: Proc. R. Dublin Soc. (2) Vol. 7 1892 pag. 127.

ders verpflichtet. Hier mag gleich bemerkt werden, dass es mir trotz aller Mühe, und trotzdem mir die gleiche Art von verschiedenen anderen Fundorten im Golf von Neapel in Hunderten von lebenden Exemplaren zur Verfügung stand, nicht gelang, aus diesen Larven zu erhalten, so dass also Alles in den folgenden Zeilen Gesagte nur für Exemplare aus Nisita volle Geltung besitzt.

Die vorsichtig gesammelten Caryophyllien kamen in ein größeres Gefäß mit Circulation und wurden in der Weise auf den mit Sand bedeckten Boden gelegt, dass immer eine kleine Entfernung zwischen zwei benachbarten Stücken frei blieb und die Mundscheiben nach oben gerichtet waren.

Sie hielten sich hier vortrefflich während mehrerer Monate, und nur sehr selten fand sich einmal ein abgestorbenes Thier, welches natürlich sofort entfernt wurde. — Die Größe aller Individuen war gering, wohl keines über 1 cm hoch. Die Farbe variierte von weiß (farblos) durch hell fleischfarben, bräunlich weiß bis zu einem ziemlich intensiven Gelbroth, oft fand sich um die Mundöffnung eine grünleuchtende Zone, die aber nicht von Farbstoffen, sondern von Polarisation des Lichtes an dieser Stelle herrührte. Die Bewegung der Tentakel war meistens sehr langsam, manchmal aber auch schnell genug, um direct wahrgenommen zu werden, nicht selten erfolgten ohne erkennbare Veranlassung bei einzelnen Exemplaren energische Contractionen.

In der Hoffnung, losgelöste Eier oder Furchungsstadien zu erhalten, wurden im April und Mai eine Anzahl von Individuen durch Überraschung mit Sublimat getödtet, entkalkt und nachher geschnitten. Leider fanden sich aber in den Querschnitten weder jene noch diese, dagegen bei vielen Exemplaren Larven in den Räumen zwischen den Elementen der Columella und zwischen dieser und dem centralen Theil der Septen. Sie waren durch gegenseitigen Druck polyedrisch geworden und zeigten schon deutlich die Zusammensetzung aus Entoderm und Ectoderm sowie die Anlage von Scheidewänden (Taf. 34 Fig. 1). — Ebenso erfolglos war der Versuch, frühere Zustände durch Zerbrechen von Polyparen, was sich ziemlich leicht durch ein Messer, mit dem man in einen Interseptalraum drückt, ausführen lässt, frei zu machen. Diese Methode ist viel weniger zeitraubend als die vorige, und es gelang auf diese Weise mehr als hundert Larven, leider aber immer nur ältere Stadien, zu erhalten. Oft erschienen diese kurz nach der Isolation kugelig und Eiern sehr ähnlich, aber, wenn sie einige Zeit mit dem frischen Seewasser in

Berührung waren, so fingen sie an, sich zu strecken und ihre Wimpern zu bewegen, um bald darauf munter umherzuschwimmen.

Freiwillig schlüpfen die Larven vom April an bis Anfang Juli aus, und zwar scheinen sie immer durch den Schlund zu gehen (im Gegensatz zu den Larven von *Balanophyllia*, die, wie ich vor sechs oder sieben Jahren genau constatiren konnte, nicht selten die Spitzen der Tentakel durchbohren und an diesen austreten). Die Anzahl der Larven, welche ein Polyp durchschnittlich liefert, habe ich leider nicht bestimmt, aber notirt, dass in einem kleinen Bassin mit Caryophyllien (mit Filtriereinrichtung, so dass keine Larve fortschwimmen konnte) während des Mai täglich 3—4, im ersten Drittheil des Juni täglich 10—12, im zweiten Drittheil dieses Monats täglich etwa 20 Larven ausschlüpfen, später aber ihre Anzahl rasch abnahm. Es scheint also die Geburt der Larven, wenn man von einem Jahr auf das andere schließen darf, hauptsächlich im Juni vor sich zu gehen.

Die Larven sind beim Ausschlüpfen von etwas verschiedener Größe und verschieden weit entwickelt. Ich constatirte, dass immer schon die SchlundEinstülpung und mehrere Parietes angelegt waren¹, wenn sich auch letztere noch nicht am lebenden Thier erkennen lassen. Die Farbe ist gelblich weiß und kommt zu Stande, indem das undurchsichtige bräunliche Entoderm durch das farblose Ektoderm schimmert. Die Bewegung geschieht vermittels zahlreicher Wimpern, die überall dem Ectoderm aufsitzen, und zwar ist immer der aborale Pol nach vorn, der Mund nach hinten gekehrt. Die kleinsten (jüngsten) Larven von 0,8 mm Länge und 0,5 mm Durchmesser haben zuerst eine birnförmige Gestalt, indem das orale (hintere) Ende meist dick und abgerundet, das aborale (vordere) dagegen spitz geformt ist. Sie beginnen sich aber bald zu strecken, verändern oft ihre Form und werden schließlich mehr oder weniger elliptisch. Die größeren Larven sind in der Regel schon von Anfang an schlanker (bis 1,2 mm lang und 0,5 mm dick), mehr elliptisch, und das hintere (orale) Ende ist etwas dünner ausgezogen (Taf. 34 Fig. 4). Durch starke Streckung wird die Form zuweilen nahezu cylindrisch, mit abgerundetem Vorder- und fast ganz abgeplattetem Hinterende (Verhältnis von Länge und Breite bis 4,5 : 1). Die Vorwärtsbewegung der Larven geschieht ziemlich schnell, aber nicht immer gleichförmig:

¹ Einige wenige jüngere Larven ohne Einstülpung und ohne Scheidewände sammelte Herr Dr. LIST im Juli 1894. Sie wurden conservirt und geschnitten, reichten aber nicht für eine gründliche Untersuchung dieses Stadium aus.

manchmal halten sie plötzlich inne und biegen dann häufig das Vorderende etwas nach unten, häufig rotiren sie um ihre Hauptachse. Die Richtung der Bewegung ist manchmal gerade, meistens aber, besonders wenn sie an der Oberfläche des Wassers, die sie bevorzugen, schwimmen, ist die Bahn kreisförmig, und ich beobachtete, dass der Durchmesser des beschriebenen Kreises bis unter 20 mm heruntergehen kann. In diesem Fall ist die Hauptachse des Körpers der Form den Bahr entsprechend etwas gekrümmt.

Gegen Anfang Juni nehmen einige der größten Larven Kugelform an, bewegen sich langsamer und unregelmäßiger und platten sich nach und nach in der Richtung der Längsachse mehr und mehr ab, um sich endlich mit dem aboralen Pol (bisher Vorderende) an die Glaswand festzusetzen (1895 die ersten am 10. Juni). Schon längere Zeit vor dem Festsetzen werden die Parietes in Form von mehr oder weniger tief eingeschnittenen Furchen auf dem undurchsichtigen Entoderm äußerlich sichtbar, und zu gleicher Zeit wird die ursprünglich rundliche Mundöffnung deutlich elliptisch. Die Befestigung ist nicht immer gleich definitiv, denn es ließ sich nicht selten beobachten, dass schon einen oder selbst mehrere Tage lang angesetzte Larven sich ohne erkennbare Ursache wieder loslösten, die vorige Gestalt annahmen und herumschwammen. Besonders häufig tritt dieser Fall bei solchen neu angesetzten Larven ein, welche mit ihrer Unterlage aus ruhigem in stark bewegtes Wasser gebracht werden. Kräftig bewegtes Wasser scheint überhaupt der Fixirung Schwierigkeiten zu bereiten. Denn ich beobachtete in solchem gehaltene Larven, die acht, vielleicht auch mehr Tage lang durch die Strömung herumgetrieben wurden, trotzdem sie schon deutlich scheibenförmig geworden waren und acht deutliche Einkerbungen an den Stellen der Parietes besaßen. Ich hoffte, an solchen Exemplaren die ersten Skelettbildungen aufzufinden, doch gelang es mir niemals, selbst nicht bei Anwendung von polarisirtem Licht, in den Ectodermzellen Kalkkrystalle nachzuweisen.

Die festsitzenden Larven, die man jetzt wohl besser als junge Polypen bezeichnet, nehmen bald die Form eines abgestumpften Kegels an, von etwa 1,4 mm Durchmesser und geringer aber veränderlicher Höhe, der mit seiner Grundfläche der Glaswand oder einem anderen festen Gegenstand aufsitzt¹. In diesem Stadium sind

¹ Einige Male fand ich junge Polypen, die zum Theil mit der Seitenwand aufgewachsen waren und ein unregelmäßiges Skelet besaßen. Leider waren ihrer

zwölf Parietes deutlich entwickelt und zu sechs Paaren gruppirt, doch reichen von ihnen nur acht bis zum Schlundrohr, während die vier übrigen kurz sind und schon weit vom letzteren entfernt enden. Die zwölf Tentakel scheinen ziemlich gleichzeitig aufzutreten, doch ist dies schwierig mit einiger Sicherheit festzustellen, da sie sehr contractil und im eingezogenen Zustand leicht zu übersehen sind. Mir ist es passirt, dass ich an Exemplaren, an denen ich schon deutlich kleine rundliche Tentakelausstülpungen gesehen hatte, einige Stunden später solche nicht mehr auffand. Einige Beobachtungen sprechen für ein Nacheinanderentstehen der Tentakel (ähnlich wie bei anderen Korallen beobachtet wurde). So gelang es mir einmal, eine noch schwimmende Larve zu zeichnen, die deutlich sechs Tentakel, den sechs ersten Septen entsprechend, besaß, wie denn auch an den meisten Exemplaren mit schon zwölf Tentakeln die über den Septen stehenden kräftiger sind, als die über den noch der Septen entbehrenden Interparietalräumen. Ein ander Mal beobachtete ich ein eben festgesetztes Individuum mehrere Tage lang und sah daran erst zwei Tentakel über den sagittalen Septen, später zwei über den dorso-lateralen Septen, nachher wieder zwei über den ventro-lateralen Septen und zuletzt noch zwei über den dorsalen Interseptalräumen auftreten. Etwas später waren alle zwölf Tentakel vorhanden. Ein anderer ganz junger Polyp hatte erst einen Tentakel über dem ventralen Septum.

Das Skelet kann man am lebenden Polypen nur von einem gewissen Stadium an in seinen Einzelheiten erkennen, sein Vorhandensein im frühesten Zustand wird am einfachsten nachgewiesen, indem man die auf Deckgläsern angesiedelten Polypen von der Basis aus bei durchfallendem Licht, schwacher Vergrößerung und gekreuzten Nicols betrachtet. Man erkennt auf diese Weise schon ganz dünne Basalplatten, weil die sie zusammensetzenden Krystalldrusen auf dunklem Grund hell und farbig erscheinen. Später sieht man an gut ausgestreckten Exemplaren, deren Weichtheile nun immer durchsichtiger werden, bei durchfallendem Licht die sechs Septenanlagen als dunkle radial gerichtete Körper nahe der Peripherie und nach kurzer Zeit einen weniger scharfen, mit der letzteren parallel laufenden und ihr ganz nahe liegenden dunklen Rand, die Mauerplatte. Sehr verbreitern sich die Septen da, wo sie mit der Mauerplatte zu-

zu wenig, um diese Abweichungen, die vielleicht Licht auf Eigenthümlichkeiten der paläozoischen Korallenskelette werfen könnten, weiter zu verfolgen.

sammentreffen, während sie gleichzeitig an Höhe und Länge zunehmen (man vgl. Fig. 1). Jetzt sind die Weichtheile der jungen Polypen schon sehr contractil und im vollkommen ausgestreckten Zustand fast farblos und durchsichtig, im zusammengezogenen gelblich. Bei der Contraction wirken die Retractoren der Parietes, und die Außenwand zieht sich in Form einer Ringfalte über die sehr verkürzten Tentakel, von denen nur die runden Köpfehen etwas heraussehen.

Bis Mitte Juli hatten die jungen Caryophyllien nur wenig an

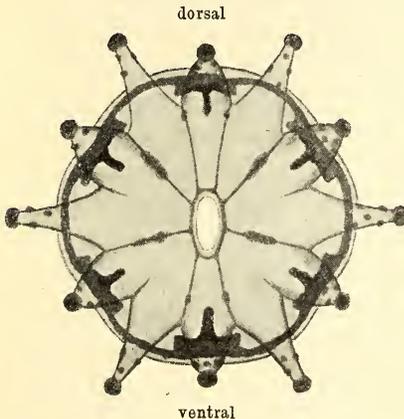


Fig. 1. Jugendstadium von *Caryophyllia cyathus* aus Nisita bei Neapel, vollständig ausgestreckt. Ungefähr 30 mal vergrößert, bei durchfallendem Licht nach dem Leben gezeichnet. Die sechs Tentakel über den Septen sind steiler gestellt als die sechs übrigen, an allen sind die Nesselknöpfe deutlich als dunklere Massen erkennbar (undurchsichtig). Die acht längeren und die vier kürzeren Parietes sind zu sehen. Vom Skelet lassen sich die sechs primären Septen und die Theca unterscheiden. Mund langgestreckt elliptisch.

Größe zugenommen. Ihre Farbe war, wie vorhin gesagt, zart gelblich. Die Tentakel hatten sich noch nicht weiter vermehrt, waren aber größer geworden und zeigten regelmäßig angeordnete Ansammlungen von Nesselkapseln, die bei der Betrachtung sich als weiße undurchsichtige Flecken abheben. Die Parietes waren etwas weiter gewachsen, und die Filamente der acht zuerst entstandenen hatten sich deutlich vergrößert. Ziemlich viel waren die sechs schon vorhandenen Septen in die Höhe und in die Länge gewachsen, und auf der ebenfalls höher gewordenen Mauerplatte erschienen eben die Septen des zweiten Cyclus als kleine gratförmige Erhöhungen.

Von Lebenserscheinungen kann außer dem Eingangs Erwähnten nur Weniges angemerkt

werden. Die Wimperbewegung an der Außenseite wird schon einige Zeit vor dem Festsetzen geringer und hört bald nachher ganz auf, auch wurden dort, selbst bei Untersuchung mit stärkerer Vergrößerung, Wimperhärcchen nicht mehr aufgefunden. Dagegen zeigte sich eine starke Strömung an der Schlundwand und an den Filamenten, welche eine reichliche Bewimperung dieser Theile beweist. Die Ausdehnung und Zusammenziehung von Leibeswand, Tentakeln, Schlund und Parietes wechselt häufig. Das Schlundrohr ist oft so erweitert,

dass man durch die Mundöffnung einen großen Theil des Bodens und der Filamente erblickt, oft ist er auch zu einer linealen Spalte zusammengezogen. Nur einmal sah ich, wie durch den Mund ein bräunlicher Ballen (mir schien er aus Algen oder Diatomeen zusammengesetzt) eingeführt wurde, der schnell den Schlund passirte und noch einige Zeit lang im Innern wahrnehmbar blieb (vielleicht Nahrungsaufnahme). Von den Tentakeln sind fast immer die etwas längeren, über den Septen stehenden, wie schon oben angedeutet, ziemlich senkrecht aufgerichtet (vgl. Fig. 1), während die kleineren mehr nach außen gerichtet sind, so dass, besonders bei einem gut ausgestreckten ruhigen Thier, beide Tentakelkreise sich sehr deutlich von einander unterscheiden. Beim Zurückziehen werden die secundären Tentakel viel mehr verkürzt als die primären und sind an contrahirten Polypen oft ganz unter der Ringfalte verschwunden, während von letzteren die Köpfchen noch hervorragen und einen Kreis um die Mundöffnung bilden. Mit absolutem Alkohol rasch überschüttete Exemplare ziehen sich rasch zusammen, doch wird oder bleibt gewöhnlich der Schlund nebst der Mundöffnung sehr erweitert.

Wie schon erwähnt, sind die Larven (im Gegensatz zu den festsitzenden jungen Polypen) sehr undurchsichtig, und desshalb ist an lebenden Individuen nicht viel vom inneren Bau zu sehen. Auch getödtete und mit Cedernöl durchscheinend gemachte Exemplare reichen zur Erkennung der Anatomie nicht aus. Ich habe desshalb eine größere Anzahl von schwimmenden Larven auf verschiedene Weise abgetödtet (Sublimat giebt die besten Resultate, wenn auch Osmium die äußere Form richtiger erhält) und sie dann auf die übliche Weise in Schnittserien zerlegt. Leider waren unter dem reichen Material, das ich selbst im Frühling 1895 und Herr Dr. LIST im Frühling 1894 gesammelt hat, nur wenige Exemplare, die jüngeren Stadien als dem mit vier Parietes angehörten, vorhanden, so dass ich über diese fast nichts sagen kann. Die jüngsten

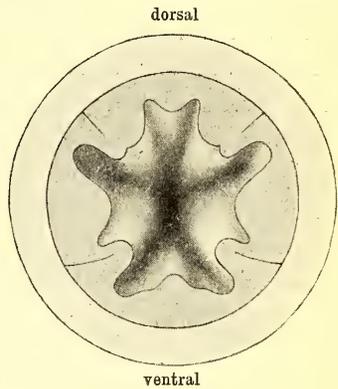


Fig. 2. Oraler Theil einer Larve mit vier deutlichen Parietes, reconstruirt, von innen gesehen. Schlund noch wenig differenzirt, die ventralen Parietes sind weiter entwickelt als die dorsalen. In den Interparietalräumen die Vorsepten, von denen acht hier erkennbar sind. Die drei ventralen heben sich noch am wenigsten von einander ab.

Larven, von denen mir Schnitte vorliegen, haben in ihrem Bau große Ähnlichkeit mit den von mir früher beschriebenen jungen Larven von *Gorgonia*. Sie bestehen aus einer scharf begrenzten äußeren Zellschicht, dem Ectoderm, und einer kern- und vacuolenhaltigen inneren Masse, dem Entoderm, das im Centrum eine mehr oder weniger regelmäßige Höhlung aufweist. Von SchlundEinstülpung und von Scheidewänden ist noch keine Spur vorhanden. — Einige wenige Exemplare, die vielleicht den Anfang der SchlundEinstülpung und die ersten Parietesanlagen besitzen, sind so unglücklich geschnitten, dass ich eine Deutung im Einzelnen nicht zu geben wage. Ich muss mich daher darauf beschränken, die Stadien von den Larven mit vier Parietes an bis zum Festsetzen zu schildern, und werde dies der Einfachheit wegen in der Art ausführen, dass ich von jedem Stadium eine Querschnittserie beschreibe und durch einige Contourbilder erläutere. Statt der bildlichen Darstellung einer großen Anzahl von Querschnitten, was allerdings bequemer und imponirender gewesen wäre, habe ich durch Aufeinanderprojicirung jener einige körperliche Modelle hergestellt und hier in Autotypie wiedergegeben. Sie mussten natürlich etwas schematisch gehalten werden, doch sind sie dafür auch deutlich und übersichtlich.

Ich beginne mit der Schilderung des Stadiums von vier Parietes und habe nur noch die Bemerkung vorzuschicken, dass die Larven fast zu einer Kugel zusammengezogen sind, und wahrscheinlich ein Theil der späteren Mundscheibe mit eingestülpt ist, so dass die Schlundregion trotz ihrer Kürze doch immer noch etwas zu lang erscheint.

Die ersten zehn Schnitte bestehen nur aus Ectoderm, in welchem große Nesselkapseln besonders hervortreten, und besitzen in der Mitte eine kreisrunde Öffnung, die Anfangs ziemlich klein ist, sich aber nach und nach etwas vergrößert. Auf dem 13. Schnitt ist die Öffnung deutlich elliptisch, und es tritt concentrisch mit dem Umriss ein ringförmiger Streifen auf, das Entoderm, welches sich in den folgenden Schnitten verbreitert und gegen das Ectoderm, das von ihm in zwei Zonen (Wandectoderm und Schlundectoderm) getrennt wird, sich mit je einer scharfen dunklen Linie abgrenzt (Fig. 3). Diese beiden concentrischen Linien, die Stützmembranen (Mesoderm) der Wand und des Schlundes, werden mit einander durch vier zarte radiale Linien, die Stützmembranen der vier ersten Parietes, verbunden, welche auf den nächsten Schnitten sich noch etwas deutlicher abheben. Sie liegen symmetrisch zur Sagittalebene, und zwar

die dorsalen näher an dieser als die ventralen. — Vom 19. Schnitt an treten im Entoderm ziemlich gleichzeitig vier dunklere (kernreichere) Stellen auf, und zwar je eine zwischen dorsalen¹ und ventralen, zwei zwischen den beiden ventralen Parietes. Auf dem 23.—25. Schnitt entstehen an den genannten Stellen rundliche Öffnungen, die oralen Enden von vier Interparietalräumen, und zugleich tritt an dem dorsalen Pol der inneren Schlundumgrenzung eine deutliche Einbuchtung auf (Fig. 4). — Auf Schnitt 27—28 fließen die vier beschriebenen Öffnungen durch radial nach innen sich erstreckende Fortsätze mit dem Innenraum des Schlundes zusammen, die dorsale Einbuchtung spaltet sich, und aus ihrem Grunde ragt jetzt ein zungenförmiger Lappen hervor (Fig. 5). Hier hört das Schlundrohr als solches auf, und in den Binnenraum der Larve ragen dafür sechs Längswülste: der eben angeführte im Querschnitt zungenförmige von der Dorsalseite her, ein ähnlicher etwas breiterer ihm gegenüber (zwischen den einander näher stehenden Lücken) von der Ventral-



Fig. 3.

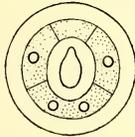


Fig. 4.

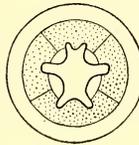


Fig. 5.

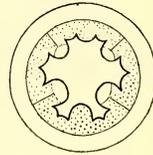


Fig. 6.

seite aus — beide sollen als Vorsepten bezeichnet werden — und dann vier andere, welche sich als Parietes zu erkennen geben, weil sie die entsprechenden Stützlamellen umhüllen. In den folgenden Schnitten treten Anfangs die Parietes deutlicher hervor (Fig. 6), was noch auffälliger wird, weil sich auf sie das dunkler gefärbte Ectoderm des Schlundes fortsetzt, verjüngen sich aber später und verstreichen zuletzt vollständig (Schnitt 82—85). Die Vorsepten unterscheiden sich von den Parietes durch ihre Structur, welche ausschließlich entodermal erscheint und dadurch, dass sie nach dem aboralen Ende hin immer mächtiger werden. Außerdem erfahren sie eine Vermehrung. Schon auf Schnitt 30 treten in den Lücken zwischen ihnen und den Parietes und ebenso zwischen jenen Vorwölbungen auf, die sich auf späteren Schnitten ebenfalls als Vorsepten aus-

¹ Die Ausdrücke »dorsal« und »ventral« verwende ich in dem Sinn wie BOVERI und Andere, ohne damit Homologien mit anderen Typen andeuten zu wollen.

weisen, so dass hier schon die Zahl 8 erreicht wird. Auf den nächsten Schnitten spalten sich noch die Vorwölbungen zwischen den Parietes jeder Seite und die beiden rechts und links neben dem ventralen Vorseptum gelegenen, und wir haben also hier zwölf Vorsepten (Fig. 2 und 6), von denen, der Deutlichkeit wegen sei dies nochmals gesagt, zwischen den beiden dorsalen Parietes drei, zwischen je einer dorsalen und einer ventralen zwei und zwischen den beiden ventralen fünf liegen. — Vom Schnitt 80 an verringert sich die Anzahl der Vorsepten wieder, und zwar in der Weise, dass eines nach und nach immer breiter wird, und schließlich sein Nachbar in

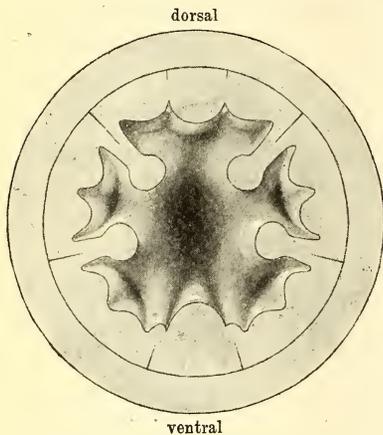


Fig. 7. Oraler Theil einer Larve mit sechs deutlichen Parietes, von innen. Schlundrohr deutlich differenzirt. Filamente an den vier ersten Parietes. Ein viertes Paar ist nur auf wenigen (3—4) Schnitten wahrnehmbar (dorsal). Zwölf Vorsepten.

vorigen Stadium. Die centrale Öffnung ist erst kreisförmig, verengt sich nachher, um dann wieder größer und elliptisch zu werden, wobei sich hauptsächlich der sagittale Durchmesser vergrößert und schließlich das Doppelte des Querdurchmessers erreicht. Auf den folgenden Schnitten erkennt man neben den Stützlammellen der vier ersten Parietes noch zwei neue, ventral gelegene, und wie vorhin erscheinen nun die oralen Enden der Interparietalräume, aber hier in Fünzfahl und nicht wie dort als rundliche Löcher, sondern als schmale der Peripherie nahezu parallele, aber etwas nach innen gebogene Spalten. Auf dem 30. Schnitt entstehen ganz ähnlich, wie beim vorigen Stadium beschrieben, von der Höhlung des Schlundes

ihm aufgeht. Das Verschwinden erfolgt nicht immer in gleicher Ordnung, doch scheint mir eine umgekehrte Reihenfolge, wie die beim Entstehen geschilderte häufiger zu sein. Zuletzt, von Schnitt 90 an, verschmelzen die noch übrig gebliebenen sechs oder vier Vorsepten im Centrum mit einander, und es bleiben nur noch einzelne Lücken als Rest der inneren Höhlung übrig, bis denn auch diese verschwinden, und das ganze aborale Ende der Larve von einer gleichmäßigen, soliden Entodermmasse ausgefüllt wird.

Stadium mit sechs Parietes. Die ersten zwanzig Schnitte verhalten sich sehr ähnlich wie beim

ausgehend andere Spalten, senkrecht zu den fünf vorhandenen, und am ventralen Pol auf ähnliche Weise eine Einbuchtung, wodurch die Wand des Schlundrohrs in sechs Theile getrennt wird. Diese runden sich auf den weiteren Schnitten ab und sind nun deutlich als sechs Parietes zu erkennen, von denen die vier größeren (dem vorigen Stadium entsprechenden) deutliche Filamente tragen (Fig. 8). Zwischen je zwei Scheidewänden erhebt sich ein Vorseptum, doch schon einige Schnitte weiter erscheint das dorsale durch zwei Einkerbungen in drei, die übrigen durch eine Einkerbung in zwei Wülste getheilt, nur das ventrale bleibt einfach. Es sind also hier wieder zwölf Vorsepten vorhanden (Fig. 7, welche übrigens von der hier beschriebenen Schnittserie dadurch etwas abweicht, dass die Anlage eines vierten Paares von Scheidewänden zu bemerken ist). Mehr nach der Mitte der Larve zu werden zuerst die zwei neu hinzugekommenen Parietes schnell kleiner, um bald zwischen den benachbarten Vorsepten zu verstreichen. Die vier älteren bleiben länger bestehen, verjüngen sich aber schon ungefähr auf dem 50. Schnitt sehr bedeutend und sind in der Mitte der Larve nur noch als kleine Hervorragungen zu erkennen, die dann bald in den Vorsepten aufgehen. Eine deutliche Grenze des hohen ektodermalen Epithels, welches die Parietes vom Schlund an bekleidet, gegen das aborale Ende zu konnte ich nicht auffinden. Die zwölf Vorsepten werden in den Schnitten nach dem 50. immer mächtiger. Hinter der Mitte beginnen sie ziemlich regelmäßig durch gegenseitige Verschmelzung an Anzahl auf acht, nachher sechs, zuletzt vier (Fig. 9) abzunehmen und sich endlich zu einer Masse zu vereinigen. In den meisten Fällen ließ sich feststellen, dass die angeführte Reduction in gleicher Art stattfindet, wie deren Vermehrung, so dass die Spalten zwischen den letzten vier Vorsepten genau den ersten vier Parietes, von deren Stützlamellen sich oft noch lange Spuren nachweisen lassen, entsprechen.

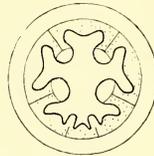


Fig. 8.

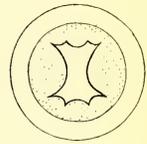


Fig. 9.

Stadium mit acht Parietes. Die Serien von diesem Entwicklungsstadium verhalten sich zwar, je nachdem die jüngeren Parietes mehr oder weniger weit entwickelt sind, etwas verschieden von einander, zeigen aber doch so viel Übereinstimmung mit dem vorigen Stadium, dass es wohl genügen wird, einige Abweichungen von diesem anzugeben. Der gleichzeitig erscheinenden Querschnitte der

Interparietalräume sind manchmal sieben, manchmal acht; ersterer Fall tritt ein, wenn das jüngste Paar Scheidewände noch sehr klein ist, im andern Fall entsprechen die acht Lücken genau den acht Interseptalräumen und sind meist spaltförmig convex nach dem Centrum hin gebogen, entsprechend den acht über das Ende des Schlundrohres herauf sich erstreckenden Vorsepten (Taf. 34 Fig. 2). Der Schlund ist länger als auf den vorigen Stadien und erscheint viel selbständiger, ebenso die Parietes, an denen man zum Theil schon deutlich die Abgliederung des Filaments erkennen kann. Immer reichen die vier älteren viel weiter hinunter als die vier jüngeren.

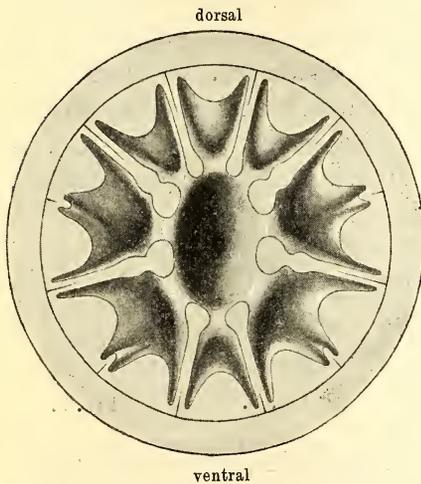


Fig. 10. Oraler Theil einer Larve kurz vor dem Festsitzen, von innen gesehen. Schlundrohr sehr deutlich, acht Parietes gehen an dasselbe, vier andere sind neu angelegt. 12 Vorsepten.

Die Vorsepten theilen sich ungefähr in der Höhe des Schlundendes in der vorhin beschriebenen Weise, so dass ihrer zwölf werden, welche nach unten mit einander verschmelzen. Die Verschmelzung erfolgt nicht selten zwischen zwei symmetrisch zu einander liegenden Vorsepten verhältnismäßig bald, so dass durch sie eine Strecke weit die Körperhöhle in zwei Theile, die in der Regel ungleich sind, getheilt wird.

Ein Stadium mit zehn Parietes konnte ich wegen der Schwierigkeit, die jüngsten Parietes in ihrem ersten Auftreten zu beobachten, nicht feststellen.

Stadium mit 12 Parietes. Dieses Stadium zeichnet sich vor Allem durch die scharfe Ausprägung des Schlundrohres und der acht älteren Parietes aus, von denen die vier ersten schon deutliche Verdickungen an den Stellen zeigen, wo die Längsmuskelfasern (Retractoren) am besten entwickelt sind (Taf. 34 Fig. 2). Filamente, wenn auch in sehr verschiedener Ausbildung, lassen sich schon überall erkennen und reichen an den vier größeren Parietes schon fast bis zum aboralen Ende der Körperhöhle (Fig. 11). Die vier neuen Parietes entstehen in den bisher noch freien Lücken zwischen den Vorsepten und sind relativ klein, reichen auch selten weit unter das Schlundende, doch lassen sich die ihnen zugehörigen Mesoderm-

lamellen oft viel weiter verfolgen. Die zwölf Vorsepten sind sehr gleichmäßig ausgebildet, ihre Abhängigkeit von einander ist zum Theil in Fig. 10 und 11 noch zu erkennen.

Mit diesem Stadium schließt das Larvendasein der *Caryophyllia* ab; sie wird durch ihre Festsetzung zum jungen Polypen. Die hierdurch bedingten Gestaltsveränderungen werden am besten an Längsschnitten erkannt, welche zeigen, wie nach und nach sich die aborale Körperhälfte abflacht und sich der Unterlage anlegt. Die Vorsepten erscheinen nun als radial gestellte Wülste des Entoderms der Bodenfläche, wie ich sie früher von *Astroides* abgebildet habe. An den Parietes treten die schon im Larvenstadium erkannten Muskeln nun deutlicher hervor, ihre volle Ausbildung an sämtlichen zwölf Parietes aber sowie ihre charakteristische Anordnung wird erst viel später, wenn der junge Polyp schon zwölf Septen besitzt, vollständig. Das Skelet wird von dem die Unterlage berührenden Ectoderm gebildet, das dadurch zum Calyoblastem wird.

Die weiteren Umwandlungen des jungen Polypen bis zum geschlechtsreifen

Thier betreffen hauptsächlich das Skelet; einen Querschnitt durch die Weichtheile innerhalb der letzteren giebt Taf. 34 Fig. 1, wo auch die charakteristische Anordnung der Parietes zu sehen ist.

Der Aufbau des Skelettes wurde von seinen ersten Anfängen an an einer größeren Zahl von Stadien studirt. Es wurden zu diesem Zweck die verschieden weit entwickelten Polypen abgetödtet, und die Weichtheile durch vorsichtige Behandlung mit ganz verdünntem unterchlorigsaurem Natron oder mit Ammoniak vollständig entfernt. Die so erhaltenen reinen Skelette sind leicht bei jeder

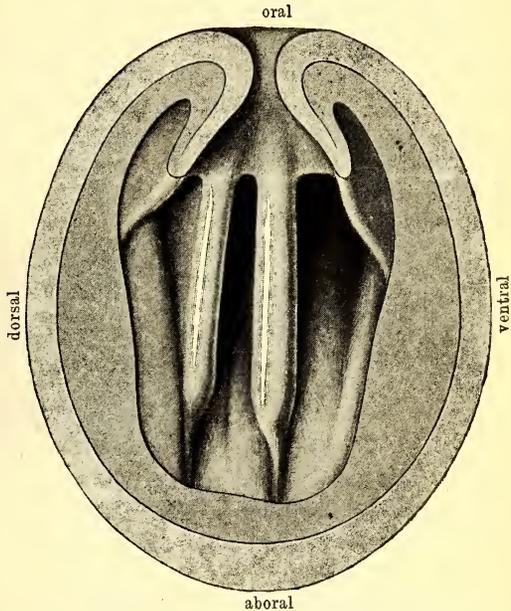


Fig. 11. Linke Hälfte einer symmetrisch (dorsal-ventral) getheilten Larve von gleichem Alter, von innen gesehen. Man erkennt die verschiedene Ausbildung der Parietes, die vier jüngsten sind zwischen den Vorsepten versteckt.

Vergrößerung zu untersuchen und lassen sich ohne Mühe zur Darstellung der Gesamtforn bei auffallendem Licht photographiren (vgl. die Autotypien Fig. 13, 14 etc.).

Die jüngsten Stadien des Skelettes bestehen allein aus der Basalplatte, welche wie bei *Astroides* aus krystallinischen Körperchen von 0,005—0,008 mm Durchmesser zusammengesetzt ist (Taf. 34 Fig. 3), aber nicht wie dort eine ringförmige Zone bildet, sondern aus sechs nahezu dreieckigen Feldern, den Interseptalräumen entsprechend, und einem von jenen umgebenen centralen Feldchen besteht (Fig. 12; ich bilde dieses erste Stadium hier nur im Umriss ab, da es sich wegen seiner Dünne nicht gut photographiren lässt. Man wird schon an der Autotypie Fig. 13 bemerken, dass der Contrast zwischen Skelet und Hintergrund durch dessen Deckung diese Photographie unnatürlich erscheinen lässt). — Durch

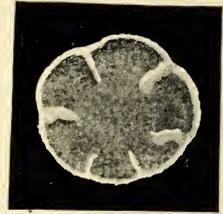
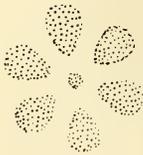


Fig. 12. Anlage der Basalplatte, etwas schematisch.

Fig. 13. Basalplatte, etwas älter, Photographie.

Fig. 14. Skeletanlage noch etwas älter. Basis, sechs Septen und Mauer.

Hinzukommen von neuen Kalkkörperchen vergrößern sich die Dreiecke sowohl nach ihrer Dicke als auch nach ihrer Fläche ebenso wie das mittlere Scheibchen, bis endlich alle sieben Stücke zu einem sechsstrahligen Stern mit nach außen verbreiterten und dort abgerundeten Radien verschmelzen (Fig. 13). Durch fortdauernde Vermehrung der Skeletsubstanz werden nach und nach die noch gebliebenen sechs Ausbuchtungen der Basis immer kleiner, bis sie zuletzt verschwinden, und diese dadurch zu einer nahezu kreisförmigen Platte wird. Auf dieser bilden sich an Stelle der Ausbuchtungen, und zwar ganz nahe an der Peripherie, wo diese zuletzt verschwinden, sechs radial gestellte, kleine, kantenförmige Erhebungen, die Anlagen des 1. Septencyclus. Während die Septen bald durch Wachstum in die Höhe und in die Länge sich vergrößern, bildet sich an der Peripherie der Basis ein verdickter Rand, die Mauer, welche wegen ihrer selbständigen Entstehung als Entheka bezeichnet

werden kann. (Der einzige Fall, der bis jetzt wirklich beobachtet, nicht bloß nach der secundären Structur der fertigen Skelette hypothetisch angenommen ist.)

Die Septen erheben sich nun durch Ablagerung immer neuer Kalkkörperchen an ihrem Rand zu größerer Höhe, wobei ihre Dicke wenig zunimmt. Der Schein, als würden sie viel breiter, den man bei einer Ansicht von oben empfängt, ist bedingt durch mancherlei Krümmungen, die sie während des Wachstums erleiden. Ebenso wie die Septen wächst auch die Mauerplatte, wenn sie auch immer ziemlich viel hinter ihnen zurückbleibt (vgl. Fig. 15), auch erfolgt ihre Erhöhung nicht gleichmäßig am ganzen Rand, sondern hauptsächlich an den Stellen, wo sie mit den Septen zusammenstößt, so dass die Punkte der Peripherie, die in der Mitte zwischen zwei Septen liegen, im Wachstum zurückbleiben (Fig. 15, 16, 17). Dabei wächst die Mauer selten senkrecht nach oben, in der Regel biegt sie sich etwas nach dem Mittelpunkt zu, so dass sie die Gestalt eines sehr abgestumpften Kegelmantels annimmt. Die eben genannten interseptalen Einbuchtungen der Mauer werden nach und nach durch das Entgegenwachsen ihrer seitlichen Ränder immer schmaler, bis sie endlich nur noch als enge Spalten erscheinen (Fig. 17). In diesem Alter erheben sich in der Mitte des Skelettes auf der Basis zwei bis vier kleine Höckerchen, welche zuerst in Form rundlicher Säulchen in die Höhe wachsen. Es sind dies die Anfänge der Columella, welche hier also selbständig angelegt wird, nicht wie bei *Asteroides* aus Fortsätzen der Septen sich aufbaut.

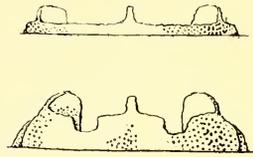


Fig. 15. Seitenansicht von jungen Skeletten in zwei verschiedenen Altersstadien.

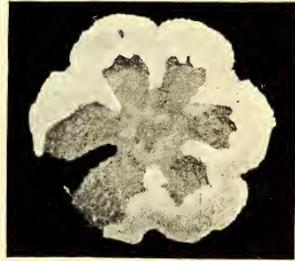


Fig. 16. Abnorm entwickeltes Skelet. An einer Stelle ist noch die Lücke in der Basis. Man sieht, dass diese einem Septum entspricht. Photographie.

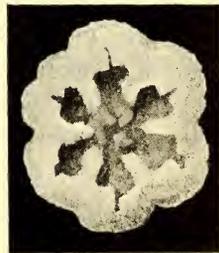


Fig. 17. Ansicht eines jungen Skelets von oben mit Anlage der Columella. Die Ausbuchtungen der Mauer sind auf schmale Spalten reducirt. Photographie.

Von nun an beginnen die Septen, an ihrem freien Rand in einen deutlich gewellten Saum auszuwachsen (Fig. 18), auch die einzelnen Elemente der Columella werden mehr flachgedrückt und beginnen sich zu krümmen. Die Spalten der Mauer aber schließen sich ganz, und an ihrer Stelle ist nun ein ganz besonders energisches Wachstum zu erkennen, welches nicht nur lappenförmige nach innen gekehrte Hervorragungen, sondern genau da, wo sich vorher die Spalte befand, auch eine nahtähnliche Verdickung der Mauerplatte zur Folge hat. Diese Verdickungen sind die Septen 2. Ordnung, wie sich leicht an wenig älteren Skeletten, wo sie deutlich als plattenförmige Erhebungen erscheinen, erkennen lässt (Fig. 18—20). Eine gute Vorstellung von dem Verhältnis der neuen Septen an der Mauer bekommt man bei der Untersuchung von der Länge nach vorsichtig zerbrochenen Skeletten in dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium Fig. 19.



Aufsicht.



Längsbruch.

Fig. 18 und 19. Jugendskelet mit Anlage der Septen 2. Ordnung und der Columella (Fig. 19 einer Muschelschale ansitzend). Photographie.

Auch kann man hier die Höhenverhältnisse von Septen, Mauer und Columella (nur ein Höckerchen ist erhalten geblieben) gut erkennen. Von einer Epithekanlage habe ich an allen bisher beschriebenen Stadien keine Spur gefunden, immer lag die Mauerplatte innerhalb der Leibeswand, im eingezogenen Zustand dicht an sie gedrückt (vgl. dazu die Entwicklung von *Astroïdes*).

Bis zu dem eben geschilderten Entwicklungsstadium habe ich Bildung und Wachstum des Skelettes an Exemplaren verfolgt, die aus Larven gezüchtet waren. Spätere, aber auch mit den vorigen übereinstimmende und deren normale Entwicklung bezeugende Stadien fand ich nicht selten unter dem von Nisita eingebrachten Material, und zwar entweder auf alten Caryophyllienskeletten oder in und auf Balanen und Muschelschalen sitzend. An ihnen beobachtete ich (wie auch an den gezüchteten Skeletten schon angedeutet, Fig. 18—20), wie die Mauerplatte sich später nach oben kegelförmig erweitert und

von ihr die späteren Septen sich erheben (Fig. 21). Wie durch weitere Ablagerungen auf Mauer und Septen die erstere schließlich ganz in den letzteren aufgeht, wurde a. a. O. (Skelet der Steinkorallen) aus einander gesetzt. Hier mag nur kurz erwähnt werden, dass die vorhin schon geschilderten wellenförmig gekrümmten Säume der Septen mit den Elementen der Columella und ebenso diese unter einander verschmelzen. Viel später trennen sich von den Rändern der Septen des dritten Cyclus als mehr und mehr selbständig werdende Lappen die Pali ab, und damit erscheint das ganze Skelet in seiner ausgebildeten Gestalt, wenngleich es bei langer Lebensdauer der Koralle sich durch weiteres Wachstum und starke Verdickung noch recht verändern kann. Eine der auffallendsten, wenn auch in der

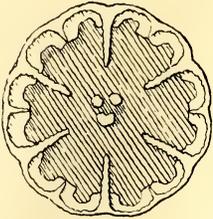


Fig. 20. Schemat. Zeichnung eines ähnlichen Skelettes wie Fig. 18.



Fig. 21. Jugendskelet im Freien gefunden, mit 24, nicht ganz gleichmäßig ausgebildeten Septen. Verschmelzung der Septenränder mit der Columella. Photographie.

Regel viel später und durchaus nicht so regelmäßig, wie man gewöhnlich annimmt, auftretende Veränderung ist das Absterben, resp. Zurückziehen der Leibeswand von dem basalen Theile des Skelettes, welches zu dem Irrthum, die Mauerplatte von *Caryophyllia* liege auf der Außenseite der Weichtheile, Veranlassung gab.

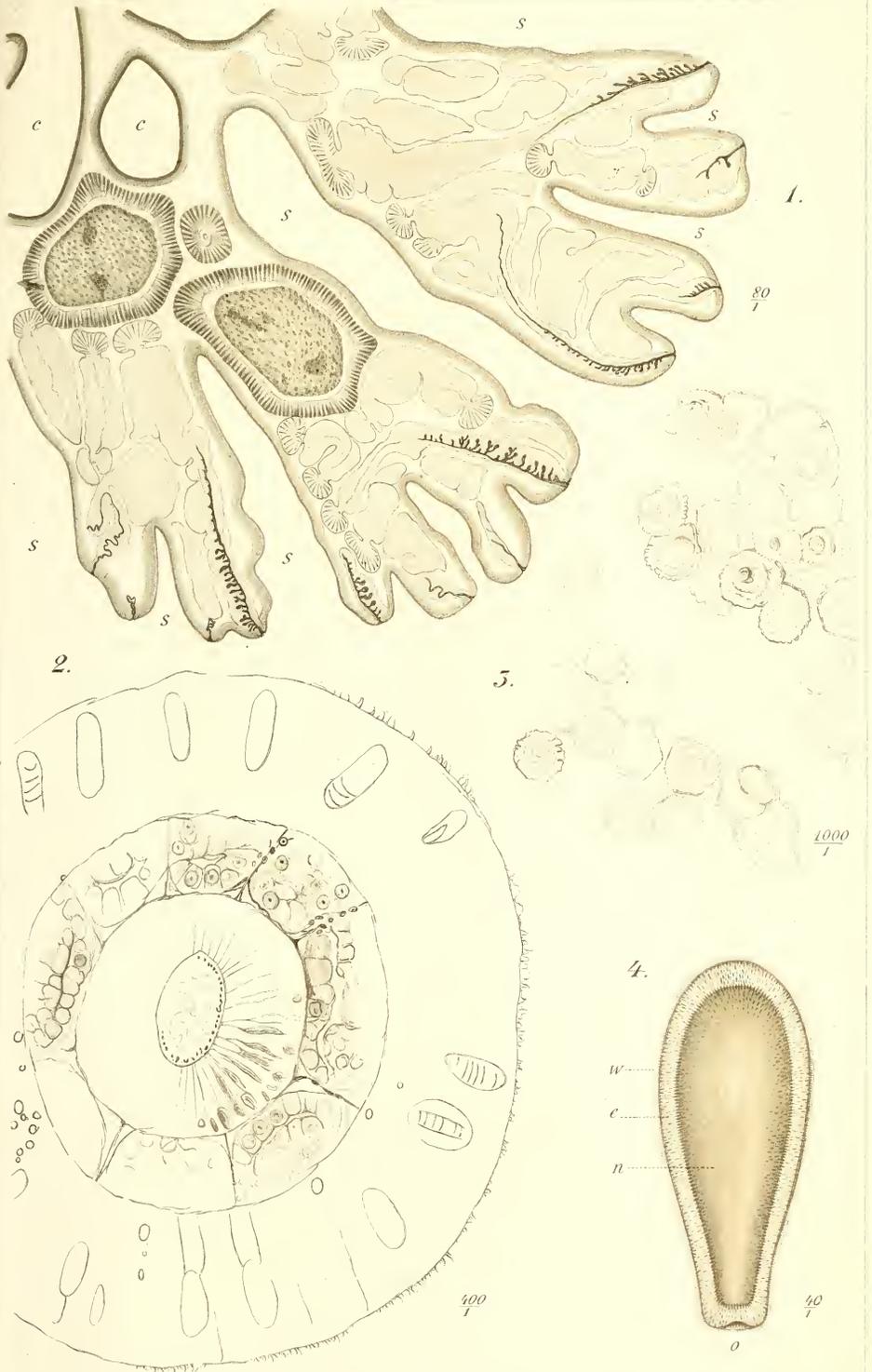
Einige Resultate der obigen Untersuchung habe ich in der Abhandlung »Das Skelet der Steinkorallen« verwerthet. Weiter zu gehen halte ich erst für rathsam, wenn von mehreren Gruppen der »aporosen« Korallen die Entwicklung des Skelettes bekannt sein wird. Die Differenzen, welche sich in dieser Hinsicht zwischen *Astroides* und *Balanophyllia* auf der einen und *Caryophyllia cyathus* auf der anderen Seite ergeben haben, lassen noch manche interessante Thatsache erwarten.

Darmstadt, im Februar 1897.

Erklärung der Abbildungen
auf Tafel 34.

- Fig. 1. Querschnitt durch einen entkalkten Polypen von *Caryophyllia cyathus* von nicht ganz 10 mm Höhe, ungefähr in der Mitte, nur $\frac{1}{4}$ abgebildet, mit drei Larven. Camerazeichnung. — *c* Columella, *s* Septum. Vergrößerung 80fach.
- Fig. 2. Querschnitt durch eine Larve mit acht Parietes, an denen schon die Muskeln sichtbar sind, durch das orale Ende. Camerazeichnung nicht vollständig ausgeführt. Vergrößerung 400fach.
- Fig. 3. Kleiner Theil einer noch sehr jungen Basalplatte, deren Elemente zeigend. Camerazeichnung. Vergrößerung 1000fach.
- Fig. 4. Schwimmende Larve bei durchfallendem Licht nach dem Leben gezeichnet. *w* Wimpern, *e* Ektoderm, *n* Entoderm, *o* primärer Mund. Vergrößerung 40fach.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Koch G. von

Artikel/Article: [Entwicklung von Caryophyllia cyathus. 755-772](#)