Studien über den Bau von Pteroides griseum (Bohadsch).

Von

Albert Niedermeyer.

(Mit 2 Tafeln und 8 Textabbildungen.)

Obgleich unsere Kenntnis der Pennatuliden schon ziemlich alt ist und sich bereits viele Forscher mit diesen auffallenden Meerestieren beschäftigt haben, so bietet dennoch die Anatomie und besonders ihr feinerer Bau noch manche Punkte dar, an die sich Fragen knüpfen, welche einer endgültigen Lösung noch entgegensehen. — Die vorliegende Arbeit, welche auf Anregung des Herrn Prof. Kükenthal in Breslau entstand, soll sich mit einigen dieser Fragen näher beschäftigen; leider war es im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr möglich, auch die Histologie von Pteroides griseum, des häufigsten Vertreters der Ordnung der Pennatuliden in der Adria, eingehender zu behandeln, so wie es ursprünglich beabsichtigt war; es mögen hier vorläufig nur einige Beiträge zur Kenntnis des anatomischen und histologischen Baues mitgeteilt werden, und eine umfassende, insbesondere den feineren Bau im Detail behandelnde monographische Arbeit späterer Zeit vorbehalten bleiben.

Die Arbeit wurde im Sommersemester 1909 im kgl. zoologischen Institut in Breslau begonnen und im Wintersemester 1909/10 in Wien im k. k. I. zoologischen Institut fortgesetzt. Ein Aufenthalt an der k. k. zoologischen Station in Triest bot mir Gelegenheit, Pteroides griseum lebend zu untersuchen, wobei ich auch einige biologische Tatsachen beobachten konnte, die am Schlusse meiner Arbeit Erwähnung finden sollen.

Das Material, das mir zu Gebote stand, war sehr reichlich. Einen großen Teil desselben verdanke ich Herrn Prof. Cori in Triest, ferner einige Exemplare den Herren Prof. Großen und KükenTHAL, sowie Herrn Prof. P. MAYER in Neapel, durch den mir einige als *Pteroides spinosum* beschriebene Exemplare von *Pteroides griseum* var. *longespinosum* zur Verfügung gestellt worden waren, wofür ich an dieser Stelle meinen besten Dank abstatte.

Geschichtlicher Überblick.

Schon in sehr alten Werken finden wir Seefedern erwähnt, so z. B. bei Rondelet 1558, unter dem Namen "pennache du mer", ferner bei Seba als penna marina; ob darunter auch Pteroides griseum gemeint ist, läßt sich nicht mit Sicherheit angeben. — Linné, der in den ersten Auflagen seines "Systema naturae" die Pennatuliden noch nicht berücksichtigt hatte, erwähnt zuerst 1754 (1)¹) in der Beschreibung des Naturalienkabinetts des Königs Adolf Friedrich eine Seefeder, Penna marina, unter der Ordnung der Lithophyta, der vierten Ordnung der "Vermes". Erst in der 10. Auflage des "Systema naturae" beschreibt er Pennatula unter der Ordnung der Zoophyten, der fünften Ordnung der Vermes.

Die Art Pteroides griseum wurde zum ersten Male von Bo-HADSCH 1761 unzweideutig beschrieben, und zwar unter dem Namen Penna grisea (3). BOHADSCH lieferte bereits einige Angaben über die Anatomie des Tieres, doch hatte er noch nicht erkannt, daß es sich um einen Tierstock handle, sondern er betrachtete es als Einzeltier. Es schien ihm unnatürlich, daß Tiere Kolonien bilden könnten. Seine Auffassung kennzeichnet sich am deutlichsten dadurch, daß er die Polypen als "tentacula" ansprach, während er die Tentakel als "filamenta" bezeichnete. An einer Stelle wirft er allerdings' die Frage auf, ob die "tentacula" nicht doch am Ende Polypen sein könnten. — Auch der Frage, ob Pteroides tierischer oder pflanzlicher Natur sei, trat Вонарьсн näher und neigte der Ansicht zu, es als Tier zu betrachten. Bald nach ihm trat auch John Ellis (4) 1764 lebhaft für die tierische Natur von Pteroides griseum, seiner "Grey Sea-Pen", ein. — Die 13. Auflage des "Systema naturae" (8) (GMELIN 1788) bringt auch eine Diagnose von Pennatula grisea als einer eigenen Art. Hier erscheint die tierische Natur des Polypariums bereits festgestellt. - Unsere Kenntnis des Tieres wurde in jener Zeit erweitert durch die Werke von Pallas 1766, Ellis und Solander 1786, Esper 1788 und O. F. MÜLLER 1789. Von diesen Autoren brachte Esper (7) ver-

¹⁾ Die in Klammern gesetzten Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis.

hältnismäßig noch die meisten Angaben über die Anatomie des Tieres, wenngleich diese auch recht spärlich waren. — Lamarck 1816 (11), (2. Aufl. 1836) spaltete die Art Pennatula grisea in mehrere andere Arten: P. granulosa, grisea und spinosa. Die Pennatuliden wurden bei ihm unter dem Namen "Polypes flottants — polypi natantes" zusammengefaßt — eine Bezeichnung, die von einer irrtümlichen Vorstellung herrührte. Die koloniale Natur des Tieres wurde von ihm bereits richtig erkannt, und er verglich auch die Kolonie treffend mit einem Baume.

Von Lamouroux (10) wurde der Versuch gemacht, die Seefedern aus der Klasse der Polypen auszuscheiden, doch schloß sich seinem Beispiele kein anderer Forscher an. - H. D. BLAINVILLE (13) verwarf die Lamarcksche Benennung "polypes flottants", da sie nach seiner Meinung unzutreffend war. - Einer ausführlichen Darstellung würdigte die Pennatuliden Johnston (14) 1847, von dem auch zuerst die Einteilung der "Anthozoa asteroidea", der Octocorallia (Alcyonaria) in die drei großen Familien der Alcyonidae, Gorgonidae und Pennatulidae herrührt. Pteroides griseum wird in diesem Werke allerdings nicht näher beschrieben. - Von Her-KLOTS (16) 1858 wurde das erste Mal Pteroides als eigenes Genus aufgestellt und von Pennatula abgetrennt. Die Ordnung der Pennatuliden heißt bei ihm wie bei CUVIER und ähnlich wie bei LA-MARCK "Polypes nageurs". — Die erste umfassendere Monographie der ganzen Pennatulidenordnung stammt von RICHIARDI (18) 1869. Leider war mir dieses Werk nicht zugänglich; doch scheint auch hier von der Anatomie wenig vorgebracht worden zu sein, da sich in der gesamten späteren Literatur kein Hinweis auf eine dort vorgebrachte anatomische Tatsache findet.

Ungefähr gleichzeitig erschien eine zusammenfassende Katalogisierung der Seefedern des britischen Museums von Gray (19) 1870. Das grundlegende Werk auf dem Gebiete der Pennatulidenforschung bedeutet jedoch die große Monographie von Kölliker (20) 1872. Hier wurde alles bisher Bekannte zusammengefaßt und der Systematik eine neue Grundlage gegeben; aber auch die Anatomie wurde hier zum ersten Male eingehend behandelt. Speziell die Anatomie von Pteroides wird in diesem Werke ausführlich beschrieben. Immerhin finden sich manche unrichtige Deutungen des Baues unseres Tieres; auch hinsichtlich des feineren Baues sind die Angaben noch recht spärlich.

Die späteren Arbeiten über Alcyonarien bewegen sich zum großen Teile mehr auf anatomischem Gebiete. Einzelne Vertreter download unter www.biologiezentrum.at

der Ordnung wurden nunmehr Gegenstand eingehender monographischer anatomisch-histologischer Darstellungen, und endlich wurde auch die Entwicklungsgeschichte studiert. Wilson (24) schilderte die Entwicklung von Renilla. Jungersens (30) Arbeit über "Bau und Entwicklung der Kolonie von Pennatula phosphorea" hat besonders dazu beigetragen, uns eine richtigere Auffassung von der Morphologie der Pennatulidenkolonie zu verschaffen, als sie in Köllikers Werke vertreten wurde. Leider ist jedoch bis jetzt kein Vertreter der Pennatuliden so eingehend anatomisch und histologisch untersucht worden, wie dies bei anderen Alcyonarien, so z. B. Alcyonium durch Hickson (32), Xenia durch Ashworth (33) usw. geschehen ist.

Von Arbeiten, in denen der feinere Bau der Pennatuliden etwas mehr berücksichtigt wird, wären zu erwähnen Bujors Studien an Veretillum (35), ferner Kassianows Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonarien (45), endlich neuerdings eine Arbeit von balss (52).

Synonymik und systematische Stellung.

Penna grisea	BOHADSCH 1761
Grey Sea-Pen	ELLIS 1764
Pennatula grysea	PALLAS 1766
" spinosa	ELLIS und SOLANDER 1786
" grisea	LINNÉ 1788
" spinosa	DELLE CHIAJE 1826
" bigia (grisea)	DELLE CHIAJE 1826
Pteroides latepinnatum	
" spinosum	HERKLOTS 1857
Pteromorpha crispa	
Pteromorpha grisea	GRAY 1870
Pteroides latipinnarum	C = 1970
" spinosum	GRAY 1870
, spinulosum	RICHIARDI 1869
n griseum	KÖLLIKER 1872.

Nach Kölliker (20) zerfällt die Art Pteroides griseum in zwei Varietäten: var. brevispinosum und var. longespinosum. Die letztere entspricht der von einigen Autoren aufgestellten Art Pt. spinosum, die somit nach Kölliker mit Pt. griseum zu vereinigen ist. Nach ihm gehören sechs von Richiardi mit verschiedenen Namen bezeichnete Arten hierzu: Pt. crispum, spinosum, Grayi,

Vogtii, Clausii und Cornaliae. Daß so viele verschiedene Arten aus der einen gemacht wurden, erklärt sich daraus, daß diese äußerst variabel ist; doch finden sich zwischen allen Varietäten Übergänge, daß man sie nicht als eigene Arten beschreiben kann.

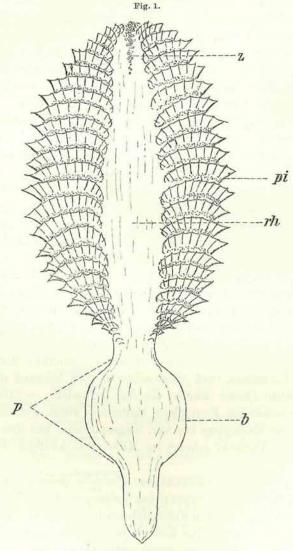
Was die systematische Stellung betrifft, so gehört Pteroides griseum nach der alten Köllikerschen Einteilung zur Zunft der Pennatuleae, die Kölliker den Veretilleae und Renilleae gegenüberstellt. Innerhalb dieser Zunft werden zwei Familien unterschieden, die Penniformes mit deutlich federförmiger Gestalt und die Virgularieae. Die Familie der Penniformes zerfällt in die nach ihren beiden Haupttypen benannten Untertamilien der Pteroidinae und Pennatulinae, die nach anderen Autoren jedoch als vollwertige Familien anzusehen sind. — Die Unterfamilie der Pteroidinae wird vornehmlich vom artenreichen Genus Pteroides gebildet, als dessen typischer Repräsentant Pteroides griseum erscheint. — Diese beiden genannten Unterfamilien erscheinen im neuesten System der Seefedern von Kükenthal und Broch (53) als selbständige Familien und sind trotz der großen äußeren Ähnlichkeit bloß als konvergent gestaltete Endglieder getrennter Reihen aufzufassen.

Vorkommen. Von den zahlreichen Arten von Pteroides kommt in den europäischen Meeren außer der neu beschriebenen Pt. lusitanicum Broch (54) nur die eine, Pt. griseum, vor. Sie findet sich hauptsächlich im Mittelmeere, das als Fundort schon lange bekannt war. Kölliker gibt an, wir hätten durch Richiardi auch das adriatische Meer als neuen Fundort kennen gelernt, doch möchte ich darauf hinweisen, daß dies schon Linne bekannt war. Auch im atlantischan Ozean wurde die Art gefunden. — Die mir zur Verfügung stehenden Exemplare stammten meist aus der Gegend von Pola, drei Exemplare der var. longespinosum aus dem Golf von Neapel. Diese Varietät scheint im Mittelmeer häufiger zu sein als in der Adria.

Äußere Formverhältnisse. Pteroides griseum kann als ein typischer Vertreter der Pennatuliden gelten; es ist eine Kolonie von Oktokorallenpolypen, deren Form sich am besten mit einer Feder vergleichen läßt (Textfig. 1). Die Kolonie ist nach der bilateralsymmetrischen Grundform gebaut; von einem mittleren axialen Teil gehen zu beiden Seiten blättchen- oder flossenförmige Gebilde ab, die alternierend stehen: es sind dies die Pinnae (meist Pinnulae genannt), die Träger der Polypen. Es empfiehlt sich, dieselben Pinnae zu nennen, da der Terminus "Pinnulae" in der Morphologie der Alcyonarienpolypen noch in anderem Sinne gebraucht wird. — Der axiale Teil, der

download unter www.biologiezentrum.at

Stamm (Scapus), differenziert sich in zwei Teile, den Stiel (Pedunculus, Calamus), der frei von Polypen ist und den Kiel (Rhachis),



Schema des Äußeren einer Kolonie von Pteroides griseum.

p Stiel, rh Rhachis, b Bulbus, pi Blättchen, z Zooidstreifen der Rhachis.

den Teil, der zu beiden Seiten die Pinnae trägt (pars polypifera). Mit Rücksicht darauf, daß die ganze Kolonie von einem Primärpolypen abstammt, hat man die untere Seite die basale, die obere die apikale zu nennen. — Wir können also nur eine sagittale Symmetrieebene durch die Kolonie legen. Die Polypen sitzen bloß an einer Seite der Blättchen, während die andere Seite von Polypen frei ist. Die Blätter selbst sind konvex gekrümmt nach der mit Polypen versehenen, konkav nach der entgegengesetzten Seite. Am apikalen Ende der Rhachis finden wir in der Medianlinie, und zwar auf der gleichen Seite wie die Polypen der Blätter einen Streifen von rudimentären Polypen, den "Zooidstreifen der Rhachis". Wir können daher von einer dorsalen und einer ventralen Seite sprechen; nur ist die Frage, wie diese Benennungen für die beiden Seiten anzuwenden sind.

Kölliker (20) verwendet zuerst die Ausdrücke ventral und dorsal, und zwar benennt er die polypenfreie Seite als ventrale, die meist nach abwärts gerichtet ist, wenn die Kolonie flach auf dem Boden des Meeres liegt. Warum er die einzelnen Seiten so benennt, darüber gibt uns Kölliker keine Rechenschaft. "Es ist am zweckmäßigsten so", heißt es einfach. Und doch ist diese Bezeichnungsweise gerade verkehrt. Die Symmetrieverhältnisse des Primärpolypen, aus dem sich die Kolonie entwickelt hat, müssen auch für diese gelten; nun entspricht aber nach Jungersens (30) Untersuchungen über die Entwicklung von Pennatula phosphorea KÖLLIKERS Dorsalseite gerade der Ventralseite des ursprünglichen Polypen, d. h. der Seite, nach der im Alcyonarienpolypen die Muskelfahnen gewendet sind, und an der die Flimmerrinne des Schlundrohres, der Sulcus oder die Siphonoglyphe verläuft. Nach JUNGER-SEN sind daher die Köllikerschen Bezeichnungen zu vertauschen und die früher als dorsal bezeichnete Seite ventral und umgekehrt zu nennen. Da diese Vertauschung der Termini zu Mißverständnissen führen konnte, so wurden verschiedene Vorschläge gemacht, um ihnen überhaupt aus dem Wege zu gehen. So schlug M. MAR-SHALL (26) vor, die Termini "axial" für dorsal und "abaxial" für ventral einzuführen; doch haben sich diese Ausdrücke nicht als passend erwiesen. - In einer späteren Arbeit schlägt Jungersen (37) die Termini "zentrifugal" für dorsal und "zentripetal" für ventral vor, da die Dorsalseite eine zentrifugale, die Ventralseite eine zentripetale Entwicklung der Polypenreihe aufweist. Auch diese Termini haben sich nicht einbürgern können.

BOURNE (34) sucht die Ausdrücke ventral und dorsal überhaupt für alle Alcyonarienpolypen abzuschaffen und verwendet dafür die Worte "sulcar", d. i. die Seite, an welcher der Sulcus (die

download unter www.biologiezentrum.at

Siphonoglyphe) liegt und "asulcar" für die entgegengesetzte Seite. Zur Bezeichnung der Richtungen der Pennatulidenkolonie schlägt er folgende Termini vor: Prorhachis für die Ventralseite, Metarhachis für die Dorsalseite und Pararhachides für die lateralen Seiten. Diese Bezeichnungen sind jedoch auch nicht befriedigend und es scheint mir doch noch am besten, bei den alten Worten dorsal und ventral zu bleiben und im Sinne Jungersens zu verwenden, wie ich dies im Folgenden tun will.

Auch die Blättchen, die Pinnae, sind dorsoventral gebaut. Ihre Basis ist an der gegen die Basis der Kolonie gerichteten Seite immer mit rudimentären Polypen, sog. "Siphonozooiden" besetzt, welche die "Zooidplatte der Blätter" (Kölliker) bilden. Diese Seite nennt Kölliker "Unterseite"; sie ist auch noch gekennzeichnet durch das Vorhandensein von großen Kalkstrahlen, die eine Stütze der Blätter bilden, den "Hauptstrahlen der Blätter" (Kölliker). Die Blätter sind schräg nach oben gerichtet, so daß ihre Oberseite axial, die Unterseite abaxial liegt. Wie im Folgenden noch dargetan werden soll, ist auch richtiger die "Oberseite" als Dorsalseite, die "Unterseite" als Ventralseite zu bezeichnen.

Wenn wir die äußere Form des Stockes weiter betrachten, so erscheint noch unterhalb der Rhachis, an konservierten Exemplaren zwar nicht immer sehr deutlich, aber doch mehr oder weniger ausgeprägt, eine Anschwellung des Stieles, der Bulbus. Die Größe dieses Bulbus ist sehr verschieden und an lebenden Exemplaren kann man sehen, wie er zuweilen mächtig angeschwollen, bald wieder stark zusammengezogen ist.

Größe der Kolonie. Es ist eigentlich unmöglich, exakt ein Maß für die Größe einer Kolonie anzugeben, da die Größe jeder einzelnen Kolonie sehr starken Schwankungen unterworfen ist. Der Stock hat die Fähigkeit, sich durch Wasseraufnahme so mächtig auszudehnen, daß seine Länge das dreifache und noch mehr der Länge in kontrahiertem Zustande beträgt. Beim Konservieren zieht sich die Kolonie naturgemäß mehr oder weniger zusammen, und entsprechend dem Grade der Kontraktion sind die an konservierten Exemplaren gemessenen Größenverhältnisse sehr kritisch zu betrachten. Von den uns zur Verfügung stehenden Exemplaren wurden an 20 die Größenverhältnisse gemessen.

Aus dieser Tabelle läßt sich Folgendes entnehmen: Zunächst zeigt sich deutlich, wie variabel die Größenverhältnisse untereinander sind. Die größte gemessene Länge eines Exemplars betrug 215 mm (Nr. 20); die kleinste hatte Nr. 24 mit 110 mm. Das Längen-

Exemplar Nr	1	2	4	5	6	7	8	9	10	11
Gesamtlänge in mm	116	140	125.5	135	123	127	122	119	171	160
Länge der Feder	70	74	67.5	78	68	74	71	67	93	98
" des Stieles	46	66	58	57	55	53	51	52	73	62
Breite der Feder	42.5	41	36	46	48.5	38	32	47	48	46
, des Stieles	12	15	13	14	15	15	12	12	17	18
" " Bulbus !	18	25.5	16	22	16.5	15	14.5	14	25	21
Bulbus-Stiel-Differenz	6	10.5	3	8	1.5	0	2.5	2	8	3
Breite der Rhachis	19	19.5	11	22	11.5	14	12	11.5	18	15
Breitestes Drittel d. Rhachis		-00	II	I	I	I	I	II	II	I
Länge des Zooidstreifens .	18	15	8	11	11	11	11	14	11	16
Anzahl der links	26	27	26	30	26	25	26	28	29	27
Pinnae rechts	26	27	27	29	26+1	25	25	27	30	27
,				100			100			
Exemplar Nr	12	13	14	15	16	17	18	19	20	24
Gesamtlänge in mm	153	163	153	143	140	132	152	173	215	110
Länge der Feder	94	98	88	86	81	73	102	107	142	57
" des Stieles	59	65	65	57	59	59	50	66	73	53
Breite der Feder	56	62	42	43	38	42	43	62	68	36
" des Stieles	20	16	13	15.5	14	16	13	12	20	14
" " Bulbus	29	20	21	25	17	16	17	14	38	16
Bulbus Stiel-Differenz	9	4	8	9.5	3	0	4	2	18	2
Breite der Rhachis	22	16	16	15	13	13	18	18	24	12
Breitestes Drittel d. Rhachis	Ĩ	II	I	Ĭ	I	II	III	II	I	II
	14	12	13	11.5	15	13	15	17.5	19.5	12
Lange des Zooidstreifens					38	27	21	31	29	26
Länge des Zooidstreifens . Anzahl der 1 links	30	29	27	28	73/01					

verhältnis der Feder zum Stiel beträgt zirka 3:2; bei den Neapeler Exemplaren (Nr. 18-20) fast 2:1. Die Breite der Feder schwankt zwischen 32 (Nr. 8) und 68 mm (Nr. 20); die Breite des Stieles zwischen 12 (Nr. 19) und 20 mm (Nr. 12, 20); die des Bulbus zwischen 14 (Nr. 9, 19) und 30 mm (Nr. 20); die Breite der Rhachis zwischen 11 (Nr. 4) und 24 mm (Nr. 20). Der Zooidstreifen der Rhachis ist am kürzesten bei Nr. 4 mit 8 mm, am längsten bei Nr. 20 mit 19.5 mm. Die größte Anzahl von Blättchen findet sich bei einem relativ kleinen Exemplar, Nr. 16, mit 40 Blättchen an einer Seite, die kleinste Anzahl von 21 hingegen bei Nr. 18, einem der größeren Exemplare. Dieser Unterschied beruht wahrscheinlich auf dem verschiedenen Alter der Kolonien. Die Rhachis erreicht ihre größte Breite in der Mehrzahl der Fälle im ersten Drittel (von unten) ihrer Länge; in sechs untersuchten Fällen im zweiten, in einem Falle sogar im letzten Drittel. Die größte Auftreibung des Bulbus zeigen Nr. 20 mit einer Bulbus-Stieldifferenz von 18 mm und Nr. 2 mit 10.5 mm, bei zwei Exemplaren ist sie gleich Null; der Bulbus ist hier nicht aufgetrieben.

Man sieht, die Größenverhältnisse der einzelnen Teile entsprechen einander oft nicht, es hängt dies eben vom jeweiligen Stadium der Kontraktion und Expansion ab. Ich möchte besonders darauf hinweisen, weil Kölliker auf die Maße ein größeres Gewicht zu legen scheint, als sie es verdienen.

Das Volumen der Kolonie ist dementsprechend auch großen Schwankungen unterworfen. Bei einigen konservierten Exemplaren wurde es durch Eintauchen in einen mit Alkohol gefüllten Meßzylinder gemessen; dabei ergaben sich Werte von 30, 40, 50 und 60 cm³. Lebende Exemplare erreichen jedoch in ausgedehntem Zustande ein noch viel beträchtlicheres Volumen.

Individuenzahl. Eine annähernde Schätzung der Zahl der Individuen, die eine Pennatulidenkolonie zusammensetzen, wurde zuerst von Nutting (48) für Ptilosarcus versucht. Nutting gibt an, daß es zirka 25000 Individuen seien, die in der Kolonie vereinigt sind. Da mir diese Zahl zu hoch gegriffen schien, versuchte ich sie annähernd zu berechnen, kam aber dabei zum überraschenden Ergebnis, daß bei einer mittelgroßen Kolonie von Pteroides griseum die Anzahl sämtlicher Individuen mit 35000 noch lange nicht zu hoch beziffert ist. Die Kolonie, die dieser Schätzung zugrunde liegt, besitzt 27 Blattpaare. An den größeren Pinnae lassen sich die Polypen nicht mehr zählen; daher zählte ich die Hauptstrahlen und rechnete auf jeden Zwischenraum zwischen je zwei Strahlen 10 Polypen, eine Zahl, die sicher nicht zu hoch ist. Auf diese Art fand ich eine Anzahl von 4240 Polypen. Nun kommen noch die Siphonozooide hinzu. Der Zooidstreifen der Rhachis bestand aus 60 Individuen (bei anderen Exemplaren sind es oft noch bedeutend mehr). Die Hauptmenge bilden nun die Siphonozooide der Blättchen. Die kleinsten Zooidplatten auf den jüngsten Pinnae messen zirka 15 mm² (Minimum), die größeren Blätter haben Zooidplatten von 100 mm² (ebenfalls Minimum). Es sind zwar mehr große als kleine Blättchen vorhanden, doch möge angenommen sein, daß die Hälfte (also 27) der Zooidplatten 15 mm², die andre Hälfte 100 mm² messe. Auf einen Quadratmillimeter der Zooidplatte kommen durchschnittlich 10 Zooide; daher 27 Zooidplatten zu 15 $mm^2 = 405 mm^2$, ferner 27 zn $100 \text{ } mm^2 = 2700 \text{ } mm^2$, zusammen also $3105 \text{ } mm^2$, denen die Anzahl von 31050 Zooiden entspricht. Wir haben somit im ganzen zirka 4240 Polypen, 60 Zooide der Rhachis, 31050 Zooide der Pinnae, zusammen also zirka 35000 Individuen und wir können annehmen, daß diese Anzahl oft noch bei weitem übertroffen wird.

Farbe der Kolonie. An konservierten Exemplaren erscheint die Grundfarbe als ein lichtes Grau, das aber in den verschiedenen Körperregionen verschiedene Nuancen aufweist. Unterhalb des Bulbus geht das Grau in einen mehr gelblichen Ton über, an der Rhachis dagegen mehr ins Violette, und zwar ist die Rhachis meist an der ventralen Seite etwas dunkler als an der dorsalen. Wenn man dagegen lebende Tiere beobachtet, so findet man mitunter Kolonien. die eine ganz auffallend bunte Färbung besitzen, welche den Artnamen griseum eigentlich als wenig berechtigt erscheinen läßt. Der Stiel ist da bei manchen Exemplaren tief orangerot gefärbt. Diese Färbung reicht bis zum Bulbus und ist am intensivsten am Ende des Stieles, während sie gegen den Bulbus hin blasser wird. Die Rhachis ist dunkelviolett gefärbt, die Polypen sind in der Farbe sehr variabel und es finden sich mitunter neben Gruppen von weiß gefärbten Polypen solche, deren Farbe heller und dunkler braun ist, oft sind sie sogar tief dunkel gefärbt. Überhaupt ist in der Färbung eine große Variabilität zu bemerken; man findet Polyparien von den verschiedensten Abstufungen dieser Farben. Die eigentümlichste Tatsache ist jedoch die, daß die Farbe bei einer und derselben Kolonie nicht konstant ist. Der Stiel kann heller und dunkler werden und auch die Polypen sind durchaus nicht jederzeit gleich gefärbt, sondern können ihre Färbung verändern. Die Pinnae sind meist grau; ich fand aber auch Exemplare mit fast schwarzen Blättchen. Bei einem Exemplar waren sie durch eine große Anzahl von reifen Eiern in den Gastralräumen der Polypen gelb gefärbt. Auf die histologischen Grundlagen der Färbung wird in einem späteren Kapitel eingegangen werden.

Bei der Konservierung geht die Färbung verloren, besonders die des Stieles, und dies mag wohl die Ursache sein, weshalb das Tier von älteren Autoren, die es nicht lebend gekannt haben mochten, mit dem Namen griseum bezeichnet wurde.

Varietäten. Wie schon Kölliker (20) erwähnt, ist Pteroides griseum eine außerordentlich variable Form, und man kann mehrere deutliche Varietäten unterscheiden, die jedoch durch Übergänge verbunden sind. Die Formen variieren nicht nur in Größe und Farbe, sondern auch hinsichtlich der Zahl der Kalkstrahlen der Blätter, ihrer Länge, der Form und Größe der Blätter usw. Kölliker unterscheidet zwei Hauptvarietäten: eine mit sehr langen, weit vorstehenden Kalkstacheln in den Blättern, die var. longespinosum (auch als eigene Art, Pteroides spinosum aut. beschrieben) und eine zweite, bei der die Kalkstacheln kaum oder nur wenig über die

Polypenzone hervorragen: var. brevispinosum. Von der ersteren Varietät unterscheidet er noch eine subvarietas magnifolia mit außerordentlich großen Blättchen. Unter den mir zur Verfügung stehenden Exemplaren hatte ich auch einige "Pt. spinosum", deren eines vollkommen der subvar. magnifolia Köll. entsprach. Sie wichen von den anderen in folgenden Punkten ab:

- 1. Auffallende Größe der Pinnae,
- 2. Länge der Kalkstrahlen,
- 3. Anzahl der Kalkstrahlen,
- 4. Bedeutendere Größe der Zooide der Rhachis,
- 5. Zooidstreifen sehr breit,
- Zooidplatte der Blätter an ihrem freien Rande stark ausgezackt.

Trotz dieser Unterschiede kann man jedoch beide Formen noch immer in einer Art vereinigen, zumal da sich kein wesentlicher anatomischer Unterschied feststellen läßt. Daher folge ich auch Köllikers Auffassung derselben als Varietäten und nicht der jener Forscher, die die var. longespinosa als eigene Art betrachten.

Anatomischer Teil.

Die allgemeinen anatomischen Verhältnisse von *Pteroides* sind in Köllikers Werke schon hinreichend eingehend geschildert worden, doch wäre im speziellen noch manches hinzuzufügen. Soweit die Verhältnisse von Kölliker beschrieben sind, mögen sie nur kurz rekapituliert werden.

I. Hohlraumsystem.

Für die Wasserversorgung der Kolonie ist ein ausgedehntes Kanalsystem vorhanden, das bei den Pennatuliden überhaupt, insbesondere aber bei Pteroides außerordentlich kompliziert ist. Die nötige Stütze verleiht dabei der Kolonie ein inneres verkalktes Achsenskelett. In dessen Umkreise durchziehen vier große Haupt- oder Sammelkanäle den Stamm seiner ganzen Länge nach, in welche indirekt sämtliche Polypenhohlräume einmünden. Von diesen großen Kanälen unterscheiden wir: einen dorsalen, einen ventralen und zwei laterale. Am besten sind alle Kanäle zu sehen, wenn man einen Stammquerschnitt in der Höhe des Bulbus macht. In der Mitte liegt die Achse in einer bindegewebigen Scheide, um sie herum die vier Hauptkanäle, die durch Scheidewände (Septen,

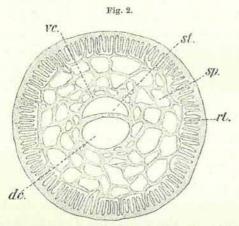
KÖLLIKER) voneinander getrennt sind. Die Septen verbinden die Achsenscheide mit den äußeren Gewebspartien.

Die beiden Lateralkanäle sind nicht, wie Kölliker meint, den beiden anderen morphologisch gleichwertig, sondern nach Jungersen als eine von diesen ganz verschiedene Bildung aufzufassen. Die Hauptkanäle entstehen nach Jungersen, indem sich der verlängerte Gastralraum des Primärpolypen durch eine longitudinale Scheidewand in einen dorsalen und einen ventralen Raum teilt. In dieser Scheidewand entstehen als eigene Bildungen die Lateralkanäle, jedenfalls, wie Jungersen meint, aus erweiterten "Ernährungsgefäßen", ferner das Achsenskelett.

Während diese Verhältnisse bei Pennatula auch in ausgewachsenem Zustande noch erkennbar sind, lassen sie sich beim erwachsenen Pteroides baulich nicht mehr erschließen, da sie hier durch die starke Ausbildung des Schwammgewebes und die komplizierte Anordnung der Kanäle im Stiel stark modifiziert sind und nicht den ursprünglichen Charakter bewahrt haben wie bei Pennatula. An Jugendstadien von Pteroides müßten sie noch deutlich erkennbar sein, solche sind aber noch nicht hinreichend gefunden worden, um die Frage endgültig zu entscheiden. LACAZE-DUTRIERS (28) hat die Furchung des Eies, die Entwicklung der jüngsten Larvenstadien und des ersten, noch solitären Polypen, des "Oozoiten", beobachtet, über die Entwicklung der inneren Organisation vermochte er jedoch nichts zu berichten. Ein wenig mehr erfahren wir darüber durch v. Koch (31). v. Koch ergänzte die Beobachtungen Jungersens an Pennatula durch einige an Pteroides "spinulosus". Nach ihm soll das erste Paar der acht Septen ("Paries") des Primärpolypen in der Mitte verschmelzen und eine Längsscheidewand bilden, in deren Mitte ein deutlicher Strang von Zellen sich findet, welche später die Achse liefern sollen. Der Hohlraum der Larve wird durch diese Scheidewand in zwei Teile geteilt, von denen der eine dem ersten "Interparietalraum", der andere den übrigen sieben Interparietalräumen entsprechen soll. Diese dürftigen Angaben enthalten alles, was wir über die Entwicklung von Pteroides griseum wissen. Wie die Lateralkanäle entstehen, ist noch nicht direkt beobachtet worden. An der erwachsenen Kolonie läßt sich nur so viel sehen, daß die lateralen Kanäle bedeutend kleiner und kürzer sind als die medianen, von denen sie auch durch ihren eigenartigen Verlauf abweichen.

Im untersten Ende des Stieles, unterhalb der Endigung der Achse, finden wir nur die beiden medianen Kanäle, getrennt durch eine Längsscheidewand, das Septum terminale Köllikers. Der dorsale Kanal ist meist größer als der ventrale, der hier im Querschnitt oft nicht rund, sondern halbmondförmig erscheint. Wenn wir einen höher gelegenen Querschnitt betrachten (Textfig. 2), so finden wir außerhalb der beiden Längskanäle eine Schichte von spongiösem Gewebe, mit unregelmäßig angeordneten Hohlräumen, die mehr oder weniger horizontal, d. h. senkrecht zur Hauptachse des Tieres verlaufen und sich mit kleinen horizontalen Spalten ins Innere der Hauptkanäle öffnen.

Gegen die Peripherie folgt eine Schicht von radiär gestellten Mesogloealamellen, zwischen denen regelmäßige Längskanäle ver-



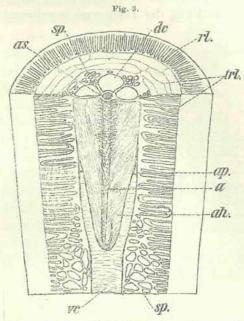
Schematischer Querschnitt durch den unteren Teil des Stieles von Pteroides griseum.
vc ventraler, dc dorsaler Hauptkanal, st Septum terminale, sp Schwammgewebe, rl radiale Lamellen der Längsmuskelschicht.

laufen und in deren innerem Belage sich zahlreiche Muskelfibrillen vorfinden, die longitudinal von der Basis zum Apex der Kolonie binziehen. Diese Schicht findet sich als periphere Schicht im ganzen Stiel; immer sind außen die radialen Lamellen. an denen sich die großen Längsmuskelzüge anlegen, dazwischen ein System von longitudinalen Hohlräumen. Diese Schicht ist auch meist durch eine dunklere bräunliche Färbung ausgezeichnet. Sonst zeigt der Stiel in den verschiedenen Höhen einen sehr verschiedenen Bau.

Wenn wir weiter oben einen Querschnitt betrachten, etwa in der Höhe, wo die Achse endigt, finden wir wieder peripher die radialen Lamellen; die innere spongiöse Schicht hat in ihrem Kanalsystem einen regelmäßigeren Bau angenommen; die Kanäle verlaufen nun quer zwischen quergestellten Lamellen, was besonders deutlich am Längsschnitt zu sehen ist (Textfig. 3).

Vom basalen Ende des Achsenskletts an nach aufwärts finden wir auch die lateralen Hauptkanäle vor. In alle vier Sammelkanäle öffnen sich die benachbarten Kanäle und Kanälchen durch horizontale Öffnungen. Wenn wir weiter aufwärts, in die Gegend des Bulbus kommen, finden wir außen wieder die Schicht von Radiärlamellen, die inneren Schichten dagegen haben sich im Bau bedeutend kompliziert (Textfig. 3 und 4).

Anstatt der einfachen horizontalen Querlamellen finden sich entsprechend der starken Ausbildung der Ringmuskulatur in dieser Partie ringförmig angeordnete Bindegewebslamellen, zwischen denen die Querkanäle in ringförmiger Anordnung verlaufen. Man könnte diese Lamellen Transversallamellen nennen. Sie nehmen weiter



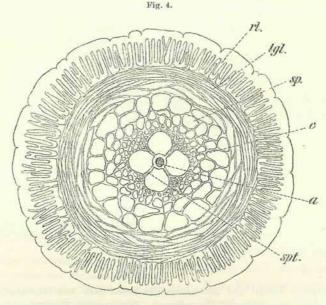
Schematischer Längs- und Querschnitt durch den Stiel von Pteroides griseum in der Höhe der unteren Achsenendigung. Der ventrale Hauptkanal ist dabei längs eröffnet gedacht.

a Achse, as Achsenscheide, ah Achsenhülle, dc dorsaler, vc ventraler Hauptkanal, ap Mündungsstellen der lateralen Kanäle in den ventralen Hauptkanal, rl Radiallamellen, trl Transversallamellen, sp Schwammgewebe.

oben in ihrem zentralen Teile eine mehr schräge Richtung ein und gehen schließlich in tangentiale Lamellen über (Textfig. 4 und 5). Nach innen gegen die Sammelkanäle zu wird das Gewebe mehr spongiös, mit größeren Höhlungen im peripheren Teile, die nach innen gegen die Achse hin immer kleiner werden; sie münden auch wieder durch Öffnungen in den Achsensepten in die Hauptkanäle.

An Längsschnitten durch diese Partie sieht man deutlich, wie die Transversallamellen, die Träger der starken Ringmuskulatur, wulstartig ins Innere des Stieles vorspringen. Es ist dies der "sphincter pedunculi" (Kölliker) (Textfig. 5).

Noch weiter oben, wo der Stielbulbus aufhört, verschwindet die ringförmige Schicht der Transversallamellen allmählich, indem die Kanäle zwischen ihnen immer unregelmäßiger werden; die Lamellen nehmen eine schräg nach abwärts verlaufende Richtung an und zwischen ihnen entstehen immer größere Hohlräume, so daß endlich an der Übergangsstelle des Stiels in die Rhachis die Radiärlamellen ohne Vermittlung der Transversallamellenschicht direkt in



Schematischer Querschnitt durch den Stiel in der Höhe des Bulbus.

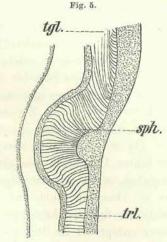
a Achse, spt Achsensepten, c Achsenkanäle, sp Schwammgewebe, tgl Tangentiallamellen, rl Radiallamellen.

die Spongiosa übergehen. Die Spongiosa gewinnt immer mehr an Ausdehnung und drängt alle anderen Schichten zurück, schließlich besteht fast die ganze Masse der Rhachis aus Schwammgewebe, das auf dem Querschnitte keine regelmäßige Anordnung der Kanäle mehr erkennen läßt. Nur auf dem Längsschnitte durch die Rhachis kann man noch eine gewisse regelmäßige Anordnung der Kanäle des Schwammgewebes erkennen, indem letztere im unteren (basalen) Teil der Rhachis mehr schräg parallel, im oberen (apikalen) mehr horizontal parallel verlaufen. Auf dem Querschnitt sieht man aber nur ein regelloses Gewirr von Kanälen. Auch die vier Hauptkanäle

verlieren vom Grunde der Rhachis an ihre radiäre Anordnung. Die Septa der Achse werden zunächst sehr breit und bekommen in

ihrem Inneren schwammige Hohlräume; schließlich werden sie durch das Überhandnehmen des Schwammgewebes immer undeutlicher und verlieren sich in diesem vollständig.

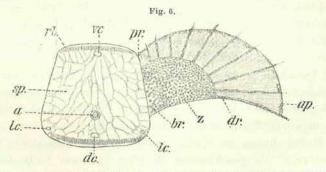
Damit im Zusammenhange steht die Erscheinung, daß auch die Hauptkanäle aus ihrer axialen Lage verdrängt werden. Der dorsale Kanal, der größte, verläuft median, ebenso der ventrale, doch sind beide der Peripherie ganz nahe gerückt. Die beiden lateralen Kanäle dagegen werden sehr schmal und verlaufen an der Dorsalseite an den äußeren Kanten der Rhachis; sie verschwinden bald völlig im Schwammgewebe. Die Radiärlamellenschicht ist in dieser Region sehr reduziert und beschränkt sich bloß noch auf die Ventral- und



Schema des Verlaufes der Lamellen in einem Längsschnitt durch den Sphinkter des Stieles.

sph Sphinkter, trl Transversallamellen, tgl Tangentiallamellen.

Dorsalseite; lateral fehlt sie, da ja an den Seiten die Gastralräume der Polypen aus den Blättern einmünden. Demgemäß finden sich



Schematischer Querschnitt durch die Rhachis mit einem seitlich ansitzenden Blättchen. de dorsaler, ve ventraler, le lateraler Hauptkanal, a Achse, sp Schwammgewebe, rl Radiallamellen, br basaler Rand des Blättchens, dr distaler Rand, ap apikaler Rand, pr proximale Ansatzstelle, z Zooidplatte.

auch die großen Retraktorenzüge bloß dorsal und ventral, während lateral nur sehr schwache, kurze Längsmuskelzüge zwischen den Pinnae vorkommen (Textfig. 6).

Die Achse verläuft in der Rhachis ganz lose in einem Kanal liegend, ohne, wie im Stiel, mit dem umgebenden Gewebe fest verbunden zu sein. Dieser Kanal setzt sich auch noch über die apikale Endigung der Achse hinaus als ziemlich ansehnliche Höhlung fort; außerdem findet man gegen das Ende der Rhachis zu nur noch die beiden medianen Längskanäle. Die Radiallamellenschicht mit der Längsmuskulatur setzt sich, wenn auch nur noch sehr schwach, bis zum Ende der Rhachis fort; die medianen Kanäle haben am apikalen Ende keine eigenen Ausmündungsöffnungen, sondern stehen durch die Zooide des "Zooidstreifens der Rhachis" mit dem äußeren Medium in Verbindung.

Da wir das ganze komplizierte Hohlraumsystem des Stammes von einem Primärpolypen abzuleiten haben, so können wir es nur verstehen, wenn wir die Ergebnisse von Jungersens Untersuchungen an Pennatula auch auf Pteroides übertragen. Nach ihm ist der Hohlraum des Primärpolypen durch eine Längsscheidewand geteilt; dieser entspricht im Stamme alles, was sich zwischen dem dorsalen und ventralen Kanal befindet. Die Scheidewand ist hier nur durch die starke Ausbildung des Schwammgewebes - ein Charakter, der mit dafür spricht, daß Pteroides eine mehr spezialisierte Form ist - sekundär verändert. Nur im untersten Teile ist diese Scheidewand noch unverändert erhalten - das Septum terminale Kölli-KERS. Das basale Achsenende ragt, von den Enden der Achsensepten umhüllt, in den ventralen Kanal hinein. Dieses Verhalten ist nach JUNGERSEN als eine durch das Wachstum der Achse entstandene bruchsackartige Ausstülpung der Scheidewand aufzufassen. Wenn daher Kölliker sagt: "Die "dorsalen" (richtig ventralen) Septen bilden in eigentümlicher Weise verschmelzend eine Platte . . . das Septum terminale", so ist dies unrichtig, da dasselbe nicht zwei verschmolzenen Achsensepten homolog ist, vielmehr ist es die primäre Scheidewand. Auch im folgenden Punkte drückt sich Köl-LIKER nicht treffend aus: "Die lateralen und der "dorsale" Kanal fließen unten in einen einzigen Raum zusammen, während der "ventrale" als geschlossene Bildung bis zum Ende des Stieles besteht." - Die lateralen Kanäle münden vielmehr durch schmale Öffnungen in den ventralen Kanal (den dorsalen Köllikers) zwischen der bruchsackartigen Ausstülpung und dem Septum terminale. Nach Köllikers Auffassung wäre ja der ventrale Raum des Stielendes nicht dem ventralen Hauptkanal homolog, sondern eine neue Bildung, die den drei vereinigten Kanälen entspräche.

2. Frage nach dem Vorhandensein basaler Öffnungen.

Es ist nun die Frage zu behandeln, ob am basalen Ende des Stieles die beiden Hauptkanäle nach außen münden. Dies ist eine in der Literatur schon oft behandelte Streitfrage, bezüglich derer die widersprechendsten Ansichten geäußert worden sind. Ich will in Kürze die Meinungen der verschiedenen Autoren erwähnen; eingehender ist die Literatur hierüber besprochen bei E. M. Musgrave (50).

LINNÉ (2) gibt bei der Diagnose von Pennatula an ein "os baseos commune rotundum".

Bонарси (3) leugnet das Vorhandensein eines basalen Mundes.

ELLIS (4) bestreitet dies ebenfalls.

ELLIS und SOLANDER (6): "They have no opening at the bottom."

O. F. MÜLLER (9) erwähnt einen basalen Porus bei Kophobelemnon.

Delle Chiaje (12) beschreibt basale Poren: "Lo stipite centrale negli estremi assottigliato e con due particolare aperture."

H. D. BLAINVILLE (13): "prolongées par un renflement percé de quatre ouvertures terminales."

Kölliker (20) schreibt nun darüber: "Am untersten Ende des Stieles scheinen die beiden hier allein noch vorhandenen Räume auch noch zusammenzufließen und mit einer einzigen sehr feinen Öffnung auszugehen, welche schon Delle Chiaje gesehen hat; doch muß ich in Betreff der Frage, ob hier eine einzige oder zwei Öffnungen sich finden, eines ganz bestimmten Urteils mich enthalten."

SCHULTZE 1875 bestätigt KÖLLIKERS Beobachtung.

HUBRECHT 1882 und MARSHALL (26) dagegen waren nicht imstande, dies zu tun.

Jungeren (30) sagt sogar, er wäre nicht in der Lage gewesen, auch auf Schnittserien (bei *Pennatula*) Öffnungen an der Basis nachzuweisen.

Demgegenüber ist es sehr auffallend, daß Musgrave (50) bei Pennatula und Pteroides eine ganze Anzahl größerer und kleinerer Öffnungen im Stielende beschreibt, deren Vorhandensein sie durch Injektion gefärbter Flüssigkeiten nachgewiesen haben will. Es liegt nahe zu vermuten, daß diese von Musgrave beschriebenen Öffnungen künstliche Rupturen sind, entstanden durch den Druck

der Injektionsflüssigkeit auf die am Stielende so zarten Gewebe. Ich habe die Stielenden einer ganzen Reihe von Exemplaren von Pteroides griseum, außerdem einer Pennatula rubra untersucht und zwar zunächst mit einer binokularen Lupe in auffallendem Licht, und nach Aufhellung in Cedernöl in durchfallendem Licht, ferner an einer größeren Anzahl von Schnittserien und kam dabei zu folgenden Ergebnissen:

Das basale Ende des Stieles erscheint bei äußerer Betrachtung mit der Lupe mitunter in Form einer Papille vorgewölbt; doch fand ich bei einigen Exemplaren eine zentrale Grube, die ich zuerst für eine terminale Öffnung hielt; dies war jedoch, wie sich bei genauerer Prüfung herausstellte, eine Täuschung, denn die Grube setzt sich nicht bis ins Innere fort, sondern ist offenbar bloß eine durch Kontraktion entstandene Einsenkung der vorerwähnten Papille. Ich versuchte nun, die Frage durch Anfertigung von Mikrotomschnitten zu entscheiden. Da die Bilder, die ich auf Schnitten von Pteroides erhielt, sehr kompliziert waren, studierte ich die Verhältnisse zunächst an der einfacher gebauten Pennatula rubra. Hier sieht man an Längsschnitten durch das Stielende mit unzweifelhafter Sicherheit, daß der dorsale und der ventrale Hauptkanal getrennt nach außen münden. Das Lumen der Öffnungen war hier relativ groß und betrug 0.14 mm. Das Septum terminale ist ziemlich kompakt und stark; die dicken äußeren Wandungen des Stieles sind von feinen Hohlräumen eines dichten Schwammgewebes durchsetzt. Andere Öffnungen als die beiden erwähnten konnte ich nicht finden.

Bei Pteroides sind diese Verhältnisse viel komplizierter. Die äußeren Wände sind nämlich dadurch, daß sie auch im untersten Teile des Stieles von einem Schwammgewebe mit großen Hohlräumen erfüllt sind, lockerer geworden. Ferner bemerkt man bei Betrachtung des basalen Stielendes eine Anzahl feiner, radialer Falten, die zum terminalen Zentrum hin verlaufen, offenbar durch die Enden der Longitudinalmuskellamellen des Stammes hervorgerufen. Dadurch wird es sehr erschwert, auf Schnitten den Verlauf der Hauptkanäle bis zu ihrer Mündung zu verfolgen. Auf Querschnitten sieht man oft eine Anzahl scheinbarer Öffnungen, die aber nur dadurch entstehen, daß die erwähnten Faltungen durchschnitten sind. Doch gelingt es auch hier, an Längsschnitten die Öffnungen der beiden Hauptkanäle zu finden und zu konstatieren, daß diese getrennt ausmünden. Das Septum terminale trennt sie auch hier bis ans Ende und Köllikers Meinung, daß die beiden Räume in

einen einzigen zusammenfließen, ist irrig. Das Lumen der Öffnungen ist hier im Mittel bloß 0.02 mm, und ist nur kapillär.

Schwieriger ist die andere Frage zu entscheiden, ob außerdem noch Öffnungen vorhanden sind, wie sie Musgrave beschreibt. Ich glaube mit Sicherheit sagen zu können, daß sie nicht vorhanden sind. Was auf Schnitten allenfalls als derartige Öffnung imponieren könnte, stellt sich bei näherer Betrachtung bloß als Faltung der Wand heraus. Die Verhältnisse sind also im wesentlichen dieselben wie bei Pennatula, nämlich die beiden medianen Hauptkanäle öffnen sich durch je eine sehr feine Öffnung nach außen. — Die Hauptkanäle stehen in direkter Verbindung mit den Kanälen des Schwammgewebes, durch dessen reichliche Entwicklung die Verhältnisse nur ein wenig schwerer zu überblicken sind.

Andere Öffnungen als die beiden erwähnten sind hier nicht vorhanden, und ich bin der Meinung, daß die von Musgrave beschriebenen Öffnungen künstliche Zerreißungen sind. Einer Injektion von Flüssigkeit hält die zarte Wand am Ende des Stieles nicht stand. — (Vielleicht dienen die radialen Falten bei *Pteroides* auch zur Erhöhung der Festigkeit der dünnen Wand, während sie bei *Pennatula* nicht nötig sind.) — Ich fasse also die Ergebnisse zusammen:

- 1. Bei *Pennatula* und *Pteroides* münden der dorsale und ventrale Hauptkanal mit je einer sehr feinen Öffnung getrennt nach außen;
 - 2. das Septum terminale bleibt bis zum Ende erhalten;
- 3. weitere Öffnungen als die beiden erwähnten sind nicht vorhanden.

3. Das Achsenskelett.

a) Form. Das Achsenskelett, das die Kolonie in ihrer Mitte der Länge nach durchzieht, erscheint als gerader, stielrunder, an beiden Enden sich verjüngender Stab. Die beiden Enden erscheinen bei konservierten Exemplaren immer hakig umgebogen. Die Achse selbst ist von einer bindegewebigen Scheide, der "Achsenscheide", umgeben; an ihrem basalen Ende bilden die Enden der Axialsepten eine eigenartige Hülle, die als "Achsenhülle" von der Achsenscheide zu unterscheiden ist. Eine ähnliche Umhüllung besitzt auch das apikale Achsenende. Diese Hüllen weisen eine schräg verlaufende Faserung auf, die durch starke Muskelzüge hervorgerufen wird.

Was die eingebogenen Enden der Achse betrifft, so liegt nach Kölliker das basale Ende meist im "ventralen" Kanal und ist nach der "dorsalen" Seite hin umgebogen; doch kann hie und da auch das umgekehrte Verhalten vorkommen. Auf diesen Punkt hin untersucht, zeigten meine Exemplare gerade das Gegenteil: von 22 Exemplaren lag das Achsenende bei 20 im "dorsalen" Kanal (hier im Sinne Köllikers) und war "ventral"wärts umgebogen; nur in 2 Fällen war es umgekehrt orientiert. Das von Kölliker als das ungewöhnlichere angegebene Verhalten ist daher als das regelmäßige zu bezeichnen.

Das apikale Achsenende variiert häufiger, was Stärke und Richtung seiner Umbiegung betrifft; meist ist es zwar nach der Ventralseite, hie und da aber auch dorsalwärts gebogen; sogar seitliche Umbiegung wurde hier einmal beobachtet. Während das basale Ende meist eine ganz bestimmte Form der Umbiegung zeigte, war das apikale bald sehr schwach in Form eines weiten Bogens gekrümmt, bald wieder so stark zurückgebogen, daß es an der Achse fast 1 cm weit herabreichte und derselben ganz nahe anlag. Dieses Verhalten hängt noch mit einem anderen aufs engste zusammen. Die Achsenenden liegen nämlich bei verschiedenen Kolonien in sehr verschiedener Entfernung vom Ende der Kolonie. Als Regel kann dabei gelten, daß das basale Ende der Achse nicht so weit vom basalen Ende des Stieles entfernt ist wie das apikale Ende der Achse vom apikalen Ende der Rhachis. Ich gebe hier einige von den zahlreichen ausgeführten Messungen wieder:

Exemplar Nr	1	2	3	4	5	10	16	18	24
basaler Abstand	8	29	0	12	14	25	5	13	5
apikaler "	30	38	0	8	20	38	24	46	11

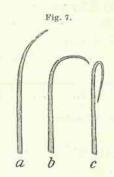
Die Unterschiede sind sehr auffallend; doch erklären sie sich in sehr einfacher Weise dadurch, daß die Entfernung der Achsenenden von den Enden der Kolonie vom Zustande der Kontraktion letzterer abhängt. Bei dem am stärksten ausgedehnten Exemplare Nr. 2 lag das basale Achsenende hoch oben im Stiel, noch im Bulbus, 29 mm vom basalen Ende der Kolonie entfernt; bei dem äußerst stark kontrahierten Exemplare Nr. 3 war der Abstand beiderseits gleich Null. Sehr stark ausgedehnt waren auch Nr. 10 und 18. Nun zeigte es sich auch, daß bei den stark kontrahierten Exemplaren die Achse stark umgebogen, bei den ausgedehnten dagegen bloß leicht gekrümmt war. Die Textfig. 7 a und b zeigt die Achsenenden von zwei gut ausgedehnten Exemplaren (Nr. 5 und 18), daneben das von Nr. 4 (Textfig. 7 c), einem ziemlich stark zusammengezogenen Exemplar; der Unterschied ist augenfällig. — Mit diesen Tatsachen

stimmen einige Angaben in der Literatur gut überein, in denen die Ansicht vertreten wird, daß durch die Aktion der muskulösen Achsenhülle die Krümmung der Achse bewirkt werde. So schreibt Bohadsch (3): "Ope ligamenti superioris extremum ossiculi in arcum valde angustum contrabitur, quod tamen in vivo animali vel in arcum majorem vel omnino in lineam rectam extendi conjecturare licet." Dieser Vermutung von Bohadsch schließt sich auch Delle Chiaje (12) an: "P. grisea communica con cinque grandi cavità vale a dire la centrale piu ampia destinata a contenere l'asse legnoso, cilindrico, assottigliato sopra e sotto, dritto nello stato di vita, ricurvato dopo la morte."

Diese Meinung wurde neuerdings wieder von EDITH M. MUS-GRAVE vertreten. MUSGRAVE scheint jedoch diese Verhältnisse auch

nicht durch Augenschein konstatiert zu haben, sonst könnte sie nicht angeben, daß die Achse im Zustande voller Ausdehnung vom oberen bis zum unteren Ende der Kolonie reicht. Es ist einfach ein Ding der Unmöglichkeit, daß sich die hornige, zum Teil verkalkte Achse so weit erstrecken kann.

Veranlaßt durch diese Angaben, versuchte ich eine Nachprüfung derselben, indem ich ein lebendes, stark ausgedehntes Exemplar durch einen scharfen Schnitt rasch öffnete. Hier



Umgebogene Achsenenden von drei Exemplaren bei verschiedenem Grade der Kontraktion der Kolonie.

konnte ich tatsächlich beobachten, daß die Achse gerade gestreckt war und sich bei der nun erfolgenden Kontraktion der Kolonie an beiden Enden umbog. Damit erscheint also der Beweis für die Richtigkeit der obigen Vermutung erbracht.

Balss (52) sieht in der Beschaffenheit der Achse bei Pennatula und Pteroides eine Anpassung an das Leben in bewegtem Wasser, indem bei diesen Tieren die Achse im Zustande voller Expansion des Körpers nur einen kleinen Teil desselben durchzieht; bei anderen Pennatuliden des bewegten Wassers, wie Veretillum und Cavernularia wird sie gar rudimentär oder fehlt ganz. Eine starre, den ganzen Körper durchziehende Achse brächte im bewegten Medium wenig Nutzen, setzt hingegen die Tiere leicht der Gefahr des Zerbrechens aus.

An dieser Stelle möchte ich auch eine merkwürdige Mißbildung der Achse erwähnen, wie ich sie beim Exemplar Nr. 16 fand.

Hier war das apikale Ende der Achse doppelt; neben dem einen Ende, das den direkten Abschluß der Achse bildete, lag in der Achsenhülle eingeschlossen ein zweites, viel schwächeres, 17.5 mm lang, das nicht mit der Hauptachse verbunden war. Das erstere war kräftig, fast so stark wie die Mitte der Achse, vollständig verkalkt und hart und nicht mit der charakteristischen Umbiegung, sondern mit einem verdickten Knötchen versehen. Das zweite war schwach und dünn und sehr weich und zeigte die typische Umbiegung. — Jedenfalls war hier im Verlaufe des Wachstums das obere Ende einmal abgebrochen, und das abgebrochene Stück blieb in der Achsenhülle unverändert erhalten, während der Stumpf gerade weiterwuchs, aber pathologisch verändert an der Bruchfläche mit einem Kölbchen abschloß.

b) Länge der Achse. Die Länge der Achse ist keinen großen Variationen unterworfen; die geringste gemessene Länge betrug 90 mm, die größte 115 mm. Bei den daraufhin untersuchten Exemplaren ergaben sich folgende Zahlen.

Exemplar Nr	3	24	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Länge der Achse in mm .	109	98	101	115	94	90	95	102	93	101	109	111	100

Als Mittelwert kann man demnach 100 mm angeben. Die Dicke der Achse beträgt in der Mitte zirka 3 mm, gegen die Enden zu wird sie immer geringer.

- c) Farbe der Achse. In der Mitte ist die Achse meist ganz weiß, während sie an den Enden sehr oft gelb oder braun gefärbt ist; oft sind die zentralen Partien anders gefärbt als die peripheren. Bei einigen Achsen fand ich die peripheren Teile braun, die zentralen weiß gefärbt, doch traf ich auch das umgekehrte Verhalten an.
- d) Substanz der Achse. Die Achse besteht aus Hornsubstanz, die durch Kalkeinlagerung sehr starr geworden ist. Die Verkalkung hat aber nicht die Enden der Achse ergriffen, die noch aus reiner Hornsubstanz bestehen und daher weich und biegsam sind. Nach Fremy enthält die Achse von Pteroides 31—40% Mineralsubstanz, die von Pennatula 45—48%. Kölliker (17) hat zuerst die Grundsubstanz der Achse für Hornsubstanz, später (20) für Bindegewebe erklärt, "da dieselbe in ihren chemischen, optischen und mikroskopischen Eigenschaften mit der Bindesubstanz der Scheide übereinstimmt".

Auf Grund der darauf gerichteten Untersuchungen scheint mir die erste Meinung Köllikers insofern die richtigere zu sein, als die Grundsubstanz der erwachsenen Achse vorwiegend aus Hornsubstanz besteht und sich von der Bindesubstanz der Scheide in wesentlichen Punkten unterscheidet. Doch ist diese Hornsubstanz aus gewöhnlicher Bindesubstanz durch einen Verhornungsprozeß entstanden und auch in der erwachsenen Achse lassen sich noch Spuren der letzteren Substanz erkennen.

Auch nach Reichard ist das Cornein der Hauptbestandteil der Pennatulidenachsen.

- e) Hinsichtlich der morphologischen Bedeutung der Achse der Alcyonarien stehen sich heute zwei Theorien gegenüber, von denen die eine, hauptsächlich durch v. Koch (22) vertreten, die Achse für eine kutikulare Ausscheidung des Ektoderms, geliefert vom Fuße des Primärpolypen, hält - eine Ansicht, die in früherer Zeit von EHRENBERG und MILNE-EDWARDS aufgestellt wurde. Die andere Ansicht, von Lacaze-Duthiers begründet, von Kölliker (17) und in neuerer Zeit von STUDER (21 und 27) und SCHNEIDER (38) vertreten, hält die Achse für eine Bildung, die aus Verkalkung respektive Verhornung innerer Teile entsteht. In einer Arbeit über Bau und Entwicklung der Achse von Gorgonia Bertholoni LMX. stellte Studer (21) fest, daß die Achse in ihrer Wachstumsregion durch Verhornung mesenchymatischer Spicula neugebildet wurde. Die Spicula sind nach Studer am Aufbau der Hornachse der "Holaxonier" stark beteiligt. Später (27) trat STUDER auch der Ansicht v. Kochs entgegen, daß das Achsenepithel, wenn es vorhanden ist, ein Beweis für die ektodermale Abstammung der Achse von der Fußscheibe aus sei. Das Vorhandensein eines Achsenepithels an sich ist noch gar nicht beweisend. Die Streitfrage ist bis jetzt noch nicht endgültig entschieden, da man die Entwicklungsgeschichte nicht kennt; das Studium des histologischen Baues der Achse allein ist wohl nicht ausreichend, ein endgültiges Urteil über diese Frage zu fällen.
- f) Feinere Struktur der Achse. Bei mikroskopischer Untersuchung von Querschnitten durch die entkalkte Achse fallen zwei Substanzen auf, die sich schon durch verschiedene Färbbarkeit unterscheiden. Die eine färbt sich mit Hämatoxylin-Orange blau und weist eine konzentrisch-wellige Struktur auf; sie überwiegt in den weichen Endteilen der Achse. Die andere färbt sich orange bis braun, besitzt radiale Struktur und überwiegt vornehmlich in den älteren, verhärteten Teilen der Achse. Im Inneren des Quer-

schnittes findet sich ein Kern von blauer Tinktion, dessen Bau konzentrische Schichtung verrät; die einzelnen Ringe sind hier stark gewellt. An Schnitten durch die jüngsten Teile erscheint dieser Kern homogen; erst nach und nach nimmt er die konzentrische Struktur an.

Die radialen Fasern stimmen in ihrem Aussehen sehr mit Bindegewebsfasern überein. Kölliker (17) beschreibt auch ähnliche Fasern als Bindegewebsfasern, die in die Skelettachse hineinwüchsen.

Ferner treten in der Achse auch zellige Elemente auf. Im weichen Teile derselben sind sie bedeutend häufiger und größer als in den älteren Teilen. Sie atrophieren später und verlieren die Kerne. Schließlich verschwinden sie ganz im Gewebe der Achse. Wir haben es hier wohl mit den von Schneider (38) bei Gorgoniden beschriebenen Calycoblasten und Spongioblasten zu tun, denen die Verhornungs- und Verkalkungsprozesse in der Achse zuzuschreiben sind.

Auf Längsschnitten erscheint die Struktur der Achse longitudinalfaserig. Auch hier lassen sich, freilich weniger deutlich als auf den Querschnitten, zwei verschiedene Faserarten unterscheiden. Mit van Gieson-Färbung erscheinen die einen rot, die anderen gelbbraun. Mit Hämatoxylin-Orange behandelt, zeigt die Achse außen eine dunkler braun gefärbte Schicht, in der sich zahlreich Reste von Zellen finden. Innen herrscht eine blaue Färbung vor.

Wenn wir Querschnitte in der halben Höhe der Achse betrachten, so erscheint hier die Struktur sehr dicht; in einer schmalen peripheren Zone konzentrisch, der Hauptmasse nach jedoch radial gefasert.

Was die beiden durch ihr Verhalten den Farbstoffen gegenüber unterschiedenen Substanzen betrifft, so glaube ich, daß diese Verschiedenheit nur vom Grade der Verhornung abhängt und die eine unveränderte, die andere verhornte Bindesubstanz darstellt; die erstere geht in die zweite über durch die vermittelnde Tätigkeit der Spongioblasten.

Achsenepithel. An der Grenze zwischen der Achse und der bindegewebigen Achsenscheide befindet sich rundum ein wohlausgebildetes Epithel; es ist dies ein kubisches Epithel von 8—10 μ Höhe; an den Enden der Achse ist es etwas höher als in der Mitte, etwa 12 μ hoch. Kerne sind stets deutlich sichtbar. Seinem ganzen Charakter nach erscheint dieses Achsenepithel sehr ähnlich dem ento-

dermalen Epithel, das die Hohlräume der Achsenscheide innen auskleidet.

Achsenscheide. Die Achsenscheide besteht aus einem konzentrisch-faserigen Bindegewebe, in welchem sich zahlreiche zellige Elemente befinden. Die Zellen sind ziemlich groß, von trübem, körnigem Aussehen; ihre Größe beträgt 10—12 μ. Mitunter finden sie sich in ganzen Strängen, stellenweise zu größeren Haufen oder Nestern vereinigt. Diese Zellstränge sind feinste Ausläufer von sogenannten "kapillären Ernährungsgefäßen" und finden sich in besonders schöner Ausbildung in der Achsenhülle, wo ein ganzer "Plexus" von solchen Strängen in netzartiger Anordnung vorkommt. Die Achsenscheide ist durchaus nicht von kompaktem Bau, sondern es finden sich auch noch größere anastomosierende Ernährungsgefäße in großer Anzahl vor, die mit Epithel ausgekleidet sind. Dieses Epithel ist entodermal und, wie bereits erwähnt, dem Achsenepithel sehr ähnlich. Auch Drüsenzellen mit körnigem Inhalt finden sich hier vor.

Am apikalen Ende geht die Achsenscheide in eine bindegewebige Hülle über, die sich um die Umbiegung herumschlägt,
dann nach allen Seiten divergierend, nach abwärts verläuft und
schräg am Schwammgewebe der Rhachis inseriert. Am basalen Ende
entsteht durch die "Achsensepta" eine ähnliche Bildung, wie bereits erwähnt wurde. Diese Achsenhülle zeigt äußerlich eine kräftige,
schräg parallel verlaufende Faltung; es sind dies Lamellen, längs
denen starke Züge von Muskelfasern anliegen. Kölliker (20)
spricht an einer Stelle von einer "Muskelhaut", welche die Achsenenden einhüllt, Musgrave von einer schräg verlaufenden Muskulatur ("oblique musculature"), welche die Bewegung der Achsenenden vermittelt. Die histologische Untersuchung ergab tatsächlich
das Vorhandensein einer kräftigen Muskulatur in der Achsenhülle.

Durch deren Besitz unterscheidet sich die Achsenhülle auch histologisch von der Achsenscheide, im übrigen besitzt sie den gleichen Bau wie diese. Zellige Elemente sind sehr zahlreich; wie schon erwähnt, findet sich auch ein Plexus kapillärer Ernährungsgefäße. Elastische Fasern, auf deren Vorhandensein ich die durch große Elastizität ausgezeichnete Hülle mit Weigerts Elastinfärbung prüfte, fehlen. Das Hauptelement ist hier die Muskulatur.

Wie die Querschnitte durch das umgebogene Ende der Achse zeigen, ist auf der einen Seite stets eine Duplikatur der Achsenhülle vorhanden; diese ist offenbar Ursache, daß sich das Ende der Achse meist in einer bestimmten Richtung biegt.

Wenn wir über den morphologischen Wert der Achse ein Urteil abgeben sollten, so wäre es schwer, zu einer der beiden Theorien über die Entstehung der Achse eine entscheidende Stellung zu nehmen. Gegen die v. Kochsche Auffassung der Achse als eines basalen Ausscheidungsproduktes scheint mir Folgendes zu sprechen: Vor allem das Vorhandensein von Zellen in den Geweben der jungen Achsenteile, ferner die histologische Übereinstimmung des Achsenepithels mit den entodermalen Epithelien; doch wäre dies kein ausschlaggebender Einwurf. Eine kleine Schwierigkeit bietet auch die Tatsache, daß die Achse zwei Wachstumszonen hat. Diese Schwierigkeit läßt sich leichter beheben, wenn wir die Achse als Produkt innerer Verkalkung anstatt einer basalen Ausscheidung ansehen. Übrigens hat v. Koch seine Theorie nur mit großem Vorbehalt auf die Pennatulidenachsen angewandt, da hier die Verhältnisse doch anders sind als bei den Gorgoniden. Mir scheint nach allen Befunden die STUDER-SCHNEIDERsche Theorie für die Pennatuliden die wahrscheinlichere. In einem Punkte muß auch hier ein abweichendes Verhalten konstatiert werden. Wenn Schneider das Achsenepithel der Gorgoniden für den gastralen Epithelbelag des Primärpolypen hält, so kann dies für die Pennatuliden nach JUNGERSENS Mitteilungen nicht gelten; denn hier entsteht die Achse als eine Bildung in der Längsscheidewand, die den Hohlraum des Primärpolypen in einen dorsalen und einen ventralen Raum scheidet. In dieser Längsscheidewand tritt, wie schon erwähnt wurde, ein längsverlaufender Zellenstrang in der Mitte auf, aus welchem sich die Achse bilden soll. v. Koch (31) ist nun der Meinung, diese Längsscheidewand entstünde durch Vereinigung des ersten Septenpaares unterhalb des Schlundrohres, daher könnte der Zellenstrang, der später das Epithel der Achse liefert, vielleicht vom Ektoderm des Stomodaeums herstammen, so daß auf diese Weise die ektodermale Herkunft der Achse gerettet würde. Nach Wilson (24) soll sich aber bei Renilla die Scheidewand im Primärpolypen von dessen basalen und nicht vom apikalen Pole aus bilden. Diese Verhältnisse bedürfen noch notwendig einer Klärung.

Für die Frage nach der Herkunft der Achse scheinen mir schließlich noch zwei Beobachtungen von Bedeutung: Bei Veretillum fand Bujor (35) außer der kleinen Achse eine noch kleinere ganz am apikalen Ende der Rhachis. Das Vorkommen dieser zweiten Achse läßt sich nach der Theorie v. Kochs doch nicht so ohne weiteres erklären. Ferner hat Laackmann (46) bei den Telestiden, die den Pennatuliden im inneren Bane nahe stehen sollen, daß

BOURNE (34) sie zu einer Ordnung Stelechotokea vereinigt, im Inneren des Coenenchyms acht Hornleisten gefunden, die sich an der Basis zu einem Hornzylinder vereinigten. Auch dieser Befund spricht mehr zugunsten der Studerschen Theorie.

Die Frage ist noch nicht völlig geklärt und ein endgültiges Urteil können wir noch nicht fällen, erst nach vollständiger Kenntnis der Entwicklung wird diese Frage für die Pennatuliden spruchreif sein. Vorläufig scheint mir mehr für eine innere Entstehung der Achse als für eine aus basalen Ausscheidungen zu sprechen.

4. Die Muskulatur.

Von der sehr stark ausgebildeten und differenzierten Muskulatur lassen sich drei verschiedene Systeme unterscheiden:

- 1. Die Muskulatur der Achsenhülle,
- 2. die Muskulatur des Stammes,
- 3. die Muskulatur der Polypenindividuen.

Eine ausgesprochen epitheliale Muskulatur kommt nur bei den Polypenindividuen vor, und zwar im Ektoderm; ferner im Entoderm der Hauptkanäle. Die ganze übrige Muskulatur des Stockes, auch die Septenmuskulatur der Polypen ist entodermal und ihrer Lagerung nach als epitheloid zu bezeichnen.

a) Was zunächst die Muskulatur der Achsenhülle betrifft, so inseriert sie an den Achsenenden und verläuft schräg gegen das Schwammgewebe der Rhachis beziehungsweise des Stieles. Im Stiele inserieren die Muskelfasern mit ihrem anderen Ende an den Wänden der Hauptkanäle, unterhalb des Bulbus, die der oberen Achsenhülle an der Wand des im Schwammgewebe der Rhachis verlaufenden Achsenkanales, ungefähr in der halben Höhe der Rhachis. MUSGRAVE bezeichnet die am unteren Ende inserierende Muskulatur als "oblique", die des oberen Teiles als "apical musculature". In anderen Richtungen sind hier keine Muskelzüge vorhanden. Zur Oberflächenvergrößerung bildet das Bindegewebe Lamellen oder Falten, an denen sich eine größere Zahl von Muskelfasern anlegen kann. Diese Erscheinung ist bei der epitheloiden Muskulatur der Kolonie ganz allgemein. Auf Querschnitten durch solche Lamellen erscheinen die Muskelzüge in Form von "Fähnchen" angeordnet; jede einzelne Faser erscheint mit rundlichem Querschnitt.

Die Achsenmuskulatur wirkt in der Weise, daß bei der Kontraktion derselben die Achsenenden umgebogen werden können, hingegen wirken diese Enden durch ihre Elastizität als Antagonisten und strecken sich beim Nachlassen der Muskelkontraktion wieder gerade.

- b) Bei der Muskulatur des Stammes sind zunächst zu unterscheiden:
 - Längsmuskelzüge,
 - 2. Ringmuskelzüge,
 - 3. der Sphincter pedunculi.

Die Anordnung der Muskulatur des Stammes steht in enger Beziehung zur Anordnung der im Stamm verlaufenden Hohlraumsysteme. Die Längsmuskulatur befindet sich an der Innenseite der "radialen Lamellen", zwischen denen auch die Längskanäle verlaufen. Rundum ausgebildet ist sie nur im Stiel; in der Rhachis wird sie an den lateralen Seiten durch die Pinnae verdrängt und es finden sich hier nur dorsal und ventral die Züge der longitudinalen Muskulatur in deutlicher Ausbildung.

Musgrave gibt an, es sei auch seitlich eine, wenn auch sehr schwache Längsmuskulatur vorhanden. Dies habe ich auch an Mikrotomschnitten untersucht, und es fanden sich auch tatsächlich sehr schwache seitliche Muskelzüge, zwischen den einzelnen Pinnae in der Längsrichtung verlaufend.

Die Längsmuskulatur erstreckt sich vom basalen bis zum apikalen Ende des Stammes. Ihre stärkste Ausbildung erreicht sie am Grunde der Rhachis und des Bulbus. Auf Querschnitten finden wir die Muskelfasern wieder an Bindegewebslamellen angeordnet. Das Prinzip der Oberflächenvergrößerung ist hier sehr augenfällig durchgeführt. Die Lamellen falten sich ihrerseits wieder und so entstehen die eigenartigen bäumchenförmigen Verzweigungen, wie man sie auf den Querschnittsbildern sieht (Taf. I., Fig. 1 und 2). Soweit ich den Bau dieser Muskulatur bei anderen Pennatuliden untersuchen konnte, herrscht eine sehr weitgehende Übereinstimmung in den entsprechenden Körperregionen; daher kann man wohl nicht der Meinung von Balss (52) beipflichten, der die Anordnung der Muskulatur als systematisches Unterscheidungsmerkmal verwerten will.

Das Verhältnis des Epithels zur Muskulatur läßt sich hier nach den Schnitten schwer beurteilen, da das Epithel fast ganz abgelöst ist, doch scheint es, nach seinen Resten zu schließen, über die ganzen Muskellamellen hinüberzugeben und sich nicht mit ihnen zu falten; daher wäre diese Muskulatur als epitheloid zu bezeichnen.

Die großen Längsmuskelzüge wirken als Retraktoren der ganzen Kolonie. Mit ihrer Hilfe ist die Kolonie imstande, sich so bedeutend zu verkürzen. Als Antagonist wirkt hier offenbar das Schwammgewebe. Bei der Expansion der Kolonie füllen sich die Kanäle desselben prall mit Wasser; dadurch wird die Ausdehnung bewirkt. Das Schwammgewebe wird daher auch als "erektiles" Gewebe (erectile tissue, Nutting) bezeichnet.

Die Ringmuskelschicht findet sich nur im Stiel. Sie kleidet hier die Wände der Ringlamellen des Hohlraumsystems aus; demgemäß findet sie sich überall dort, wo diese Ringlamellen vorhanden sind. Am stärksten ausgebildet ist die Ringmuskulatur im Bulbus. Eine besondere Differenzierung derselben ist der sogenannte "Sphincter pedunculi" am Grunde des Bulbus. Hier springen die Ringlamellen wulstförmig ziemlich weit ins Innere des Stieles vor, und es ist diese Stelle mit einer besonders starken Ringmuskulatur versehen.

Musgrave gibt noch eine "transversal musculature" in der Rhachis an; im Stiele verlaufe diese senkrecht zur Hauptachse, in der Rhachis dagegen ohne bestimmte Anordnung. Von einer solchen Muskulatur konnte ich an den Schnitten durch die Rhachis keine Spur entdecken.

Die Wirkungsweise der Ringmuskelschicht ist ganz klar. Bei ihrer Kontraktion wird das Wasser aus dem Stiel ausgepreßt und die Kolonie verkleinert ihr Volumen; läßt die Kontraktion nach und wird Wasser aufgenommen, so sehwillt die Kolonie an.

Im Stamme ist schließlich noch eine schwache Epithelmuskulatur zu erwähnen, die sich am Grunde des entodermalen Epithels befindet, das die Hauptkanäle des Stiels auskleidet. Dieses bildet hier eine Ringmuskulatur, welche die Kanäle verengern kann (Taf. II, Fig. 19).

c) Bei der Muskulatur der Polypen müssen wir unterscheiden: einmal die epitheloide Muskulatur im Inneren der Polypen, die vom Entoderm abstammt, dann aber auch eine Epithelmuskulatur ektodermaler Herkunft. Die entodermale Muskulatur der Polypen findet sich in den Muskelfasern an der Ventralseite der Mesenterien; es sind Längsmuskelzüge, die Retraktoren der Polypen. Auch hier findet sich wieder die Anordnung der Muskelfasern an Lamellen der Mesogloea. Eine schwache Transversalmuskulatur trägt die Dorsalseite der Mesenterien.

Merkwürdig stark war die Transversalmuskulatur an der Dorsalseite der Septen gewisser Zooide ausgebildet; indem die Muskelfasern sich an diesen Stellen oft vom Septum ablösten, wurden auf den Schnitten die sonderbaren Bilder beobachtet, die den Anschein erweckten, als trügen die Septen zwei Muskelfahnen (Taf. I, Fig. 13).

Die Epithelmuskulatur der Polypen, die sich in den Tentakeln und in der Mundscheibe findet, ist eine Differenzierung des ektodermalen Epithels. Auf den Bau dieser Muskulatur will ich nicht weiter eingehen, da die Muskulatur der Alcyonarienpolypen von Hickson (32) und anderen untersucht und beschrieben worden ist. Die Befunde Hicksons wurden in wertvoller Weise ergänzt und zum Teil berichtigt durch Kassianow (45). Im Mauerblatte der Polypen habe ich keine Muskulatur gefunden.

Hinsichtlich der Ausbildung der Muskulatur sind bei den Polypenindividuen große Unterschiede vorhanden: nur bei einem Teil derselben ist sie vollständig ausgebildet, bei einem anderen Teile reduziert oder fast ganz fehlend. Die Individuen mit reduzierter und fehlender Muskulatur haben noch andere Besonderheiten in ihrem Bau: es sind die Siphonozooide, die von den vollkommen ausgebildeten Individuen, den Autozooiden, unterschieden werden.

5. Die Polypenindividuen.

Das Individuum, das die zusammengesetzte Kolonie aufbaut, ist der Polyp. Die Weise, in welcher bei den eigentlichen Seefedern, den Penniformes, und insbesondere bei Pteroides, die Individuen angeordnet sind, ist eine ganz eigenartige. Bekanntlich werden hier, wie auch bei vielen anderen Alcyonarien zwei Formen von Individuen unterschieden. Die einen zeigen den typischen Bau der Alcyonarienpolypen, während die anderen rudimentär oder reduziert sind. Diesen fehlen die Tentakel, ferner meist die Mesenterialfilamente; die Muskulatur ist verkümmert; endlich sind sie steril. Kölliker stellt sie als "Zooide" den "Polypen" gegenüber. MARSHALL (26) weist darauf hin, daß eigentlich alle Individuen "Zooide" sind, d. h. auf ungeschlechtlichem Wege entstandene Individuen einer Kolonie. Viel besser sind daher die HICKSONschen Termini Auto- und Siphonozooid. Die Autozooide sitzen hier zu beiden Seiten der Kolonie in den "Blättchen" oder Pinnae vereinigt. An den Pinnae kann man zwei Flächen unterscheiden: die eine ist glatt, während die andere durch starke Kalkstrahlen gestützt wird. die zum Teil über den freien Rand des Blattes hervorragen; ferner ist diese Fläche an ihrer Basis dicht mit warzenförmigen Siphonozooiden besetzt, welche die "Zooidplatte der Blätter" (Kölliker) bilden. Kölliker unterscheidet die beiden Flächen als Ober- und Unterseite der Pinnae. Die Seite, mit der die Blätter an der Rhachis angewachsen sind, nennt er den basalen Rand, ferner die Seite, auf welchen sich die Polypenkronen befinden, den dorsalen Rand, da sie nach der "dorsalen" (richtig ventralen) Seite der Kolonie gerichtet ist; ihr entgegengesetzt ist der ventrale Rand der Blätter. Die allgemein anatomischen Verhältnisse der Pinnae sind in KÖLLIKERS Werk bereits hinreichend beschrieben. Was jedoch die Benennung der einzelnen Seiten der Blätter betrifft, sehe ich mich genötigt, die Köllikerschen Bezeichnungen zu modifizieren, da sie den morphologischen Verhältnissen nicht entsprechen. habe auf den Schnitten durch die Pinnae stets gefunden, daß an ihnen die Polypen eine bestimmte Orientierung besitzen. Der "Oberseite" der Blätter sind die dorsalen Mesenterialfilamente der Polypen (Taf. II, Fig. 27), der "Unterseite" dagegen die Muskelfahnen der Septa zugewendet. Ferner besitzen junge Polypen an dieser Seite eine Siphonoglyphe im Schlundrohr (Taf. I, Fig. 5). Daher ist die "Oberseite" der Pinnae als Dorsalseite, die "Unterseite" als Ventralseite zu bezeichnen. Die Bezeichnung "basaler Rand" kann beibehalten werden, während ich die "Ventralseite" KÖLLIKERS als "distalen Rand", und den "dorsalen Rand", der sich vom proximalen Teil des Blattes bis zum distalen Rand hinzieht, als "apikalen Rand" bezeichnen möchte, entsprechend der Orientierung der Polypen (Textfig. 6). Die ältesten und längsten Polypen des Blattes sind die distalen, die jüngsten und kleinsten die proximalen; die Wachstumszone der Blätter ist also basal und der Ventralseite der Kolonie zugewendet; der distale Rand derselben ist gegen die Dorsalseite der Kolonie gewendet. Wenn wir nun die Termini so festlegen, so ergibt sich auch eine Übereinstimmung mit den Bezeichnungen' von MARSHALL: da nämlich die Pinnae schräg nach aufwärts gerichtet sind, so ist ihre der Achse zugewendete Fläche, die wir nun als Dorsalseite bezeichnen, auch "axial" im Sinne MARSHALLS und ihre Ventralseite abaxial.

An dieser Stelle muß ich auch eine abnorme Bildung erwähnen, die ich an einem Exemplare (Nr. 23) gefunden habe, und die mir merkwürdig erscheint wegen der Umkehrung der Orientierung eines Blattes. Hier waren nämlich zwei sonst vollkommen wohlausgebildete Blätter mit ihren distalen Rändern vollständig verwachsen und gingen von hier aus divergierend auseinander. So entstand ein Gebilde, an dem zwei äußere und zwei innere Blattflächen vorhanden waren. Während aber normalerweise stets die dorsale Fläche eines Blattes der ventralen des nächstfolgenden Blattes zugewendet ist, war dies hier nicht der Fall: Die beiden glatten Flächen waren einander zugewendet auf der Innenseite, während

außen die beiden Flächen mit den Zooidplatten lagen. So war das eine Blatt normal, daß andere (obere) verkehrt orientiert. Es ist interessant, daß diese Umkehrung zusammen mit der partiellen Vereinigung zweier Blätter auftrat.

Die jüngsten Pinnae befinden sich ganz unten am Grunde der Rhachis. Wie die Bildungszone der Polypen im basalen Teil der Pinnae, so liegt die der Blätter auch im basalen Teil der Kolonie. Die jüngsten Blätter erscheinen als sehr kleine, niedrige Leistchen, in der Mitte der Feder sind die Blätter am größten; die ältesten, am Ende der Rhachis befindlichen nehmen wieder an Größe ab. Am Ende trägt die Rhachis ventral zwischen den beiden Blattreihen einen Streifen von großen Siphonozooiden, den schon erwähnten "Zooidstreifen".

Es soll nun zunächst der Bau der beiden Individuenformen betrachtet werden, die man bei den Pennatuliden, welche ja zu den dimorphen Formen der Alcyonaria gezählt werden, beobachten kann.

a) Die Autozooide besitzen den typischen Bau der Alcyonarienpolypen. Sie sind ziemlich kleine Polypen, doch sind sie sehr expansionsfähig. Der Durchmesser ihrer Krone (Anthocodia) beträgt in voll ausgestrecktem Zustande zirka 5 mm. Jeder Polyp trägt acht gefiederte Tentakel. Die Fiederchen (Pinnulae) der Tentakel sind nur an gut ausgestreckten Exemplaren zu sehen. Das Lumen der hohlen Tentakel setzt sich auch in die Pinnulae hinein fort. Diese Pinnulae scheinen bei oberflächlicher Betrachtung auch ihrerseits kleine Fiederchen zu tragen; doch erweisen sich diese bei genauerer Untersuchung bloß als Faltungen oder Wellungen der Pinnulae.

Die Maße der Tentakel lassen sich infolge der Kontraktilität der Tiere nicht ganz genau angeben. — An einem konservierten Exemplar mit sehr schön ausgebreiteten Polypen (Nr. 2) habe ich folgende Maße gefunden:

Länge der Tentakel: 0.9 -1 mm

Breite " 0.22, 0.25, 0.37, 0.28 mm

Länge der Pinnulae: 0.11, 0.18, 0.23, 0.25, 0.26 mm

Breite " ... 0.04, 0.05, 0.056 mm

An Mikrotomschnitten wurde ferner das Lumen einiger Tentakel und ihrer Pinnulae gemessen:

Lumen der Tentakel: 0.125, 0.15, 0.18 mm

" " Pinnulae: 0.025, 0.031 mm

Das Lumen der Pinnulae mißt zirka ½ von dem der Tentakel. Die Maße der Pinnulae weisen natürlich größere Unterschiede auf, denn die proximalen Fiederchen sind größer und stärker als die distalen. Ihre Anzahl schwankt nur sehr gering: es sind stets 13 oder 14 Paare und eine unpaare Pinnula vorhanden. Sie kann also als konstant und charakteristisch für die Art angesehen werden.

— Bildungen von der Form ästiger oder geweihartiger Verzweigungen, wie sie Vogt und Young (29) bei den Tentakeln von Alcyonium gesehen haben wollen, gibt es nicht.

An der Mundscheibe der Polypen findet sich meist eine Menge von Drüsenzellen, die dem Entoderm angehören, gehäuft. Diese Drüsenzellen, auf die im histologischen Teil noch näher eingegangen werden soll, sind tiefbraun gefärbt und besitzen einen körnigen Inhalt. Auch im Entoderm der Tentakel werden sie bisweilen gefunden; die Tentakel sind dann nicht weiß, sondern dunkel gefärbt. - Eigentümlich ist die Anordnung dieser Drüsenzellen in der Mundscheibe. Wenn man ein Präparat von der Krone eines Polypen von oben betrachtet, so sieht man die Mundscheibe des Polypen dicht besetzt mit diesen Drüsenzellen, und zwar am dichtesten in der Mitte, wo sie in acht wulstförmig gegen die Mundöffnung zu ausgebuchteten Feldern angeordnet sind. Diese Felder liegen interseptal oder radial, wenn man die Richtung der Tentakel als radial bezeichnen will. Gegen die Peripherie zu nehmen sie an Dichtigkeit ab, und zwar derart, daß sie gegen die Tentakel zu, also radial dichter gedrängt bleiben, und in den septalen Feldern gegen die Peripherie viel rascher an Zahl abnehmen; so entsteht eine sternförmige Figur, die man besonders dann deutlich sieht, wenn auch der Hohlraum der Tentakel von diesen Drüsen erfüllt ist.

Die Lagerung dieser länglich gestreckten Zellen im Gewebe der Mundscheibe erscheint von oben gesehen derart, daß im Zentrum ihre Längsachse radiär, in der Peripherie dagegen tangential gerichtet erscheint. Diese Anordnung verursacht ein eigentümliches Aussehen der Mundscheibe (Taf. I, Fig. 3).

Eine wichtige und charakteristische Eigenschaft der Autozooide ist, daß sie in entwickeltem Zustande niemals eine Siphonoglyphe besitzen. Ich habe niemals eine Spur davon gefunden.

Im übrigen ist über den Bau der Autozooide nichts besonderes zu bemerken. Die Septen (Mesenterien, Sarkosepten) weisen den typischen Bau auf; die Muskelfahnen sind wohl entwickelt, desgleichen die Mesenterialfilamente, von denen das dorsale Paar sich wesentlich von den drei ventralen Paaren unterscheidet. Ge-

download unter www.biologiezentrum.at

schlechtsprodukte findet man sehr häufig in reifen Polypen, oft in sehr großer Anzahl.

b) Die Siphonozooide. Wenn wir von einem Blättchen mit einem flachen Schnitte ein Stück der Zooidplatte abtragen, so erscheinen zunächst die Zooide als kleine Papillen oder Wärzchen von höchstens 1/4 mm Durchmesser. Gegen die Basis zu sind die Wärzchen größer, hingegen sind sie gegen den oberen Rand hin viel dichter gedrängt. Dort liegt offenbar ihre Bildungszone. An einem größeren Exemplar maßen die basal gelegenen Zooide durchschnittlich 0·3 mm, während die oberen bloß 0·2 mm im Durchmesser erreichten.

Von Tentakeln sehen wir hier keine Spur. Vor allem fällt ein großes Stomodaeum in die Augen, dessen innere Öffnung ziemlich weit und sehr deutlich sichtbar ist; die Mundöffnung hingegen ist sehr klein und schwer zu sehen und kann nur bei geeigneter Einstellung gefunden werden. Diese winzige Öffnung liegt in der Mitte der papillenförmigen Erhebung. Am besten ist sie zu sehen auf Schnitten, die genau durch die Längsachse des Zooids geführt sind, doch sind solche Schnitte nicht eben leicht zu erhalten. Der Durchmesser der Mundöffnung beträgt bloß 0.025 mm. An einigen Präparaten fand ich die Mundöffnung umstellt von höchst eigenartigen Gebilden, die wie kurze, feine, am freien Ende knöpfchenartig verdickte Borsten aussahen und möglicherweise Sinnesorgane sein dürften. Mit Sicherheit vermag ich diese Gebilde noch nicht zu deuten, doch hoffe ich, daß die vergleichend-histologische Untersuchung anderer Pennatuliden ihre Bedeutung wird klarstellen lassen.

Auf Längsschnitten sieht man auch keine Septen; diese erkennt man erst auf einem Toto-Präparat bei Betrachtung von oben, als sehr feine, die Mundöffnung strahlenförmig umgebende Gebilde; auf Querschnitten sieht man sie nur, wenn diese ganz oben, nahe der Mundöffnung geführt sind. Es sind alle acht Septen vorhanden und gleichmäßig ausgebildet, doch sind sie sehr schwach und zart und nur im obersten Teile vorhanden und reichen bloß ein ganz kurzes Stückchen hinab (Taf. I, Fig. 9). Daher sind sie auf tiefer gelegenen Querschnitten nicht mehr zu sehen. Eine Septenmuskulatur fehlt diesen Siphonozooiden vollständig. Von Mesenterialfilamenten ist nicht die geringste Spur bemerkbar. In der Literatur, vor allem bei Kölliker (20) und Wilson (25) findet sich die Angabe, daß bei den Siphonozooiden nur die beiden dorsalen Mesenterialfilamente vorhanden sind; ich war aber nicht in der Lage, sie bei Pteroides griseum zu finden, wiewohl ich bei den Siphonozooiden von Pen-

natula rubra, die ich zum Vergleiche daraufhin untersuchte, mit Leichtigkeit stets zwei wohlausgebildete dorsale Mesenterialfilamente fand. Bei unserer Art fehlen also den Siphonozooiden die Mesenterialfilamente vollständig.

Weiterhin ist auffallend, daß die Siphonozooide eine sehr mächtig entwickelte Siphonoglyphe besitzen. Diese ist so stark ausgebildet, daß sie den größten Teil des Umfangs des Stomodaeums einnimmt, und besteht aus Zellen mit langen Geißeln von 35—50 µ. Länge. Die ungemein starke Entwicklung der Siphonoglyphe steht offenbar im Zusammenhang mit der Funktion der Siphonozooide als wasseraufnehmender und -abgebender Organe; vielleicht auch damit, daß die Muskulatur der Septen fehlt. Von Muskeln findet sich nur ein Ring in Form eines Sphincter um das warzenförmige Zooid.

Die Form des Siphonozooids kann man sich nach den Schnitten allein nicht ohne weiteres klar machen. Sie wird erst verständlich durch Kombination der einzelnen durch die verschiedenen Schnitte erhaltenen Bilder. Man erkennt dann, daß das Stomodaeum im Innern keinen geraden Verlauf nimmt, sondern ungefähr in rechtem Winkel geknickt ist (Taf. I, Fig. 8). Daher erhält man fast nie die Mundöffnung und die innere Öffnung des Schlundrohres (die Schlundöffnung) auf einem Schnitte. Das Stomodaeum wendet sich stets in seiner unteren Hälfte zur Seite, und an dessen Mündung in den Gastralraum sind seine Ränder umgeschlagen, so daß auf den tiefer geführten Querschnitten durch diese Region eigenartige lyraförmige Bilder erscheinen (Fig. 10, Taf. I).

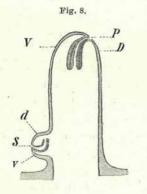
Im Entoderm der Siphonozooide finden sich wieder dieselben braunen Drüsenzellen wie bei den Autozooiden; besonders zahlreich erscheinen sie in einem Kreise um die papillenförmige Wölbung des Zooids angeordnet.

Spicula fehlen der Zooidplatte; man sieht nur unter ihr die Hauptstrahlen der Blätter verlaufen. Kelchartige Bildungen von Kalkkörperchen, wie sie die Zooide anderer Pennatuliden (z. B. Pennatula) umgeben, wurden nicht beobachtet.

Die Orientierung der Siphonozooide auf der Zooidplatte ist eine einheitliche, abgesehen von einigen Ausnahmsfällen, wie z. B. ein solcher auf Fig. 10, Taf. I abgebildet ist: Immer ist sonst die Ventralseite, die die Siphonoglyphe trägt, gegen die Basis des Blattes gerichtet, während die Schlundöffnung dorsalwärts, dem apikalen Rande des Blattes zugekehrt ist. Dies erscheint natürlich, wenn man sich vergegenwärtigt, daß die Siphonozooide an der ventralen Basis

der Autozooide entstehen. Ihre Ventralseite muß der des Autozooids entsprechen (Textfig. 8).

Als ich nun daran ging, die Siphonozooide der Rhachis zu untersuchen, war ich erstaunt, hier nicht nur kleine Unterschiede, sondern wesentlich verschiedene Verhältnisse vorzufinden. Daß sich die Siphonozooide der Rhachis von jenen der Blätter unterscheiden, war ja auch schon Kölliker bekannt; so heißt es z. B. dort: "Die Zooide des Kieles scheinen im allgemeinen einen einfacheren Bau zu besitzen, als die der Zooidplatte." Nun ist allerdings die letztere Angabe nicht richtig; im Gegenteil, die Siphonozooide der



Schematische Darstellung der Orientierung eines Siphonozooids einem Polypen gegenüber.

P Polyp, D Dorsalseite, V Ventralseite des Polypen, S Siphonozooid, d Dorsalseite, v Ventralseite desselben.

Rhachis weisen einen viel weniger reduzierten Bau auf als die der Blätter. Vor allem fallen sie durch ihre bedeutende Größe auf; bei der anatomischen Untersuchung lassen sie eine sehr deutlich ausgeprägte Mundöffnung erkennen; es sind acht wohlentwickelte Mesenterien vorhanden, die bis zum Ende des Stomodaeums und am Rande noch weiter in den Gastralraum hinabreichen. aber keine Filamente tragen. Diese Mesenterien sind Träger einer ziemlich kräftigen Septenmuskulatur, die zwar nicht so stark wie bei den Autozooiden, immerhin aber ganz ansehnlich ist. Auch die Transversalmuskulatur an der Dorsalseite des Sep-

tums ist kräftig entwickelt. Das Schlundrohr ist stets gerade und nie wie bei den Blattsiphonozooiden geknickt. Eine Siphonoglyphe ist stets vorhanden, doch ist sie viel schwächer entwickelt als bei diesen. Die Geißeln sind viel kürzer und finden sich nur an einer schmalen ventralen Rinne des Schlundrohres vor. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß diese Zooide öfters ins Coenenchym eingezogen sind, wodurch kelchähnliche Bildungen entstehen; dieser Anschein wird dadurch erhöht, daß sie von kleinen Kalkkörperchen umgeben sind, die gewissermaßen die Zähne des Kelches bilden. Schließlich finden sich auch in histologischer Beziehung Unterschiede: So kommen hier Nesselorgane vor wie bei den Autozooiden, während diese den Siphonozooiden der Blätter so gut wie vollständig fehlen. Endlich ist auch hier das Entoderm

des Gastralraumes ungemein reich mit braunen Drüsenzellen erfüllt, die Ursache sind, daß diese Zooide oft so tief dunkel gefärbt erscheinen.

Wenn wir alle diese Tatsachen zusammenfassen, so ergeben sich folgende Unterschiede gegenüber den Blattsiphonozooiden:

- 1. Bedeutendere Größe,
- 2. kelchartige Bildungen,
- 3. vollkommenere Ausbildung der Septa,
- 4. Vorhandensein von Septalmuskulatur,
- 5. schwächere Siphonoglyphe,
- 6. gerader Verlauf des Schlundrohres,
- 7. Vorkommen von Nesselkapseln,
- 8. Vorkommen von Kalkkörperchen,
- 9. reichliches Vorkommen von Drüsenzellen (Taf. I, Fig. 13).

So scheinen mir diese Zooide sich nicht nur wesentlich von den anderen zu unterscheiden, sondern auch merkliche Übereinstimmungen mit den Autozooiden zu besitzen. Von diesen unterscheiden sie sich ja vor allem nur durch den Mangel der Tentakel, der Mesenterialfilamente und der Geschlechtsorgane und den Besitz einer, wenn auch schwachen Siphonoglyphe. Man wäre versucht, an Formen zu denken, welche in der Mitte zwischen Auto- und Siphonozooiden stehen. - Um nun diese Verhältnisse besser zu verstehen, muß man Schnitte durch die allerjüngsten Blätter und die Anlagen der Autozooide studieren. Hier ergeben sich folgende Tatsachen: Die allerjüngsten Polypen sind sehr einfach gebaut und ähneln vollkommen den Siphonozooiden, und zwar in den meisten Punkten mehr jenen der Blätter, in einigen auch denen der Rhachis. Es ist bei den jungen Autozooiden (Taf. I, Fig. 4, 5, 6, 7) stets eine kräftig entwickelte Siphonoglyphe vorhanden; die Septen sind kurz und schwach, zuerst ohne jede Spur von Muskulatur; die Mundöffnung ist sehr klein; auch im Verlaufe des Schlundrohres findet sich eine Übereinstimmung: da nämlich bei den jüngsten Polypen die Mundöffnung nach der Dorsalseite verlagert ist, entsteht auch hier eine dorsal gerichtete Krümmung im Verlaufe des Stomodaeums (Textfig. 8). Tentakel und Mesenterialfilamente - kurz jede höhere Differenzierung der Autozooide fehlt. Auch in der äußeren Form ähneln die knospenartigen Anlagen der Autozooide sehr den Siphonozooiden, es sind kleine, warzentörmige Papillen, deren Durchmesser bei einigen Anlagen betrug:

An der ganzen Ventralseite finden sich kleine Spicula, die zwischen den einzelnen Polypenknospen ein wenig höher hinaufreichen: In diesem Verhalten ähnelt die Anlage eines Polypen ein wenig einem Siphonozooid von der Rhachis mit Kalkkörperchen in der Kelchwand.

Wir können somit die Tatsache konstatieren: Die Siphonozooide unterscheiden sich in keinem wesentlichen Punkte von der ersten Anlage eines Autozooids.

Nach dieser Konstatierung wird es leichter sein, zu einem Urteil über den morphologischen Wert der einzelnen Individuen zu kommen.

6. Polymorphismus der Individuen.

Wir haben es bei Pteroides mit einer Form zu tun, bei der eine hochgradige Differenzierung der Individuen eingetreten ist; diese spricht mit dafür, daß Pteroides eine sehr hoch spezialisierte Form ist. Neben den Autozooiden finden sich zwei verschiedene Formen von Siphonozooiden, die meiner Meinung nach streng voneinander zu scheiden sind. Gemeinsam ist beiden Formen letzterer bloß das Vorhandensein einer Siphonoglyphe, das Fehlen der Tentakel, Geschlechtsorgane und Mesenterialfilamente. Sonst aber sind sie in wesentlichen Punkten voneinander verschieden. - So erscheint unsere Pennatulide eigentlich nicht als eine dimorphe, sondern als eine trimorphe Kolonie. Auch HICKSON (41) bezeichnet die Pennatuliden als trimorphe Alcyonarien, aber in anderem Sinne. Es heißt hier nämlich: "The Pennatulids are trimorphic. The main shaft of these colonies is the much modified first formed or axial zooid, adapted for the support of all the other zooids. It usually exhibits no mouth, no tentacles, and only four of the originally eight mesenteries. It has no mesenteric filaments, and no stomodaeum and bears no sexual cells. The other zooids of the colony are similar in structure to the autozooids and siphonozooids of the dimorphic Alevonaria."

HICKSON meint hier also nicht einen Unterschied zwischen den Siphonozooiden. — Außer den bisher erwähnten drei Formen von Individuen gibt es aber noch sehr interessante Übergangsformen, die von den Autozooiden nach beiden Richtungen, zu den Blattsiphonozooiden wie auch zu den Kielsiphonozooiden hinführen. So ähneln, wie schon erwähnt, die Jugendstadien der Autozooide sehr den Blattsiphonozooiden. Bei Veretillum hat Bujor (35) auch diese große Ähnlichkeit konstatiert; er geht aber so weit, zu be-

haupten, daß die Zooide Köllikers nichts anderes sind als Knospen (bourgeons) von Polypen, demnach also Veretillum gar nicht dimorph ist. Ob dies für Veretillum zutrifft, mag noch dahingestellt sein; sicher wäre aber eine Übertragung dieser Anschauung z. B. auf Pteroides unzulässig. Immerhin spricht aber die bauliche Übereinstimmung der jungen Autozooide mit den Siphonozoiden sehr für die Annahme von M. MARSHALL (26), daß die letzteren bloß auf tieferer Entwicklungsstufe stehengebliebene Autozooide sind. Doch ist hiezu zu bemerken, daß dies bloß von den Blattsiphonozooiden gelten kann; ferner meine ich, daß sie (wenigstens bei Pteroides griseum) sich von dieser Stufe aus noch in spezialisierender Richtung entwickelt haben. Zu ihren embryonalen Merkmalen, die bei den Autozooiden schwanden, sind sekundär weitere hinzugekommen, wie z. B. die starke Veränderung des Schlundrohres, die mächtige Entwicklung der Siphonoglyphe etc. Sie sind also nicht bloß auf tieferer Entwicklungsstufe stehen geblieben, wie dies bei Pennatula der Fall zu sein scheint, sondern haben sich auch noch weiter spezialisiert.

Nach der anderen Richtung finden sich auch noch Übergänge zu den Kielsiphonozooiden. An zwei Exemplaren fand ich mitten unter den Zooiden des Kiels ganz voll entwickelte Autozooide frei neben den Siphonozooiden. Ferner fand ich einmal dort ein einzelnes Autozooid mit bloß einem Tentakel und noch anderen Zeichen der Rückbildung. Es fanden sich auch Gruppen von zwei bis drei solcher verkümmerter Autozooide nebeneinander, - eines noch mit einem typischen Blattsiphonozooid an seiner Basis. Schließlich sind ja die Siphonozooide der Rhachis überhaupt Autozooiden viel ähnlicher als den Blattsiphonozooiden. - Dies alles spricht für die Ansicht JUNGERSENS (30), daß die Siphonozooide am apikalen Ende der Rhachis nichts weiter sind als rückgebildete Autozooide. Folgende eigene Beobachtung kommt noch hinzu: Bei einem Exemplar (Nr. 21) fand ich bei der Betrachtung des obersten Paares von rudimentären Pinnae, die beide an ihrer Ventralseite noch deutliche Zooidplatten besaßen, außerdem an ihrer Dorsalseite auch eine Gruppe von Blattsiphonozooiden, die sich deutlich von den angrenzenden Siphonozooiden der Rhachis unterschieden. Sie waren offenbar die Reste der Zooidplatte eines Blättchens, dessen Polypen bereits vollkommen rückgebildet und unter den Zooiden der Rhachis aufgegangen waren.

Es besteht daher zwischen den Siphonozooiden der Pinnae und denen der Rhachis ein bedeutender Unterschied, und zwar nicht allein im anatomischen Bau, sondern auch hinsichtlich ihrer Entstehungsweise. Der einfache Bau, der bei den einen eine primäre Erscheinung ist, ist bei den letzteren sekundär, durch Rückbildung der Polypen entstanden. Daher halte ich es für unzutreffend, beide mit einem gemeinschaftlichen Terminus zu bezeichnen und möchte vorschlagen, 'ihre Verschiedenheit auch in der Terminologie zum Ausdruck zu bringen und die Siphonozooide der Pinnae als Pinnular (oder Primitiv-)zooide, die der Rhachis hingegen als Rhachido- (oder Sekundär-)zooide zu bezeichnen.

7. Verbindungskanäle der Polypen.

Sämtliche Individuen der Kolonie befinden sich untereinander und mit dem allgemeinen Hohlraumsystem des Stammes in Kommunikation. Nun ist bekannt, daß die Polypenhohlräume nie direkt, sondern stets nur durch Verbindungskanäle, nach Bourne (34) "solenia" genannt, ineinander münden. — Der Primärpolyp, der sich nach Jungersen (30) in ein Siphonozooid an der Spitze der Kolonie umgewandelt hat, müßte noch in direkter Verbindung mit den beiden medianen Hauptkanälen stehen; doch habe ich denselben nicht auffinden können. Es ist dies wahrscheinlich nur an sehr jungen Kolonien von Pteroides möglich. Die Hohlräume der übrigen Rhachidozooide stehen mit dem ventralen Hauptkanal durch zahlreiche Kanälchen in Verbindung. Am äußersten Ende der Rhachis befindet sich ein von vielen Kanälen durchzogenes Schwammgewebe.

Beachtenswert sind die Verbindungen der Pinnularzooide untereinander und mit den Autozooiden. In den tieferen Partien ihres Gastralraumes stehen sie durch kurze, ziemlich weite Kanälchen mit den benachbarten in Verbindung. Man sieht dies recht schön an tiefer geführten Querschnitten durch die Pinnularzooide (Taf. I, Fig. 10). Wie auf diese Weise eine ganze Reihe von solchen Zooiden in fast unmittelbarer Kommunikation steht, kann man an Querschnitten durch die Pinnae erkennen (Taf. II, Fig. 27 c1; Taf. I, Fig. 11). An solchen Schnitten beobachtet man auch deutlich, wie die Autozooide untereinander in Verbindung stehen (Fig. 27 ap). Die ursprünglich runden Gastralräume derselben haben sich in den Pinnae durch ihren gegenseitigen Druck derart abgeflacht, daß ihr Querschnitt quadratisch oder rechteckig erscheint (Fig. 13 P); nun befinden sich die Verbindungskanälchen stets nur dorsal und ventral an den Ecken des viereckigen Querschnitts, nie aber in der Mitte der Scheidewände zwischen den Polypen.

Schließlich stehen auch noch die Pinnularzooide mit den Hohlräumen der Autozooide in Verbindung. Ein kurzer Kanal führt ins Innere des Blattes hinab, zum benachbarten Autozooid hin (Taf. I, Fig. 12; Taf. II, Fig. 27).

8. Wachstumsverhältnisse der Blätter.

Daß der Zuwachs der Blätter von der Basis gegen die Spitze der Kolonie und der der Polypen in den Blättern von der Basis gegen den distalen Rand der Pinnae stattfindet, ist bereits erwähnt worden.

Die kleinste Blattanlage, die ich vorfand, bestand aus zwei warzenförmigen Polypenknospen; eine andere, noch recht junge Anlage bestand aus 12 Polypen. Die Verhältnisse sind hier also nicht so wie z. B. bei Virgularia (s. Jungersen [37], Broch [51]), wo die Zahl der Polypen eines Blattes konstant bleibt und schon die jungen Blätter nach den bisherigen Beobachtungen stets die definitive Polypenanzahl aufweisen.

Der Unterschied zwischen Dorsal- und Ventralseite ist schon an den jüngsten Blattanlagen sehr schön zu sehen. Der Querschnitt durch die einzelnen Polypenhohlräume ist noch rund, und man sieht hier sehr deutlich, wie sämtliche Polypen gleich orientiert sind. Die Mundöffnungen der Polypen liegen hier nicht genau in der Mitte, sondern sind nach der dorsalen Seite hin verlagert. - An der Ventralseite finden sich zahlreiche Spicula, die noch ganz gleichmäßig dicht über die ganze Ventralseite hin verteilt und nicht in Hauptstrahlen angeordnet sind. Zwischen den einzelnen Polypenknospen sind sie ein wenig höher hinaufgerückt und das ist die erste Andeutung der Differenzierung der Hauptstrahlen eines entwickelten Blattes (Taf. I, Fig. 4). Daher findet man auch auf Querschnitten nahe der Basis des Blattes die Reste der Spicula an dessen ganzer Ventralseite, während sie an höher geführten Querschnitten nur in den Zwischenräumen zwischen den Polypen sichtbar sind.

Von den Mesenterialfilamenten entwickelt sich stets das dorsale Paar zuerst; deutlich kann man auch sehen, wie es vom Stomodaeum abstammt und auch histologisch mit ihm übereinstimmt. Dieses Paar ist, wie Wilson (25) fand, bestimmt ektodermaler Herkunft. Von den ventralen (entodermalen) Filamenten entwickelt sich zunächst das dorsolaterale Paar, also das dem dorsalen Paar benachbarte.

Die Pinnularzooide entstehen als seitliche Knospen an der ventralen Basis der Autozooide, und zwar erst, wenn diese vollkommen entwickelt sind. Zu bemerken ist die Tatsache, daß sich bei sehr jungen Polypen, die eben erst die Mesenterialfilamente gebildet hatten, schon Anlagen von Geschlechtsprodukten vorfanden.

Wenn man die nächstältere Blattanlage untersucht, so findet man neben den ganz unentwickelten Knospen auf der proximalen Seite schon vollkommen ausgebildete Polypen auf der distalen Seite des Blattes. Man kann an einem Schnitte alle möglichen Stadien der Knospenentwicklung sehen. Man beobachtet, wie die Siphonoglyphe schwindet, die Tentakel sich durch Faltung innerhalb des eingesenkten Mundatriums bilden und schließlich nach außen hervortreten. Das Stomodaeum verlängert sich und faltet sich ein; schließlich findet man bei den ältesten Polypen dieser Anlage schon die Geschlechtsorgane vollkommen entwickelt. Das dritte Blattpaar der Kolonie ist meist schon vollständig ausgebildet.

Histologischer Teil.

I. Das Ektoderm.

Das Epithel der äußeren Körperbedeckung läßt sich an Schnitten meist nur sehr sehwer studieren, da es sich bei der Konservierung sehr leicht ablöst. Dies scheint überhaupt bei den Alcyonarien häufig der Fall zu sein; Hickson (32) führt dieselbe Tatsache auch von Alcyonium an. Immerhin gelang es, einige Schnitte mit gut erhaltenem Epithel zu erhalten, an denen sich verschiedene Verhältnisse untersuchen ließen.

Das Epithel macht stets den Eindruck eines mehrschichtigen Epithels, indem man seine Kerne in verschiedenen Höhen gelagert findet. Es ist in Wirklichkeit kein geschichtetes, sondern ein sogenanntes "mehrreihiges" Epithel. Zwischen den eigentlichen, bis an die Oberfläche reichenden Epithelzellen befinden sich zahlreiche interstitielle Zellen. Die Mächtigkeit dieses Epithels beträgt 15 bis 30 µ. Köllikers Angabe, daß es ein einfaches Zylinderepithel sei, das an den Tentakeln der Polypen in ein niedriges Pflasterepithel übergeht, bedarf daher einer Modifikation in dem Sinne, daß auch Interstitialzellen vorhanden sind; auch habe ich gefunden, daß gerade in den Tentakeln das Epithel eine bedeutende Höhe erreicht.

Von Bewimperung konnte ich keine Spur finden, weder auf Schnitten, noch an Mazerationspräparaten, die von ganz frischem Material angefertigt waren. Dies stimmt mit HICKSONS (32) Befunden an Alcyonium überein; übrigens auch mit Kölliker (20), der sich gleichfalls gegen des Vorhandensein einer Bewimperung ausgesprochen hat. (HICKSON führt irrtümlicherweise an, daß Kölliker dem Ektoderm der Pennatuliden eine Bewimperung zuschreibt.)

Neben den gewöhnlichen Formen von Epithelzellen finden sich auch noch Drüsenzellen im Epithel der Körperbedeckung vor (Taf. I, Fig. 14). Ihre Form ist oval, und sie fallen durch ihre ansehnliche Größe auf. Ihr Längsdurchmesser beträgt 12-17 u. Sie sind von einem Inhalte erfüllt, der auf Schnitten netz- oder maschenförmig erscheint; mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin färben sie sich tiefschwarz, mit Delafieldschem Hämatoxylin dunkelblau. Es sind ganz zweifellos einzellige Drüsen, die jedoch anderer Art sind als die schon erwähnten braunen Drüsenzellen, die nur im Entoderm vorkommen. Daß der Zellinhalt Schleim ist. scheint mir dadurch erwiesen zu sein, daß er eine spezifische Schleimfärbung annahm: mit Thionin gefärbt, erschien er rot, während alles übrige blau gefärbt war. Auch auf die Färbung mit Mucikarmin reagierte der Inhalt dieser Zellen. Die Vermutung erschien mir naheliegend, in diesen Schleimzellen den Sitz des Leuchtvermögens zu sehen. - Nach KUTSCHERA (49) nehmen die Leuchtzellen von Acholoe astericola mit Methylenblau eine "negative Färbung" an, d. h., sie bleiben hell auf blauem Grunde. Das gleiche Verhalten dem Methylenblau gegenüber zeigten auch die Drüsenzellen im Ektoderm von Pteroides. Gegen die Vermutung, in ihnen den Sitz des Leuchtvermögens zu sehen, ließe sich allerdings einwenden, daß diese Zellen nicht nur in den Polypen, sondern auch im Ektoderm der übrigen Körperpartien vorhanden sind, während das Leuchten, wie ich beobachten konnte, nur den Polypen eigen ist. Doch kommen diese Zellen in den Polypen in viel größerer Anzahl vor, und so mag es wahrscheinlich sein, daß sie auch den Leuchtstoff absondern. Andere Zellen, denen man das Leuchtvermögen zuschreiben könnte, wurden nie gefunden.

Von Drüsengebilden ektodermaler Natur sind ferner sehr eigentümliche Gebilde zu erwähnen, die am Stiel, unterhalb des Bulbus bis zum basalen Stielende herab vorkommen. Man sieht hier schon bei schwacher Vergrößerung sehr leicht, besonders an Exemplaren, deren Gewebe sich in ausgedehntem Zustande befinden, rundliche Flecken, die sich an gefärbten Präparaten durch starke Färbbarkeit auszeichnen. Nach oben, gegen den Bulbus zu, nehmen

sie eine mehr langgestreckte Gestalt an. Es sind ganz scharf zirkumskripte Partien des Gewebes, die sich über die Oberfläche in Form flacher Papillen ein wenig erheben.

Thre Größe beträgt 0.075-0.095 mm im Durchmesser. Ihre Struktur erscheint in der Flächenansicht radialfaserig. Diese Gebilde sind nun offenbar Komplexe von Drüsenzellen, und zwar von Schleimdrüsen; der Stiel des lebenden Tieres sondert ja auch tatsächlich sehr reichlich Schleim ab, besonders am basalen Ende, wo diese Drüsenkomplexe am zahlreichsten sind. Auf Schnitten durch diese Papillen sieht man deutlich, daß hier neben langgestreckten Stützzellen zahlreiche Drüsenzellen vorhanden sind, und zwar von zwei verschiedenen Formen. Die einen sind schmal und langgestreckt, mit körnigem Inhalt versehen; ihre Länge beträgt 20 μ, ihre Breite 3-4 μ. Neben diesen finden sich mehr rundliche Zellen mit netzartigem Zellinhalt; diese sind etwas spärlicher vorhanden. Die Färbung mit Thionin und Mucikarmin beweist, daß es sich tatsächlich um Schleimzellen handelt (Taf. I, Fig. 15).

Über solche Drüsenpapillen habe ich nur eine einzige, ziemlich dürftige Angabe in der Literatur gefunden. Bei Kölliker (20, pag. 96) heißt es: "Auch Papillen von verschiedener Entwicklung und Größe finden sich bei verschiedenen Arten und bei Pteroides latissimum habe ich selbst so tiefe und ästige, mit Epithel gefüllte Einbuchtungen gesehen, daß dieselben kaum anders denn als Drüsen zu bezeichnen sind."

Kölliker hat auch eine Abbildung dieser "tiefen und ästigen, mit Epithel gefüllten Einbuchtungen" gegeben. Aus dieser Abbildung geht deutlich hervor, daß diese Gebilde, die er bei Pteroides latissimum gefunden hat, nicht mit den von mir beobachteten Papillen identisch sind. Die von Kölliker abgebildeten Einbuchtungen erscheinen verästelten tubulösen Drüsen ähnlich. Solche habe ich bei Pt. griseum nicht beobachten können. — Bei der Untersuchung von Schnitten durch die Stielregion anderer Pennatuliden, die den verschiedensten Familien angehörten, fand ich immer diese papillösen Drüsenkomplexe. Außerordentlich zahlreich sind sie bei Veretillum. Bei keiner der von mir untersuchten Pennatuliden fehlten diese Drüsenpapillen.

Die Funktion dieser Drüsen ist vor allem Schleimsekretion. Nun ist mir aufgefallen, daß der Stiel beim lebenden Tiere oft eine gelbe bis orangerote Färbung besitzt, und zwar nur im Verbreitungsbezirk dieser Gebilde. In der Tat weist auch der Schleim eine solche Farbe auf, woraus mir hervorzugehen scheint, daß die Färbung des Stieles, die auch am basalen Ende am intensivsten ist, von diesen Drüsen herrührt. Damit läßt sich die Tatsache, daß die Farbe des Stieles variiert und heller und dunkler werden kann, wie es am lebenden Tiere beobachtet wurde, aufs beste in Übereinstimmung bringen.

Das Ektoderm enthält weiters Epithelmuskelzellen, Sinnesund Nervenzellen, endlich Nesselkapseln (Nematocysten) und Cnidoblasten. Diese Formen von Zellen finden sich vor allem in den Tentakeln; sie sind meist schwer zu untersuchen und deutlich nur an Mazerationspräparaten von frischem Material zu sehen. Einige Formen von isolierten Epithelmuskel- und Nervenzellen sind auf Taf. II, Fig. 17 abgebildet.

Die Epithelmuskelzellen sind meist sehr flach und tragen an der Basis einen Muskelfortsatz. An den Tentakeln und der Mundscheibe bilden sie eine Muskelschicht.

Das Nervensystem ist einer der schwierigsten Gegenstände der Untersuchung. Bis jetzt ist über das Nervensystem der Alcyonarien noch sehr wenig bekannt. Nach Kassianow (36) ist die Mundscheibe als nervöses Zentrum anzusehen. - Ich habe eine Anzahl verschiedener Methoden zur Untersuchung des Nervensystems angewendet, doch war ich leider nicht imstande, mehr als einige spärliche Befunde zu erhalten. Auf Schnitten fand ich Spuren einer "Nervenschicht" in den Tentakeln der Polypen: sehr feine Fibrillen, die sich durch ihre Feinheit und ihre Färbbarkeit von Muskelfasern deutlich unterschieden: mit Delafield-van Gieson färben sich nämlich die Muskelfasern hellgelb, während diese Fäserchen dunkel gefärbt wurden. Mit Goldchlorid (nach APATHY) imprägniert, wurden sie deutlicher sichtbar. Es ist höchst wahrscheinlich, daß diese feinen Fasern Nervenfasern sind. Sie stimmen auch ihrer Lage und ihrem Aussehen nach mit der von Kassianow (45) beschriebenen und abgebildeten Nervenschicht überein. Im übrigen hatte ich auch mit der Vergoldungsmethode von APATHY keine weiteren positiven Ergebnisse.

An Schnitten durch die Muskelschicht des Stieles fanden sich auch im Epithel, welches die Muskelblätter überzieht, Zellen, die zarte Fortsätze gegen die Muskelfasern entsenden. Ob dies jedoch wirklich Nervenzellen sind, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Ein wenig besser waren die Ergebnisse der Mazerationsmethoden. Hierbei wurden besonders folgende Gemische angewendet: Hertwigsches und Hallersches Gemisch und Müllersche Flüssigkeit. Auf diese Weise vermochte ich aus den muskelreichen Partien der Rhachis und des Stieles, ferner aus den Polypen polygonale Zellen mit drei oder mehreren zarten Fortsätzen zu isolieren, in denen wir offenbar Nervenzellen vor uns haben (Taf. II, Fig. 17 und 18). Die Größe dieser Zellen beträgt 6 μ. Ihre Struktur ist sehr feinkörnig, ein deutlicher Zellkern ist vorhanden. Von feinen Fortsätzen waren zwei bis fünf zu sehen, die sich mitunter auch wieder verzweigten.

Schließlich ließen sich auch nach intravitaler Färbung der Gewebe mit Methylenblau und Fixierung mit molybdänsaurem Ammonium (nach Bethe) in der Rhachis und im Kiel sehr feine Fibrillen beobachten, die einen Plexus unter dem Ektodermepithel bildeten. Dieser Plexus ist im Stiele etwas lockerer als in der Rhachis, wo die Fibrillen hauptsächlich in der Längsrichtung verlaufen, während sich im Stiel keine vorherrschende Verlaufsrichtung angeben läßt.

Das Vorhandensein eines solchen Plexus ist von Bedeutung für die Beurteilung der wichtigen Frage eines "kolonialen Nervensystems". Kassianow (45) hat ein solches bei Alcyoniden nicht finden können, doch hielt er es für wahrscheinlich, daß die Pennatuliden im Besitze eines kolonialen Nervensystems sind. Der erwähnte Plexus scheint mir auch sehr für diese Annahme zu sprechen. Nach Kassianow müßte das koloniale Nervensystem vor allem im Ektoderm des Coenosark gesucht werden; hier liegen nun auch diese feinen Fasern, die ich mit Hilfe der Vitalfärbung bei Pteroides beobachten konnte. Allerdings kann ich dieselben noch nicht mit voller Bestimmtheit für Nervenfasern erklären und hoffe von weiteren Untersuchungen in dieser Richtung noch Aufschlüsse.

Die Sinneszellen sind desgleichen auf Schnitten schwer zu untersuchen; nur auf Mazerationspräparaten fand ich einige Zellen, die ihrer Natur nach Sinneszellen sein dürften: Spindelförmige Zellen mit einem kurzen Fortsatz, oft noch mit einem zweiten, längeren versehen. Auf Fig. 18 ist eine solche Zelle abgebildet, die mit einem längeren Fortsatz einer polygonalen Nervenzelle zusammenhängt.

Die Nesselkapseln (Nematocysten) sind bei den meisten Alcyonarien sehr klein und nicht leicht zu beobachten. Bei den Pennatuliden sind sie, wie auch Kölliker hervorhebt, ganz besonders klein und schwach entwickelt und an Spiritusexemplaren nicht nachzuweisen. Auf Schnitten konnte ich nie mit Sicherheit Nematocysten erkennen. Dies gelang erst bei der Untersuchung

lebender Polypen, wenn dieselben mit schwacher Essigsäure behandelt wurden. Die Nesselkapseln erscheinen als sehr kleine, stark lichtbrechende Körper von ovaler Gestalt; ihr größter Durchmesser beträgt zirka 7 μ . — Mit 2% Essigsäure behandelt, schnellen sie das Filament hervor; dann erst werden sie deutlich sichtbar. Der obere Rand der explodierten Kapsel erscheint ein wenig gezackt. Das Filament ist ein sehr feiner, ganz glatter Faden von 24—29 μ Länge. Widerhäkchen fehlen dem Filament vollständig.

Auch Cnidoblasten wurden in den Tentakeln vorgefunden. Es sind sehr kleine Zellen mit einer helleren Randpartie; in ihrem Plasma sieht man mitunter die Cnide als einen ovalen Körper liegen, in dessen Innern man das eingerollte Filament erkennen kann. Den weiter entwickelten Cniden erscheint der Kern der Bildungszelle seitlich wie ein linsenförmiges Gebilde anliegend. Auf Taf. II, Fig. 26 ist auch eine bereits ausgebildete Nesselkapsel abgebildet, an deren Seite man noch den Rest der Bildungszelle sieht.

Von einer gewissen Bedeutung scheint mir die Tatsache zu sein, daß sich die Nematocysten nicht in gleicher Weise bei den Pinnularzooiden wie bei den Rhachidozooiden vorfinden. Bei den ersteren finden sie sich nämlich äußerst spärlich; ihre Zahl ist so gering, daß sie eigentlich gar nicht in Betracht kommen kann. Bei den Rhachidozooiden hingegen finden sich sehr zahlreiche Nesselkapseln mit auffallend langen Filamenten. Diese sind hier 48—50 μ lang. Auch Cnidoblasten mit Cniden aller Entwicklungsstadien finden sich häufig vor. Es zeigt sich also auch in diesem Punkte eine Differenz zwischen den beiden Siphonozooidformen.

Das Stomodae um besteht aus einem ziemlich hohen Epithel, das ebenfalls den Eindruck eines mehrschichtigen Epithels macht: Die Zellen sind sehr lang und schmal, die Kerne in verschiedenen Höhen gelagert; auch interstitielle Zellen kommen vor. Auch dieses Epithel ist als ein "mehrreihiges" zu bezeichnen. Es besitzt eine sehr feine Bewimperung von ganz kurzen Cilien; wie bereits erwähnt, verlängern sich diese bei den Siphonozooiden an der Ventralseite zu den langen Geißeln der Siphonoglyphe. Die Zellen des Schlundrohres, welche die langen Geißeln tragen, sind auch mit einer deutlichen Cuticula versehen, welche bei sehr starker Vergrößerung als Stäbehencuticula erscheint. — Auch im Schlundrohr kommen Drüsen vor. Diese Drüsen sind oval, etwas kleiner als die des äußeren Epithels (9—10 µ) und mitunter sehr zahlreich. Bei Methylenblaufärbung bleiben sie hell auf blau gefärbtem Grunde. Auch diese Drüsen dürften am Leuchten beteiligt sein.

Die dorsalen Mesenterialfilamente, die auch ektodermaler Herkunft sind, weisen histologisch die gleiche Struktur auf wie das Stomodaeum. Sie sind bedeutend länger als die übrigen Mesenterialfilamente, doch im Vergleich zu jenen anderer Alcyonarien kurz. In ihrer Struktur weichen sie nicht von denen anderer Tieren dieser Ordnung ab.

2. Das Entoderm.

Das Epithel der inneren Körperbedeckung, das sämtliche Hohlräume der Kolonie in ihrem Inneren auskleidet, ist ein einschichtiges Epithel von verschiedener Höhe. In den Gastralräumen und den Tentakeln der Polypen ist es ein Zylinderepithel von 15—17 μ Höhe; am Grunde der Polypen wird es zu einem etwas niedrigeren kubischen Epithel von zirka 10 μ Höhe; sehr niedrig ist es im Schwammgewebe der Rhachis. Bedeutendere Höhe erreicht es wieder im Stiel, wo es die Muskelblätter überkleidet. Ein sehr gut ausgebildetes Zylinderepithel überzieht auch die Wandungen der vier Hauptkanäle des Stieles. Dieses Epithel erreicht eine Höhe von 25 μ und darüber. An der Basis der Zellen befinden sich Muskelfortsätze, welche eine Ringmuskulatur bilden (Taf. II, Fig. 19). Das Entoderm besteht aus Zellen, die meist ein sehr deutlich granuliertes Plasma besitzen.

Die entodermalen Epithelien sind charakterisiert durch das Vorkommen von ganz bestimmten Drüsenzellen, den schon mehrfach erwähnten "braunen Drüsen". Diese kommen im Entoderm sämtlicher Hohlräume der Kolonie vor. Es sind Zellen von sehr verschiedener Gestalt und Größe, stets von einem körnigen Sekret von auffallend brauner Farbe erfüllt. Ihre Gestalt ist bald flaschenförmig, bald oval bis rundlich, mitunter sind sie sehr lang und spindelförmig (Taf. II, Fig. 24). Mit Thionin und mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin färbt sich das braune Körnersekret tiefschwarz. Das Sekret scheint eiweißartig zu sein. Diese Drüsenzellen sind nicht zu allen Zeiten in gleicher Weise mit Sekretkörnehen erfüllt. Wenn sie ganz angefüllt sind, ist ein Zellkern nicht zu sehen. An Mazerationspräparaten ließ sich an isolierten Zellen, die nur wenig Sekretkörner enthielten, ihre Form deutlich erkennen: sie besitzen einen kurzen Hals, der als Ausführungsgang dient; auch der Zellkern war ganz deutlich sichtbar.

Diese Drüsenzellen sind nun meines Erachtens ganz sicher die Ursache der dunklen Färbungen, die in der Kolonie vorkommen. Pigmentkörper anderer Art sind nie gesehen worden, wohl aber fand ich bei der Untersuchung von Polypen, die sehr dunkel gefärbt waren, daß sie sehr reichlich diese Drüsen enthielten, während dieselben bei hellgefärbten Polypen nicht zu sehen waren. Auch die Rhachidozooide sind nur zufolge ihres Reichtums an solchen Drüsen dunkel gefärbt. Die Rhachis, die beim lebenden Tier mitunter eine dunkelviolette Färbung besitzt, verdankt diese auch den Drüsen, die sehr zahlreich in ihrer Muskelschicht liegen; bei einem Exemplar, dessen Rhachis licht gefärbt war (Nr. 20), waren keine braunen Drüsen zu sehen, während sie bei Exemplaren mit dunkler Rhachis in großer Zahl sichtbar waren. Daß die Farbe der Rhachis nicht braun, sondern violett erscheint, beruht offenbar auf der Erscheinung der "Farben trüber Medien".

So müssen uns die Farben von Pteroides griseum als das Produkt drüsiger Sekretionen erscheinen: Die hellen Farben des Stiels rühren von ektodermalen Drüsen her, die dunklen, die an der Rhachis und bisweilen an den Polypen auftreten, von entodermalen Drüsen. Nun wird es auch verständlich, wie es möglich ist, daß die Polypen verschiedene Farben zeigen können: wenn die Drüsen von Sekretkörnern frei sind, erscheinen die Polypen weiß; sind jedoch diese Körnchen reichlich vorhanden, so erscheinen die Polypen dunkelgefärbt.

Von Organen des Entoderms wären weiters zu erwähnen die ventralen Mesenterialfilamente. Diese sind bei den Autozooiden wohl ausgebildet und vom typischen Bau der Mesenterialfilamente der übrigen Alcyonarien. Eine nähere histologische Beschreibung dürfte nicht notwendig sein, da eine solche von Wilson bereits vorliegt. In den Mesenterialfilamenten kommen spindelförmige Drüsenzellen von körnigem Inhalte vor, die jedoch nicht mit den vorerwähnten braunen Drüsen übereinstimmen. Die Mesogloealamelle erscheint in den Filamenten an ihrem freien Rande ein wenig verdickt.

Auch Fettkügelchen wurden im Entoderm bei der Untersuchung lebenden Materials gefunden. Oft erscheinen sie zu kleinen Träubchen gruppiert, besonders in den Wandungen der Polypenhohlräume. Auch in den Siphonozooiden wurden Fettkügelchen beobachtet. Ihre Größe beträgt 4·5—5 \mu. Der Nachweis, daß sie aus Fett bestehen, gelingt sehr leicht durch Behandlung mit Überosmiumsäure; dadurch färben sie sich dunkelbraun und bei Nachbehandlung mit Alkohol tiefschwarz.

In den ventralen Mesenterialfilamenten werden die Geschlechtsorgane gebildet. Es werden Zellen des Mesenterialfilaments zu Genitalzellen, während andere Zellen sich zu einem Epithel um die Genitalzelle anordnen. Bei ihrer Reifung löst sich die Geschlechtszelle aus dem Gewebsverbande der Mesenterialfilamente und fällt in den Gastralraum der Polypen hinein.

Die Pennatulidenstöcke sind diöcisch, die meisten der mir zu Gebote stehenden Exemplare waren weiblich, nur in einem einzigen der untersuchten Stöcke fand ich männliche Geschlechtsprodukte und diese leider nur in einem sehr unentwickelten Zustande.

Von Eiern konnte ich dagegen bei geschlechtsreifen Kolonien sehr viele und in allen möglichen Entwicklungsstadien befindliche untersuchen. Die Größe der Eier ist ziemlich variabel. Der größte Durchmesser eines Eies, den ich gemessen habe, betrug 0.35 mm. Die Eier sind sehr dotterreich und weisen ein körniges Aussehen auf; bei älteren Eiern findet man ein mehr wabiges Aussehen des Inhaltes.

Die Eier sind von einer äußerst zarten Membran umgeben; ferner sind sie außerhalb dieser Membran noch von einem zirka 12 µ hohen Zylinderepithel umhüllt.

Das Keimbläschen ist sehr groß, sein Durchmesser erreicht 0.06—0.08 mm; er beträgt fast ein Drittel von dem des Eies. Die Lage des Keimbläschens im Ei ist exzentrisch. Im Inneren des Keimbläschens ist auch stets ein Keimfleck deutlich sichtbar, der mitunter von einem hellen Hofe umgeben erscheint. Angelegt werden die Geschlechtsorgane schon ziemlich früh; ich fand schon in einem Polypen von einem der allerjüngsten Blättchen, der noch sehr unvollständig entwickelt war, ein junges Ei in seiner zelligen Hülle, das noch in Verbindung mit dem dorsolateralen Mesenterialfilament stand. Die anderen Filamente fehlten noch. Der Durchmesser dieses Eies betrug 0.038 mm, der des Keimbläschens 0.021 mm.

Von männlichen Keimprodukten habe ich leider keine reifen finden können; es ist merkwürdig, daß die männlichen Kolonien viel seltener sind als die weiblichen. Die unentwickelten Testikel, die ich bei einem Exemplare fand, stellten sich dar als kugelrunde kleine Gebilde von einem Durchmesser von zirka 28—30 μ , auch von einer zirka 12 μ hohen zelligen Hülle umgeben und im Inneren dicht erfüllt von sehr kleinen Zellen, deren Größe 4—5 μ beträgt; diese Zellen sind sehr reich an Kernsubstanz und sind zweifellos die jungen Spermienzellen.

3. Die Mesogloea

ist diejenige Gewebslage, welche am Aufbau des Körpers den größten Anteil hat; sie ist speziell bei unserer Form mächtig entwickelt. Sie findet sich überall als trennende Scheidewand zwischen den beiden Körperepithelien, dem Ektoderm und dem Entoderm, im verschiedensten Grade der Ausbildung. In den Pinnae, im Stiel und im Bulbus erreicht sie eine große Mächtigkeit, an anderen Stellen des Körpers, wie z. B. in den Tentakeln wird sie zu einer verschwindend dünnen Lamelle von 1·5—2 \(\nu\). Stärke; diese Lamelle erscheint durchaus homogen. Sie ist aber dort, wo sie stärker entwickelt ist, keineswegs homogen, sondern weist deutlich eine fibrilläre Struktur auf, welche sich besonders schön an Präparaten zeigt, die mit Pikronigrosin gefärbt wurden. Diese Fibrillen gehören zu den Struktureigentümlichkeiten der Mesogloea und sind nicht, wie Bourne (34) meint, ein Artefakt, das durch die Einwirkung der Reagentien bei der Präparation entstanden ist.

Außer diesen faserigen Differenzierungen der Grundsubstanz weist die Mesogloea noch zahlreiche zellige Elemente auf, die zum Teil vom Ektoderm, zum Teil aber auch vom Entoderm abstammen, und in die Mesogloea eingewandert sind. Nach Kowalewsky und Marion (23) stammt das Mesenchym nur vom Ektoderm ab; doch kann es als sicher hingestellt werden, daß auch vom Entoderm der Ernährungskanäle Zellen in die Mesogloea einwandern.

Die Mesenchymzellen finden sich sehr häufig, sowohl einzeln als auch zu ganzen Nestern vereinigt in der Mesogloea vor; sie sind meist mit mehreren Fortsätzen versehen; durch diese hängen sie auf weite Entfernungen miteinander zusammen, einen ganzen "Plexus" bildend ("Mesogloeal cell-plexus", PRATT-MUSGRAVE [39]).

Außerdem finden sich feine Kanälchen in der Mesogloea, mit entodermalem Epithel ausgekleidet, die sogenannten "Ernährungskanäle", die mit dem allgemeinen Hohlraumsystem zusammenhängen, endlich Zellstränge von Entodermzellen, an denen man kein Lumen mehr wahrnehmen kann und die solid erscheinen; möglicherweise besitzen sie im lebenden Zustande noch ein Lumen. Sie sind die letzten feinsten Ausläufer des Kanalsystems, die "kapillären Ernährungsgefäße" Köllikers. In reicher Ausbildung finden sie sich im Stiel, besonders im Bulbus, wo sie dicht unter dem Ektodermepithel einen Plexus bilden, der auf den ersten Blick eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Nervenplexus besitzt. Es ist ein dichtes Netz- oder Maschenwerk von Zellkomplexen, die untereinander anastomosieren. Von einem Nervenplexus unterscheidet es sich deutlich durch seine Größe und durch die Stärke der Ausläufer, die bedeutend gröber sind als die feinen Faserfortsätze von Nervenzellen. An Knotenpunkten finden sich zahlreiche Zellkerne.

Ein Lumen ist nicht zu bemerken; die Zellen bilden ganz solide Stränge. Diese "kapillären Ernährungsgefäße" sind in der Mesogloea des ganzen Körpers vorhanden und finden sich auch in den Pinnae vor, ebenso in der Achsenscheide, der Achsenhülle und im Septum terminale; doch nirgends in so reicher Ausbildung wie im Stiel (Taf. II, Fig. 25).

Eine Frage, die hier noch zu beantworten wäre, ist die, ob die kapillären Ernährungsgefäße nach außen münden. Kölliker schreibt darüber: "Eine Frage, die ich zur weiteren Prüfung empfehle, ist die, ob nicht die kapillären Kanäle an bestimmten Stellen an der äußersten Oberfläche des Stockes sich öffnen; . . . bei Pteroides hystrix var. latifolia . . . habe ich mit Bestimmtheit gesehen, daß viele Kanäle des Hautnetzes, deren Durchmesser 8 bis 20 µ betrug, bis an die äußerste Oberfläche der Cutis gelangten und dort am Epithel sich verloren, und obschon es mir nicht möglich war, im Epithel selbst Löcher oder Kanäle zu sehen, so zweifle ich keinen Augenblick daran, daß solche wirklich vorhanden sind." -Ich habe an Querschnitten durch den Stiel tatsächlich gesehen, daß diese sogenannten kapillären Gefäße an der äußeren Oberfläche des Stockes enden. Das Verhalten dem Ektodermepithel gegenüber ist freilich nicht zu konstatieren gewesen, da das Epithel hier völlig abgelöst war, doch geht aus dem Augenschein hervor, daß sie die Außenfläche der Kolonie erreichen (Taf. I, Fig. 16). Ihre Weite stimmt mit der von Kölliker für Pteroides hystrix angegebenen iiberein.

Von Elementen der Mesogloea sind endlich noch die Kalkkörperchen (Spicula) zu erwähnen, welche als Zellprodukte aufzufassen sind. Nach Kowalewsky und Marion (23) stammen
ihre Bildungszellen vom Ektoderm. Die Spicula sind hauptsächlich
in den äußeren Gewebspartien gelagert. Sie kommen in der verschiedensten Größe und Ausbildung vor. Die größten und längsten
finden sich in den sogenannten "Hauptstrahlen" der Pinnae. Hier
erreichen sie eine Länge von 6 mm. Mehrere solcher großer Spicula
vereinigen sich dann zu einem Hauptstrahl. Dagegen kommen kleinere
Formen im Stiel und der Rhachis vor in einer Größe von 0·075 bis
0·15 mm; endlich fand ich im Septum terminale ganz kleine Kalkkörperchen, die in Gruppen von traubiger Gestalt gehäuft waren
und deren Größe zwischen 6 und 10 µ sehwankte (Taf. II, Fig. 23).

Die Kalknadeln der Blätter sind glatt und spindelförmig, lang und schmal. Die Enden erscheinen mehr oder weniger abgerundet, doch bei stärkerer Vergrößerung sieht man, daß sie ein wenig ausgezackt sind (Fig. 21). Im Inneren der Kalknadel bemerkt man eine dunkler gefärbte zentrale Partie, die aus organischer Substanz besteht, und die Nadel von einem Ende bis zum anderen, jedoch nicht überall in gleicher Stärke durchzieht; vielmehr erscheint sie in der Mitte wie eingeschnürt, an den Enden gleichsam keulig angeschwollen; dort füllt sie fast die ganze Breite der Kalknadel aus (Fig. 20). Am dunkelsten ist sie bei sehr großen Kalkkörpern. Diese organische Partie weist eine längsfaserige Struktur auf. Auch läßt sich auf der Oberfläche der Kalknadeln eine feine Längsriefung bemerken.

An starken Kalkkörperchen lassen sich deutlich drei Schichten unterscheiden:

- 1. Eine äußere, ganz helle tarblose Schicht, an der sich eine sehr zarte Längsriefung bemerken läßt;
- 2. eine gelblich gefärbte Schicht mit ziemlich deutlicher Längsstreifung;
- 3. im Inneren ein dunkelgefärbter Strang vorwiegend organischer Substanz; hier ist die faserige Struktur sehr deutlich (Fig. 21).

Die kleineren Formen der Spicula, wie sie sich in den äußeren Partien der Rhachis und des Stieles finden, sind ähnlich gebaut. Sie sind bei weitem nicht so stark in die Länge gestreckt; bei einer Länge von 0·132—0·14 mm wurde eine Breite von 0·014 bis 0·017 mm gemessen. Diese Spicula lassen die oben beschriebenen Strukturen viel weniger deutlich erkennen. Sie erscheinen oft ganz glatt, an ihren Enden viel regelmäßiger abgerundet; in allen ihren Teilen sind sie farblos; die zentrale Partie organischer Substanz scheint nicht durch wie bei den Kalknadeln der Pinnae; doch ist sie auch hier vorhanden, wie Schnitte durch das entkalkte Gewebe beweisen; überall, wo Spicula gesessen haben, befindet sich ein Hohlraum, in dessen Mitte ein Rest von organischer Substanz liegt.

Seiner histologischen Natur nach erscheint dieser Rest von organischer Grundsubstanz der Spicula ähnlich der Fasersubstanz des Bindegewebes. Mit Pikronigrosin, das eine spezifische Färbung für Bindegewebe ist, färbt er sich indigoblau wie dieses. Auf Längsschnitten kann man deutlich die Längsfaserung erkennen; ferner läßt sich auf Querschnitten meist noch eine konzentrische Schichtung konstatieren.

Schließlich möchte ich noch erwähnen, daß bei den Spicula auch eine Art von "Zwillingsbildung" vorkommt: Zwei Kalkkörperchen, die zu einem einheitlichen Gebilde verwachsen sind. Ich habe dies in zwei Fällen beobachtet, und zwar bei Kalkkörperchen vom Hautgewebe des Stieles. Die beiden Spicula hatten einander derart durchwachsen, daß sie ein Kreuz bildeten; man könnte von "Durchkreuzungszwillingen" sprechen. Die Größe der Balken des einen Kreuzes betrug 0.075 mm und 0.088 mm. Sonst wiesen sie den gleichen Bau auf wie die übrigen Spicula (Taf. II, Fig. 22).

Zwischen den Kalkkörperchen der als Pteroides spinosum beschriebenen Varietät und dem typischen Pteroides griseum konnte ich keinen Unterschied finden, außer daß die ersteren meist ein wenig robuster sind. Die Kalkkörperchen sind im allgemeinen ein sicheres Unterscheidungsmerkmal der verschiedenen Arten; daß sich die Spicula dieser beiden Formen in ihrer Gestalt nicht voneinander unterscheiden, ist mit ein Grund gegen die Trennung in zwei verschiedene Arten.

Biologische Notizen.

Zum Schlusse dieser Arbeit möchte ich noch einige biologische Beobachtungen mitteilen, die ich an lebenden Tieren während meines Aufenthaltes an der k. k. zoologischen Station in Triest und der deutschen zoologischen Station in Rovigno gemacht habe.

1. Von den Bewegungen der Kolonie sind schon seit längerer Zeit bekannt das rhythmische Anschwellen derselben, ferner die sogenannten peristaltischen Bewegungen. Die Frage, inwieweit die Kolonie zu selbständigen aktiven Bewegungen befähigt ist, bildet auch eine schon alte Streitfrage. In der letzten Arbeit, die sich mit dieser Frage beschäftigt, der schon zitierten Arbeit von Edith M. Musgrave (50) ist die Literatur über diesen Punkt ausführlich angeführt. Die Verfasserin ist der Meinung, daß die Pennatulidenkolonie befähigt sei, durch die Achsenmuskulatur und das springfederartige Entgegenwirken der elastischen Achse selbständige Schwimmbewegungen auszuführen.

Was zunächst die rhythmischen Kontraktionen und Dilatationen betrifft, so wurde von Hickson (32) seinerzeit die Ansicht geäußert, daß dieselben mit dem Wechsel von Ebbe und Flut zusammenhängen. Diese Ansicht ist jedoch unhaltbar. In jüngster Zeit wurde von Kükenthal (47) die Meinung vertreten, daß das Anschwellen der Alcyonarienkolonien aus ihrem Sauerstoffbedürfnisse entspringe und vor allem bei Mangel an Sauerstoff eintrete; experimentell wurde dies bestätigt durch die Tatsache, daß die Kölonien, in abgekochtes und filtriertes Seewasser übertragen, eine außerordentlich starke Anschwellung erfuhren. Diesen Versuch habe ich

wiederholt, doch ist es mir nicht gelungen, zu demselben Ergebnisse zu kommen wie Kükenthal, denn als die Tiere in gleicher Weise behandelt wurden, kontrahierten sie sich im Gegenteil stark und zeigten auch nach längerer Zeit keine Anschwellung mehr.

In den Aquarien der zoologischen Station in Rovigno, wo eine Anzahl von Seefedern unter den günstigsten Bedingungen auf ihrem natürlichen Grunde gehalten wurden, zeigten sie ein merkwürdiges Verhalten: Bei Tage waren die Tiere ganz klein und hochgradig kontrahiert; mit Eintritt der Dunkelheit dagegen begannen sie mächtig anzuschwellen, und in der Nacht hatten sie ein ungeheures Volumen erreicht. Sämtliche Polypen waren dabei ausgestreckt. Dies scheint darauf hinzudeuten, daß sie überhaupt an die nächtliche Lebensweise angepaßt sind. Kükenthal spricht in der zitierten Arbeit die Vermutung aus, daß diese periodisch erfolgende Wasseraufnahme außer zu Atmungszwecken auch für die Ernährung dienen könne, indem er für diese Tiere eine Ernährung aus den gelösten Stoffen des Meerwassers nach der Theorie von Pütter (42) über die Ernährung der Wassertiere annimmt.

Von Herrn Prof. Pütter wurde ich auch noch auf die Erscheinung aufmerksam gemacht, daß die Kolonie bei der starken Wasseraufnahme in ihrem Inneren einen ganz beträchtlichen Überdruck entwickelt. Dieser Überdruck ist physiologisch nicht ohne weiteres zu erklären, am ehesten wäre er als "Sekretionsdruck" und Quellungsdruck aufzufassen; und damit stimmen auch die Tatsachen überein, daß sich im Inneren der Kanäle so zahlreiche Drüsen vorfinden und daß die Flüssigkeit in den Hauptkanälen schleimig verändert erscheint. Man kann diese Tatsache auch auf Mikrotomschnitten durch den Stiel konstatieren. Im Lumen der Hauptkanäle findet sich immer, besonders am unteren Ende derselben, ein leicht färbbarer Inhalt, der offenbar von den schleimabsondernden Drüsen der Kanäle herrührt. Die chemische Veränderung des aufgenommenen Seewassers durch das Sekret der Schleimdrüsen ist als Ursache dieses Überdruckes zu betrachten.

Die sogenannten peristaltischen Bewegungen, durch die das Wasser durch alle Teile der Kolonie gepumpt wird, konnte ich sehr deutlich beobachten und im Zusammenhange mit diesen auch eine aktive Bewegung der oberen Teile des Tieres. Zu Beginn der Beobachtung war die Kolonie, die auf der Seite lag, stark dorsalwärts eingekrümmt, der Stiel zeigte eine starke Anschwellung des Bulbus (12 Uhr mittags). Nach kurzer Zeit trat unterhalb des Bulbus eine energische Kontraktion des Stieles auf, so daß das

download unter www.biologiezentrum.at

Wasser vom Bulbus aufwärts in den unteren Teil der Rhachis gepreßt wurde. Nun zog sich der Bulbus immer mehr zusammen, das Wasser wanderte immer höher hinauf in die Rhachis, worauf sich der Sphincter pedunculi schloß, so daß ein Rückströmen des Wassers verhindert wurde. Die Rhachis schwoll dabei bedeutend an und die Pinnae rückten zugleich weit auseinander. Schließlich war die Anschwellung des Bulbus ganz verschwunden, indem das ganze Wasser nach oben gepreßt wurde (12 Uhr 6 Min.). Um 12 Uhr 7 Min. erschien am untersten Teile des Stieles eine neue Anschwellung, die aufwärts wanderte und immer stärker wurde. Der Bulbus füllte sich wieder mit Wasser. In diesem Stadium trat eine Geradestreckung der Kolonie ein (12 Uhr 10 Min.). Zuerst wurde der untere Teil so bewegt, daß die Krümmung ausgeglichen wurde, gleichzeitig drehte sich das Tier aus der Seitenlage in die Rückenlage und streckte sich völlig gerade. Nach einiger Zeit drehte es sich wieder zur Seite und krümmte sich stark dorsalwärts zurück, wobei der Bulbus stark anschwoll. Um 12 Uhr 15 Min. war es wieder auf demselben Stadium angekommen wie zu Beginn und nun wiederholte sich die Bewegung von neuem. Ich konnte dies einige Male hintereinander beobachten; das Zeitintervall zwischen zwei gleichen Phasen betrug dabei 15 Minuten.

Die peristaltischen Wellen können auch umgekehrt von oben nach unten verlaufen, wie dies gleichfalls beobachtet wurde. Eine bedeutende Verlangsamung der peristaltischen Bewegung trat ein, wenn die Seefeder sich in stark kontrahiertem Zustande befand; sie war dann kaum merklich, wogegen sie während der Kontraktion viel energischer ausgeführt wurde.

Die Kontraktion kann so rasch erfolgen, daß die Kolonie im Verlaufe einer halben Minute auf die Hälfte ihrer früheren Größe kommt. Dabei wird öfters zunächst der Stiel durch den Druck des ausströmenden Wassers ausgedehnt und zieht sich erst langsamer zusammen als die Rhachis, welche bei ihrer Kontraktion eine Menge von Querfalten bekommt. Bei der völligen Kontraktion wird durch die Siphonozooide Wasser in starken Strömen abgegeben, vor allem durch die Rhachidozooide, aber auch durch die Pinnnularzooide. Besonders deutlich sieht man dies beim Fixieren oder überhaupt beim Übertragen in eine andere Flüssigkeit.

Die natürliche Stellung der Pteroideskolonie ist offenbar die, daß das Tier mit dem basalen Ende in den Sand oder Schlamm eingegraben ist. In Rovigno beobachtete ich, daß die Tiere tagsüber so tief im Sande steckten, daß sogar die Feder über ²/₈ ihrer Höhe eingegraben war, erst in der Nacht ragte die Feder ganz aus dem Sande hervor. Der Stiel blieb jedoch eingegraben.

Das Eingraben einer Seefeder konnte ich auch einmal beobachten. Der Stiel sezernierte an seinem unteren Ende viel Schleim; das Ende war intensiv orangegelb gefärbt. Diese Sekretion scheint das Eingraben zu erleichtern. Das Tier lag dabei auf der Ventralseite. Es wurde lebhaft Wasser eingepumpt - zugleich bog sich die Spitze der Feder bald dorsalwärts zurück und wurde bald wieder gerade gestreckt. Das Wasser wurde nach abwärts gepumpt, basalen Ende des Stieles entstand eine Anschwellung, durch die der Sand, an den das Ende angepreßt war, ein wenig gelockert wurde. Darauf zog sich das Stielende zusammen und konnte nun ein wenig in den gelockerten Sand einsinken. Dieser Vorgang wiederholte sich in Zeiträumen von 15-20 Minuten, wobei der Stiel immer tiefer in den Sand eingegraben wurde. Als sich die Kolonie nach einiger Zeit wieder ausgrub, geschah dies unter starker Expansion und unter drehenden Bewegungen. Im Wesentlichen geschieht das Eingraben von Pteroides wohl in der gleichen Weise, wie es von Scytaliopsis durch GRAVIER (43) beschrieben wurde; leider war mir diese Arbeit nur durch ein Referat zugänglich.

Was die Wasserbewegung betrifft, so geschieht die Aufnahme und Abgabe des Wassers durch die Polypen und Siphonozooide, und zwar dienen wohl die Polypen vor allem der Aufnahme, die Siphonozooide der Abgabe; allenfalls ließe sich auch an einen osmotischen Wassertransport durch die Gewebe denken. Wie Musgrave es sich vorstellt, daß von den Poren, die sie am Ende des Stieles gesehen haben will, einige nur der Wasseraufnahme, andere der Abgabe dienen, erscheint mir nach allem, was ich beobachten konnte, unverständlich. Es ist überhaupt fraglich, ob die zwei feinen Poren, mit denen die Hauptkanäle nach außen münden, für die Wasserbewegung von Bedeutung sind.

Von Bewegungen, die eine Ortsveränderung herbeiführten, waren nur sehr langsame Drehbewegungen auf dem Grunde zu beobachten. Ein aktives Schwimmen, wobei die Achse wie eine Springfeder wirken soll, wie Musgrave es für möglich hält, erscheint mir ausgeschlossen.

2. Leuchtvermögen. Die Luminiszenz von Pteroides griseum konnte ich an der zoologischen Station in Triest sehr schön beobachten. Sie tritt auf, wenn die Polypen gereizt werden, z. B. durch Berührung. An der gereizten Stelle fangen die Polypen an aufzuleuchten und das Licht pflanzt sich funkenartig aufflammend und wieder verlöschend über die ganze polypentragende Region fort. Es leuchten nur die Polypen und die Siphonozooide; andere Stellen des Körpers leuchten nicht. Selbst Einschnitte mit dem Skalpell in die Rhachis und den Stiel hatten nur ein Aufleuchten der Polypen zur Folge. Dieselben leuchten auch, wenn sie von der Kolonie abgetrennt sind.

Da nach den Beobachtungen von Zacharias (40) an Ceratium das Leuchtvermögen dieser Tiere an die Nachtzeit gebunden ist, so versuchte ich auch, Pteroides daraufhin zu prüfen. Ein Exemplar, vormittags (9 Uhr a. m.) in die Dunkelkammer gebracht, leuchtete auf einen mechanischen Reiz (Streichen der Blätter) nicht auf, auch wenn ein Sauerstoffstrom durchs Aquarium geleitet wurde. Nach längerer Zeit erfolgte erst bei Sauerstoffzufuhr ein schwaches Aufleuchten, das jedoch unterblieb, sowie die Zufuhr eingestellt wurde.

Ein anderes Exemplar, das zu Mittag in die Dunkelkammer gebracht wurde, leuchtete zuerst gar nicht auf; nach zwei Stunden erschien bei fortwährendem Sauerstoffzutritt ein schwaches Aufleuchten, das sich um 4 Uhr p. m. bereits zu einer merklichen Intensität gesteigert hatte.

Ein Exemplar wurde Nachts durch mechanische Reizung zum Aufleuchten gebracht; nachdem einige Zeit ein Sauerstoffstrom eingewirkt hatte, wurde der Versuch wiederholt, und nun war das Aufleuchten viel intensiver.

Ich versuchte weiter, das Verhalten anderen Reizen gegenüber zu konstatieren, wie sie von Falger (44) bei Acholoe astericola angewendet worden waren. So fand ein lebhaftes Aufleuchten bei der Einwirkung eines elektrischen Stromes statt, der von einem Induktionsapparat herrührte. Die Polypen leuchteten um so stärker auf, je geringer der Rollenabstand genommen wurde. Ferner trat ein mäßig helles Aufleuchten ein, als ein Exemplar mit warmen Seewasser von 35° C übergossen wurde.

Auch auf chemische Reize reagiert das Tier durch Aufleuchten, und zwar sind diese Reize diejenigen, die am stärksten wirken. Mit Sublimatlösung übergossen, leuchtete ein Exemplar vier Minuten lang mit ruhigem Lichte. Das schönste und am längsten anhaltende Leuchten trat bei Einwirkung von 4% Formaldehydlösung ein. Eine so behandelte Kolonie leuchtete sogar 12 Minuten lang. Erwähnung verdient die Tatsache, daß meistens die Spitze der Feder am längsten leuchtet.

Da sich anatomisch keine besonderen Leuchtorgane finden lassen, so bleibt nur die Annahme übrig, daß das Leuchten von den Hautdrüsen herrührt, an denen die Polypen so reich sind. Bujor (35) sieht kleine und größere Kügelchen, die er in den Zellen von Veretillum fand, als die Ursache des Leuchtvermögens an. Diese Kügelchen sind fettartig und sollen ein der Zymase verwandtes Enzym. die Luciferase enthalten, welche sie zur Luminiszenz befähigt. Daß solche fettartige Kügelchen der Sitz des Leuchtvermögens seien, erscheint mir sehr unwahrscheinlich. Der Analogieschluß Bujors von Pholas auf die Pennatuliden ist doch recht gewagt. Viel näher liegend ist es wohl, den Sitz des Leuchtens in den Drüsen zu suchen, an denen ja auch Veretillum sehr reich ist. Pteroides besitzt, wie schon erwähnt, gerade in den leuchtenden Polypen so viele Drüsen, während Fettröpfehen nicht gerade häufig sind. Ob die Luminiszenz eine intrazelluläre oder extrazelluläre ist, kann ich nicht mit Sicherheit angeben. Da ich keinen leuchtenden Schleim finden konnte, der sich von der Kolonie trennen ließ, scheint mir mehr für eine intrazelluläre Luminiszenz zu sprechen.

Ich fasse die Ergebnisse dieser Beobachtungen in folgenden Punkten zusammen:

- 1. Die Luminiszenz kommt nur den Polypen und den Siphonozooiden zu.
- 2. Sie besteht auch weiter, wenn diese vom Stamm abgetrennt sind.
 - 3. Bei Tage ist das Leuchtvermögen herabgesetzt.
 - 4. Durch Sauerstoffzufuhr wird es erhöht.
 - 5. Das Aufleuchten tritt nur nach Reizungen ein.
- 6. Die Reize können mechanischer, elektrischer, thermischer und chemischer Natur sein.

Zum Schlusse erfülle ich eine angenehme Pflicht, indem ich meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Prof. Großen in Wien und Herrn Prof. Kükenthal in Breslau auf das herzlichste für die mannigfachen Anregungen sowie für ihre Bemühungen und rege Anteilnahme an meiner Arbeit danke.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

- 1754. Linné, C.: Hans Maj. Ad. Fredr. vår des allergnådigste konungs Naturaliesammling. Holmiae Mus. Ad. Fredr. regis etc.
 - 1758. Systema naturae. T. I, 10. Edit.
 - 3. 1761. Вонаряси: De quibusdam animalibus marinis etc. cap. VI. De Penna.
 - 4. 1764. Ellis: An account of the Sea-Pen. Phil. Trans. 53. pp. 419-428.
 - 5. 1766. PALLAS: Elenchus Zoophytorum. Haag.
 - 1786. Ellis and Solander: The natural History of many curious and incommon Zoophytes. London.
 - 1788. ESPER, E. J. C.: Die Pflanzentiere. Nürnberg 1788—1830.
 - 8. 1788. Linné (Gmel.): Systema naturae. 13. Edit.
 - 9. 1789. MÜLLER, O. F.: Zoologia danica. Havniae.
- 10. 1816. LAMOUROUX: Histoire des Polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommées Zoophytes.
- 11. 1816. LAMARCK, J. B.: Animaux sans vertèbres. Paris.
- 12. 1827. Delle Chiaje, Stef.: Memoria sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Vol. III.
- 13. 1834. BLAINVILLE, H. D.: Manuel d'actinologie et zoophytologie. Paris.
- 14. 1838. JOHNSTON: A History of British Zoophytes.
- 15. 1848. Dana: Zoophytes, U. S. Explor, Exped.
- 16. 1858. Herklots: Sur les Polypiers nageurs ou Pennatulidés in: Bijdragen tot de Dierkunde. 7. Aflevering. Amsterdam.
- 17. 1864. KÖLLIKER, ALB. v.: Icones histiologicae. Leipzig.
- *18. 1869. RICHIARDI, S.: Monografia della famiglia dei Pennatularii (Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia Ser. II, Vol. I).
 - 19. 1870. Gray: Catalogue of Sea-Pens or Pennatulariidae in the Collection of the British Museum. London.
 - 1872. Kölliker, A. v.: Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien.
 Abt.: Die Pennatuliden (Frankfurt a. M.).
 - 21. 1873. STUDER, TH.: Über Bau und Entwicklung der Achse von Gorgonia Bertholoni Lmx., In: Bern. Mitteilungen.
 - 22. 1878. v. Koch, G.: Das Skelett der Alcyonarien. Morph. Jahrb. Bd. 4.

^{*)} Die drei mit einem Sternchen bezeichneten Werke habe ich nicht selbst in Händen gehabt.

- 1883. Kowalewsky et Marion: Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille. Tom. I.
- 24. 1883. Wilson, E. B.: The development of Renilla. Phil. Trans. London 1883. pt. III.
- 25. 1884. The mesenterial Filaments of the Alcyonaria. Mitt. zool. Stat. Neapel V.
- MARSHALL, A. M.: Report on the Pennatulida dredged by H. M. S. "Triton".
 Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 32.
- 27. 1887. STUDER, TH.; Versuch eines Systems der Aleyonaria. Arch. f. Naturg. 53. Jg., L. Bd.
- 28. 1887. LACAZE-DUTHIERS: Sur le développement des Pennatules (Pennatula grisea) etc. Compt. Rend. Acad. Sc. Tom. 104.
- 29. 1888. Vogt, C. und Young, E.: Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie.
- 1888. Jungerber, H.: Über Bau und Entwicklung der Kolonie von Pennatula phosphorea. Z. f. w. Zool. 47.
- 31. 1889 v. Kocu, G.: Kleinere Mitteilungen über Anthozoen. Morph. Jahrb., Bd. XV, p. 647.
- 1895. Hickson, S. J.: The anatomy of Alcyonium digitatum. Qu. Journ. micr. Sc. 37.
- 33. 1899. Ashworth: The structure of Xenia Hicksoni etc. Qu. Journ. micr. Sc. 42.
- 34. 1900. BOURNE: Anthozoa in: LANKESTER, A Treatise on Zoology. Pt. II. Chpt. VI.
- 1901. Bujon: Sur l'organisation de la Vérétille. Arch. Zool. exp. gén. Notes et Revue Nr. 4.
- 36. 1903. Kassianow: Über das Nervensystem der Alcyonarien. Bergens Mus. Aarbog.
- 37. 1904. JUNGERSEN: Pennatulida, in Danish Ingolf Expedition vol. V.
- 38. 1905. SCHNEIDER, Alf.: Das Achsenskelett der Gorgoniden. Arch. f. Naturg. 71.
- 39. 1905. Pratt, Edith: The digestive organs of the Alcyonaria and their relation to the mesoglocal cell-plexus. Qu. Journ, micr. Sc. 49.
- 40. 1905. Zacharias: Beobachtungen über das Leuchtvermögen von Ceratium. Biol. Zentralbl. XXV.
- 41. 1906. HICKSON: Coelenterata. In: The Cambridge Natural History.
- 1906. PÜTTER, A.: Die Ernährung der Wassertiere. Z. f. allg. Physiol. Jena.
 7. Bd.
- *43. 1906. Gravier: Sur la biologie des Virgulaires, in: Bull. Mus. H. N. Paris, Tom. 12.
 - Igos. Falger: Untersuchungen über das Leuchten von Acholoe astericola. Biol. Zentralbl. XXVIII.
- 1908. Kassianow, N.: Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria.
 Z. f. w. Zool. Bd. 90.
- 46. 1908. LAACHMANN, H.: Zur Kenntnis der Alcyonariengattung Telesto Lmx. Zool, Jahrb. Suppl. 11. Heft 1.
- 47. 1909. KÜKENTHAL, W.: Beobachtungen an einigen Korallentieren des adriatischen Meeres. Aus der Natur, Heft 11.

- 48. 1909. Nutting, Ch.: Alcyonaria from the Californian Coast, in: Proc. of the U. S. Nat. Mus. vol. 35.
- 49. 1909. Kutschera, F.: Das Leuchten von Acholoe astericola, Z. f. w. Zool, 92.
- 50. 1909. Musgrave, E. (née Pratt): Experimental observations on the organs of circulation and the powers of locomotion in Pennatulids. Qu. Journ. micr. Sc. 54.
- 1910. Broch. Hj.: Pennatuliden (Anthozoa, Nachtrag). Aus: Schulze, L. Zool, anthr. Erg. Forschungsr. westl. Zentr. Südafrika. Bd. 4.
- 1910. Balss, H.: Japanische Pennatuliden, in: Doflein Beitr. z. Naturg, Ostasiens. Abh. math.-phys. kgl. Bayr. Akad. d. Wissensch. I, Suppl.
- 1910. KÜKENTHAL und BROCH: System und Stammesgeschichte der Seefedera (vorl. Mitt.). Zool. Anz. Bd. 36.
- 1910. Broch, Hj.: Diagnosen von neuen oder weniger bekannten Pennatuliden. Zool. Anz. Bd. 36.

Figurenerklärung.

Taf. I.

Fig. 1. Querschnitt durch ein gefaltetes L\u00e4ngsmuskelblatt an der \u00fcbergangsstelle des Stieles in die Rhachis. Vergr. 80:1.

Fig. 2. Ein Stück davon, stärker vergrößert. Vergr. 450:1.

Fig. 3. Mundscheibe eines Polypen, von oben gesehen. Vergr. 70:1.

Fig. 4. Anlagen junger Autozooide.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Blattanlage mit jungen Autozooiden. Vergr. 45:1.

Fig. 6. Querschnitt durch ein junges Autozooid, Vergr. 105:1.

Fig. 7. Längsschnitte durch junge Autozooide. Vergr. 105:1.

Fig. 8. Schematischer Längsschnitt (kombiniert) durch ein Pinnularzooid, Vergr. 105:1.

o. = Mundöffnung.

spt. = Septen.

sgl. = Siphonoglyphe.

schl. = Schlundöffnung.

Ekt. = Ektoderm.

Mg. = Mesogloea.

Ent. = Entoderm.

Fig. 9. Querschnitt durch ein Pinnularzooid ganz nahe der Mundöffnung. Vergr. 105:1.

Fig. 10. Querschnitt durch drei Pinnularzooide in einer tieferen Lage. Vergr. 105:1.

Fig. 11. Verbindungskanäle von Pinnularzooiden untereinander. Vergr. 80:1.

Fig. 12. Stück eines Querschnittes durch ein Blättchen

 $P_1 P_2 = Verlängerte Gastralräume von Polypen.$

Si = Siphonozooide (Pinnularzooide), Vergr. 50:1. Fig. 13. Querschnitt durch ein Rhachidozooid, Vergr. 105:1.

Fig. 14. Ektodermales Epithel von einem Autozooid. Vergr. 210:1.

Fig. 15. Schnittt durch eine Drüsenpapille vom Stiel, Vergr. 105:1.

 $\operatorname{gl}_1 = \operatorname{k\"{o}rnige},$ $\operatorname{gl}_2 = \operatorname{schleimige}$ Drüsenzellen.

Fig. 16. Stück eines Querschnittes der Stielwand mit Endigungen kapillärer Ernährungsgefäße. Vergr. 80:1.

Taf. II.

Fig. 17. Isolierte Nerven- und Epithelmuskelzellen von einem Mazerationspräparat eines Polypen.

Fig. 18. Nervenzellen; eine Ganglienzelle in Verbindung mit einer Sinneszelle.

Fig. 19. Entodermales Epithel der Hauptkanäle. Vergr. 210:1.

e. = Epithelzellen.

gl. = Drüsenzellen.

m. = Muskelfasern.

mgl. = Mesogloea.

Fig. 20. Kalkkörperchen aus einem Blättchen. Vergr. 26:1.

Fig. 21. a) Stück aus der Mitte einer starken Kalknadel, b) Ende derselben Nadel, Vergr. 70:1.

Fig. 22. Zwillingsbildungen von Kalkkörpern des Stieles, Vergr. 70:1.

Fig. 23. Kalkkörperchen aus dem Septum terminale. Vergr. 300:1.

Fig. 24. Formen von Drüsenzellen des Entoderms, durch Mazeration isoliert

Fig. 25. Stück des "Hautplexus" vom Stiele. Vergr. 210.1.

Fig. 26. Nesselkapseln und Cnidoblasten.

Fig. 27. Stück eines Querschnittes durch ein Blättchen. Vergr. 30:1.

P. = Gastralräume von Polypen.

Si. = Siphonozooide.

c, = Verbindungskanäle von Siphonozooiden untereinander.

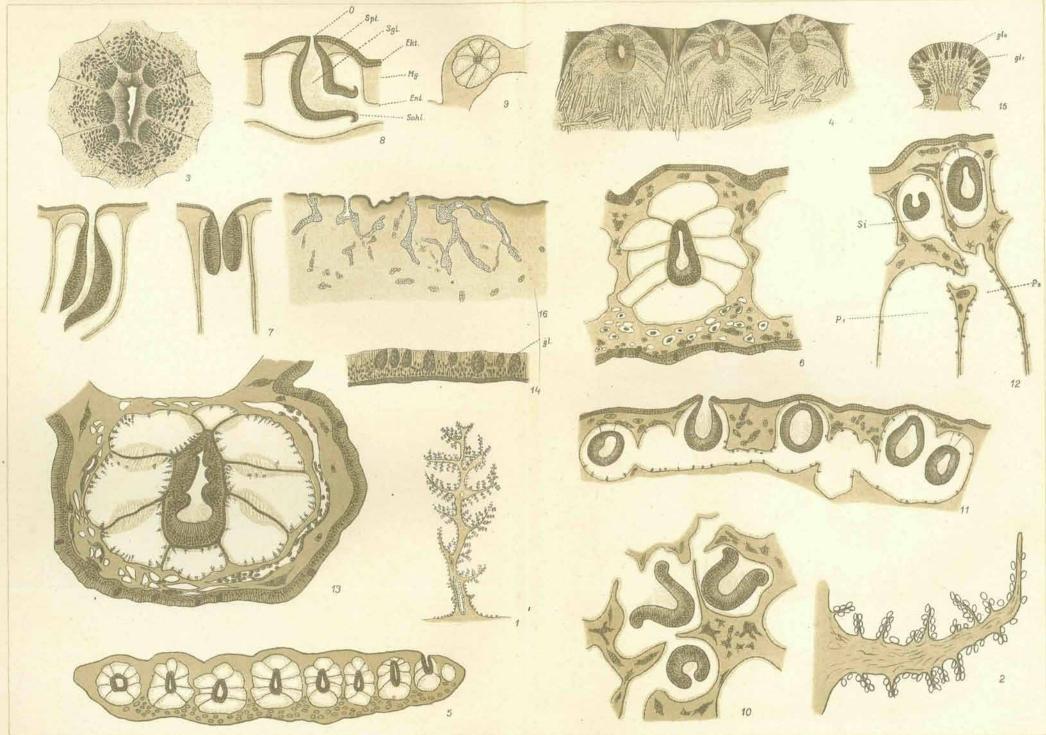
c, = Verbindungskanäle von Siphonozooiden mit Autozooiden.

ap. = Aperturen der Polypenscheidewände.

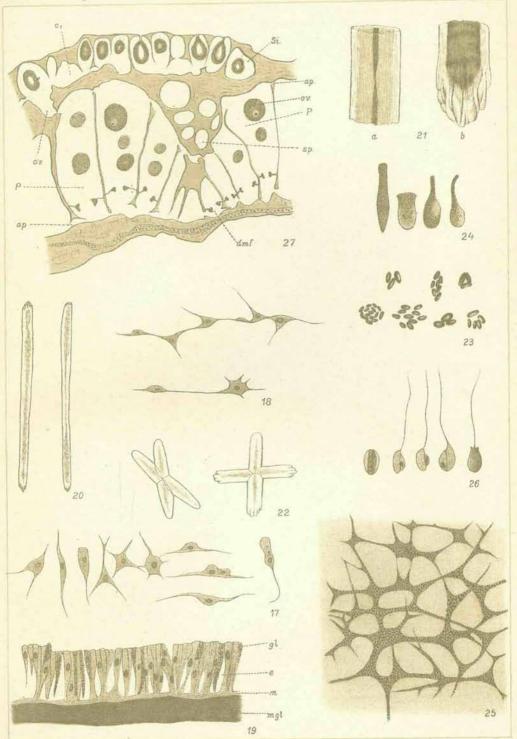
sp. = Hohlräume der Spicula.

ov. = Eier.

dmf. = dorsale Mesenterialfilamente.



download unter www.biologiezentrum.at



Autor del

Verlag von Alfred Hölder, k.s. k.Hof u. Universitäts-Buchhändler in Wien

Lith a Druck w Alb. Berger, Wien Wil/2.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: <u>Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität</u> <u>Wien und der Zoologischen Station in Triest</u>

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Niedermeyer Albert

Artikel/Article: Studien über den Bau von Pteroides griseum (Bohadsch).

<u>99-164</u>