

# Über Bau und Entwicklung der Kolonie von *Pennatula phosphorea* L.

Von

Hector F. E. Jungersen (Kopenhagen)<sup>1</sup>.

---

Mit Tafel XXXIX.

---

Durch eine Reihe junger Stadien von *Pennatula phosphorea* ward es mir möglich einige Entwicklungsverhältnisse zu erklären, die zum Verständnis der Kolonie von Bedeutung sind, und die einen, wie mir scheint, nicht unwesentlichen Beitrag zu der noch sehr unvollkommen erforschten Entwicklungsgeschichte der Seefeder liefern. Diese jungen Exemplare wurden von Dr. JOH. PETERSEN in Kopenhagen, während seiner durch mehrere Jahre mit Unterstützung der dänischen Regierung fortgesetzten Erforschungen der Thierwelt des Kattegats, gesammelt, wo diese Form auf verschiedenen Lokalitäten überaus häufig (in kleinen »Wäldern«) vorkommt. Außer diesem Material standen mir viele erwachsene und einige mittelgroße Exemplare zur Verfügung, theils von mir selbst bei Frederikshavn gesammelt, theils dem zoologischen Museum in Kopenhagen angehörig.

Bevor ich zur Beschreibung dieser Jugendformen und zu dem durch sie aufgeklärten Entwicklungsgang der Kolonie übergehe, wird ein kurzer Überblick über den Bau der fertigen Form nützlich sein, wobei ich einige Verhältnisse hervorhebe, die bisher nicht bekannt waren oder keine Beachtung fanden.

Die Kolonie von *Pennatula phosphorea* besteht, wie in der ganzen<sup>2</sup> Abtheilung von Oktaktinien, die man Seefeder nennt, aus einer Achse, deren oberer Theil, der Schaft oder Rhachis, alle die Polypen trägt, während der untere Theil, der Stiel, Pedunculus, ohne solche erscheint und im Meeresboden befestigt ist. Das Genus *Pennatula* gehört ferner

<sup>1</sup> Dieser Aufsatz ist in dänischer Sprache gedruckt in: Videnskabelige Meddelelser fra den naturh. Forening i Kjøbenhavn. 1888. p. 154.

<sup>2</sup> Mit Ausnahme vom Genus *Göndul*.

zu den Seefedern, wo eine auch im Äußern ausgesprochene bilaterale Symmetrie sich geltend macht (im Gegensatz zu solchen Formen wie *Veretillum*), indem der Schaft nur auf zwei einander gegenüberstehenden Seiten Gruppen von Polypen trägt, die mit einander zu sogenannten »Fiederblättern« (KÖLLIKER, 8) (*Pinnae, Folia*) verwachsen sind; diese bilden gleichsam die Fahne einer Feder. Die Fiederblätter der einen Seite der Achse alterniren mit denen der anderen Seite, die mittleren sind die größten, die obersten und untersten sind klein, letztere nicht entwickelt oder in der Entwicklung begriffen.

Die beiden Flächen der Achse, von denen keine Fiederblätter ausgehen, werden die Rücken- und die Bauchfläche der Kolonie genannt. Auf der einen dieser Flächen findet sich eine große Menge Schuppen, die ihren freien Rand gegen das obere Ende der Kolonie wenden; sie sitzen dicht beisammen, wie Dachziegel, und sind von etwas verschiedener Größe; nur in der Nähe des oberen Endes bedecken sie die ganze Fläche, sonst lassen sie längs der Mitte einen Streifen frei, welcher abwärts gegen den polypenfreien Stiel breiter wird (vgl. Fig. 4 s). Diese Schuppen, die eine große Menge von Kalknadeln einschließen, sind unvollkommene Polypen, sogenannte Zooide (KÖLLIKER) oder Siphonozooide (MOSELEY, HICKSON u. A. im Gegensatz zu den Autozooiden oder vollkommenen Polypen); die mit diesen bedeckte Fläche der Achse bezeichnet KÖLLIKER und die meisten späteren Autoren als die Bauchfläche. Auf der entgegengesetzten Fläche, die demnach als Rückenfläche bezeichnet wird, findet sich auch ein von Thieren freier Streifen, der aber ohne Unterbrechung bis zum oberen Ende sich fortsetzt; zu beiden Seiten von diesem Streifen finden sich eben so Zooide in ziemlich regelmäßigen Gruppen zwischen den Fiederblättern; sie werden als laterale Zooide bezeichnet. Eine nähere Betrachtung eines der Fiederblätter zeigt sogleich, dass dieses eine einfache Reihe von mit einander verwachsenen Polypen ist, die jedoch mit dem oberen Theil ihres Körpers von einander getrennt bleiben.

Der oberste Theil mit den Armen und dem Mund eines jeden Polypen kann in den hinteren Theil des Körpers eingezogen werden, indem dieser Theil durch zahlreiche Kalknadeln steif und unzurückziehbar geworden ist und dadurch die »Zelle« oder den »Becher« des Polypen bildet, auf dessen Rand die Kalknadeln eine Krone von acht Spitzen bilden, die besonders in die Augen fällt, wenn das Thier eingezogen ist. Auf den Flächen des Fiederblattes kann man deutlich die Kontouren der einzelnen Individuen sehen und diese bis in die Achse verfolgen; es wird dann leicht gesehen, dass der »ventrale«<sup>1</sup> Rand des

<sup>1</sup> Das Anführungszeichen bei diesem Wort hier, und sonst, wo dorsal und

Blattes gänzlich von nur einem Polypen gebildet wird, der somit sehr lang ist; von diesem ab nimmt die Größe der Polypen gleichmäßig gegen die »Dorsalseite« zu ab, und der hinterste (innerste) Polyp erscheint sehr kurz, wodurch der Umriss des Blattes ein ziemlich dreiseitiger wird (vgl. Fig. 3 b, 1—5).

Ein Querschnitt durch eines der Blätter zeigt, dass alle Polypen desselben Blattes in gleicher Weise orientirt sind: sie wenden alle den Rücken gegen die Achse und ihre Seiten gegen einander (oder, was dasselbe ist, den Rücken gegen das unmittelbar höher sitzende Blatt und die Bauchseite gegen das darunter stehende). Bekanntlich sind ja die Polypen bei allen Oktaktinien bilateral-symmetrisch: der Mund und der Schlund sind oval, und die acht Scheidewände, die die Magenöhle um den Schlund herum in acht Räume theilen, sind symmetrisch um die lange Achse in dem Oval, das der Mund und der Schlund bilden, geordnet; besonders aber ist die Symmetrie in den Muskeln ausgesprochen, die den Vordertheil des Thieres einziehen, indem sie an der einen Fläche jeder Scheidewand so angebracht sind, dass in einer Kammer zwei mit diesen Muskeln nicht ausgestattete Flächen sich gegen einander wenden, während in der gegenüberliegenden zwei mit solchen Muskeln versehene einander zugekehrt sind; die erste Kammer wird allgemein als die dorsale bezeichnet. In jedem Blatte nun wenden alle Individuen diese Kammer gegen die Achse (s. Fig. 9), und dieses Gesetz ist für alle Blätter auf beiden Seiten der Achse gültig.

Von dem übrigen Bau der Polypen soll hier nur angegeben werden, dass unter dem Schlunde die acht Septa sich durch die Magenöhle bis in die Achse hinein verlängern; die beiden dorsalen Septen (Fig. 9 *df*) sind niedriger (d. h. springen weniger stark in die Magenöhle hervor); ihre Mesenterialfilamente sind wenig geschlängelt und stammen von dem Ektoderm, indem sie Verlängerungen der Innenbekleidung des Schlundes sind, wie WILSON (16) gezeigt hat, und wovon man sich leicht überzeugt theils aus der Form der Zellen, theils durch die Farbe, die sie bei Karmintinktion annehmen im Vergleich mit den sechs anderen Mesenterialfilamenten, die von dem Entoderm gebildet sind; diese sechs sind viel dicker, stark geschlängelt und kurz, indem sie in einiger Entfernung unter dem Schlunde aufhören, wonach ihre Septa ganz niedrige und schmale Leisten werden, während die beiden dorsalen Septen dagegen ihre Filamente bis in die Achse behalten. Auf den beiden dorsalen Septen werden nie Geschlechtsorgane gebildet; ventral gebraucht werden, soll darauf hindeuten, dass die Bezeichnung eine unrichtige ist und eigentlich vertauscht werden sollte.

ihre Filamente nehmen auch nicht an dem Verdauungsgeschäft Theil, das allein von den sechs entodermalen besorgt wird, dagegen sind sie für die Cirkulation des Wassers von Bedeutung, indem ihre kräftige Flimmerbewegung einen aufwärts gehenden Strom hervorruft. Wie bekannt, sind alle Individuen von demselben Geschlecht: die Kolonien sind diöcisch, was für alle Seefedern gilt.

Die Zooide sind geschlechtslos und haben keine Arme; sie haben zwar die gewöhnlichen acht Septen, aber auf diesen fehlen die den Vordertheil einziehenden Muskeln der vollkommenen Polypen.

Die »ventralen« Zooide sind ganz in ihren Bechern (den früher erwähnten Schuppen) eingeschlossen, die auf ihrem Rande eine hervorragende Spitze bilden. Auch sie wenden alle den Rücken gegen die Achse und den Mund aufwärts in der Richtung des Achsenendes. Die Stellung des Ovals des Mundes sowie des Schlundes giebt die Richtung der dorsoventralen Ebene an, da aber Muskeln den Scheidewänden abgehen, muss man auf anderem Wege ausfinden, welche Kammer eben die dorsale ist. Dies lässt sich bestimmen theils durch die charakteristischen Dorsalfilamente, theils durch die zuerst von HICKSON (6) bei vielen Aleyonarien gefundene »Siphonoglyphe«, d. h. eine mit besonders langen Flimmerhaaren ausgestattete Furche oder longitudinale Strecke auf der Ventralseite des Schlundes (homolog der einen der bekannten Falten bei den Aktinien). Eine solche geht den eigentlichen Polypen der *Pennatula* ab (sowie den der anderen in dieser Hinsicht untersuchten Seefedern: *Renilla* [HICKSON] und *Veretillum* [KOROTNEFF, 11]), sie findet sich aber bei allen Zoiden stark entwickelt. Auf Schnitten, die durch eine größere Strecke von Zoiden ungefähr parallel zur Achse der Kolonie gelegt werden, sieht man mit größter Deutlichkeit alle die »Siphonoglyphen« gegen den Stiel herab, und die Thiere also mit dem Rücken gegen die Achse zu gewendet.

Von den Septen setzen sich die vier unter dem Schlunde in die Magenöhle fort, nämlich die beiden dorsalen und ventralen, die letzten aber hören sehr bald auf, und nur die beiden dorsalen tragen Mesenterialfilamente und setzen sich bis in die Achse fort.

Die lateralen Zooide sind etwas kleiner, ihr Becher nicht so ausgeprägt schuppenförmig; der übrige Bau und die Stellung zur Achse sind dieselben wie bei den anderen Zoiden. Alle diese Zooide, sowohl »ventrale« als laterale, haben unzweifelhaft dieselbe Funktion wie die Zooide bei *Renilla*, wo WILSON (15) die Verhältnisse am lebenden Thiere beobachtet hat, und zwar die das Wasser in die Kolonie hineinströmen zu lassen, was durch die Bewegung der mächtigen Flimmerhaare der Siphonoglyphe geschehen mag, und wodurch der eigen-

thümliche durch Wasser ausgedehnte Zustand, der für die lebenden Pennatulen so charakteristisch ist, hervorgerufen wird. Wie ich mir das Wiederausströmen des Wassers denke, wird später angegeben werden.

Was den Bau der Achse betrifft, soll hier nur das wohlbekannte Verhalten berührt werden, dass durch den größten Theil der Länge der Achse vier weite Kanäle gehen, ein dorsaler, ein ventraler, und zwei laterale, und dass in einer von den Scheidewänden zwischen diesen Kanälen gebildeten Scheide eine Kalkachse eingeschlossen liegt. Diese ist an ihren Enden dünn und im Durchschnitt rund, dagegen auf der Mitte dicker und im Durchschnitt etwas viereckig; sie geht nicht durch die ganze Länge der Achse, sondern endigt unten haken- oder schlingenförmig umgebogen etwas über dem Ende des Stieles und oben, eben so umgebogen, in etwas verschiedener Entfernung vom Ende des Schaftes, oft schon in dessen Mitte.

Die Scheidewände zwischen den Längskanälen bestehen aus Mesoderm, in welchem zahlreiche sogenannte »Ernährungskanäle« verlaufen; die freien, den Kanälen zugekehrten Flächen sind mit Entoderm bekleidet; unmittelbar um die Kalkachse herum findet sich ein eigenthümliches »Achsenepithel«, das v. Koch (10) dem Ektoderm zuschreibt.

Von den vier Hauptkanälen gehen nur der dorsale und der ventrale durch die ganze Länge der Achse, und diese beiden haben, meiner Auffassung zufolge, einen anderen morphologischen Werth als die beiden lateralen. Die nähere Begründung dieser Auffassung wird sich aus dem Späteren ergeben.

Im unteren Ende des Stieles finden sich nur zwei Räume, die unteren Enden der medianen Kanäle, die hier durch eine Querwand geschieden sind (vgl. Fig. 44—48). In den »ventralen« Raum ragt sackförmig hinein das umgebogene Ende der Kalkachse in seiner Scheide eingeschlossen<sup>1</sup>.

In dem allerobersten Ende des Schaftes findet sich dagegen nur ein Raum; aber ganz dicht unter dem Ende sind deren zwei, wie im Stiele durch eine transversale Wand getrennt, über dessen oberen freien Rand die beiden medianen Kanäle also kommunizieren. Ein Querschnitt

<sup>1</sup> Nach KÖLLIKER findet sich bei *Virgularia* dieser Sack mit dem Achsenende in dem »dorsalen« Raum, und hier reicht die einfache Querwand (*Septum transversale* KÖLLIKER) sehr weit in den Stiel hinauf, bis an den Schaft; bei *Pteroides*, wo das Verhältnis wie bei *Pennatula* zu sein pflegt, kann das Achsenende auch im dorsalen Raum sich finden (vielleicht wird auch bei *Pennatula* dasselbe angetroffen?); ferner haben mehrere Arten von diesem Geschlecht in dem ganzen Schaft nur die beiden medianen Kanäle. Diese Verhältnisse stützen, wie mir scheint, meine Auffassung der Lateralkanäle sowie der Kalkachse als beide der Querwand zwischen den medianen Kanälen angehörig.

durch diese Wand gerade unter dem oberen freien Rand zeigt den Anfang der beiden lateralen Kanäle (vgl. Fig. 9), die hier oben in der Scheidewand zwischen den medianen blind endigen. Weiter unten im Schaft liegt nun in der Wand zwischen den Lateralkanälen die Kalkachse (vgl. Fig. 10), deren oberes umgebogenes Ende mit seiner Scheide in den einen Lateralkanal auf ähnliche Weise sackförmig hineinragt, wie das untere Ende es in den »Ventralkanal« thut. Übrigens verweise ich auf die Querschnittsfiguren auf Taf. XXXIX<sup>1</sup>, die hoffentlich besser als eine detaillirte Beschreibung diese Verhältnisse verständlich machen werden und nachfolgender Auffassung eine Stütze verleihen werden: Durch die Achse von *Pennatula* gehen zwei mediane Hauptkanäle, ein dorsaler und ein ventraler, durch eine Querwand geschieden, in welcher zwei laterale Längskanäle entwickelt sind, die oben und unten blind enden, und in der Wand zwischen diesen ist die Kalkachse eingeschlossen; durch ihr Wachsthum hat diese an ihren Enden das umgebende Gewebe (die Achsenscheide) bruchsackartig ausgestülpt; oben liegt dieser Sack in einem der Lateralkanäle, unten aber sind die unten geschlossenen Enden dieser mit in den Sack herausgezogen, der hier in dem einen Mediankanal liegt.

Mit den großen Längskanälen communiciren die Thiere der Kolonie so: die Magenhöhlen der Polypen erstrecken sich von den Blättern in die Achse hinein, wo sie mit einander durch Öffnungen in Verbindung stehen und Hohlräume bilden, die sich wieder in den »dorsalen« Kanal öffnen; mit diesem communiciren auch die Lateralzooide. Die Magenhöhlen der »Ventralzooide« stehen in ihrem hinteren Theile auch mit einander in Verbindung, und die dadurch gebildeten Räume öffnen sich wieder in den »Ventralkanal« in dem Winkel, den die äußere Wand dieses Kanales mit den Scheidewänden der Lateralkanäle bildet.

Die Lateralkanäle scheinen nicht in direkter Verbindung mit den Thieren zu stehen, wogegen sie kleine Verbindungsöffnungen durch die Wände mit den medianen Kanälen haben. Mit Hilfe der Thiere (besonders der Zooide) wird also das Wasser das ganze Kanalsystem der Achse erfüllen können, und durch die Thiere wird es wohl auch ausströmen können. Aber sollte es an der Achse selbst keine größeren Kommunikationsöffnungen zwischen dem Meerwasser und den großen Hauptkanälen geben?

Schon DELLE CHIAJE glaubte solche gefunden zu haben, und zwar

<sup>1</sup> Die Figuren stellen zwar die Verhältnisse bei einer sehr jungen Kolonie dar, aber in allem Wesentlichen sind diese dieselben wie bei den erwachsenen Kolonien.

eine an jedem Ende der Achse (außer denen auf den »Stacheln«, d. h. die Mundöffnungen der Zooide); später hat MAX SCHULTZE gemeint einige größere sowohl als kleinere Öffnungen auf der Achse von *Pennatula rubra* nachweisen zu können, aber die größeren deutet KÖLLIKER (8, p. 39) mit gutem Grund als zufällige Beschädigungen, und die kleineren sind nur durch Auspressen von Flüssigkeit aus Spiritusexemplaren scheinbar nachgewiesen, aber ihre Existenz ist nicht durch wirkliche Untersuchung konstatiert. In Wirklichkeit finden sich an der Achse selbst keine selbständigen Öffnungen (d. h. von den Mundöffnungen der Thiere abgesehen), nicht einmal an dem unteren Ende des Stieles, wo die meisten Verfasser eine Öffnung angeben; wenigstens habe ich eine solche nicht konstatiren können, selbst nicht mit Hilfe von Schnittserien. Am oberen Ende der Achse ist für das Wasser nur ein Ausgang möglich durch die da angebrachten Thiere, was später erläutert werden soll.

Indem ich auch die Frage nach dem morphologischen Verhalten der Achsenkanäle bis auf die spätere Darstellung aufschiebe, wende ich mich zur Entwicklungsgeschichte der *Pennatula phosphorea*. Von dieser ist uns bisher beinahe nichts bekannt, indem meines Wissens unsere Kenntnisse sich auf das beschränken, was DALYELL (2, p. 133) angiebt. Diesem Verfasser zufolge finden sich reife Eier (»yellow corpuscula«) in den Blättern von März bis September<sup>1</sup>. Im Juli fand er von mehreren in Auflösung gerathenen Exemplaren die ovalen Körperchen, die auf seiner Taf. XLIV, Fig. 10 und 11 abgebildet sind, und die wahrscheinlich Larven auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe sein werden, da sie nach seiner Angabe ihre Form wechselten; DALYELL hat sie aber nicht schwimmen gesehen.

Nicht viel besser steht es mit unserer Kenntnis von der Entwicklungsgeschichte anderer *Pennatuliden*; mit einer einzigen Ausnahme giebt es nur zerstreute Beobachtungen; so die älteren von GRANT (8), der (im April) flimmernde Larven von *Virgularia mirabilis* gesehen hat; von DALYELL, der eben so von *Virgularia mirabilis* (im Mai und Juni) Larven bekam, die sich festsetzten, Tentakel bildeten (2, Taf. XLIII, Fig. 10—14) und über einen Monat lebten ohne sich weiter umzubilden; von FRITZ MÜLLER (12, p. 357) über *Renilla*, die im jungen Zustand ein einzelner Polyp ohne Kalknadeln und mit einem Septum im Stiele (wie die erwachsene Form) sein soll; endlich durch LACAZE DUTHIERS (7) die neue Beobachtung sowohl von der Zerklüftung des Eies (die doch nicht näher beschrieben wird), als von dessen Entwicklung

<sup>1</sup> Ich selbst habe reife Geschlechtsstoffe im Juli gesehen.

zur Larve bei *Pteroeides* (*Pennatula*) *griseum* (Oktober); die Larven bekamen im Laufe von 14 Tagen Fangarme mit Pinnulae und bildeten sich zu »Oozooites« von circa 1 cm Länge und mit Armen von 2 mm Länge aus; sie schwammen dahin oder setzten sich fest mit dem aboralen Ende blasenförmig geschwollen und einen Saugnapf bildend; wie lange diese Larven gelebt haben, wird nicht angegeben, aber dass sie lebendig von Banyuls-sur-mer nach Paris transportirt wurden, wo sie jedoch zu Grunde gingen, ohne dass die Bildung einer Kolonie beobachtet wurde.

Wenn man zu dem Angegebenen hinzuzügt, dass ein vereinzelt oder ein Paar jugendliche Stadien von einigen wenigen Seefeldern (*Kophobelemnon*, *Pteroeides*, *Umbellula*) bekannt sind, welche ich später berühren werde, glaube ich, dass man wird sagen können, dass wir im Ganzen sehr wenig von der Entwicklungsgeschichte der Seefeder überhaupt wissen, nur mit Ausnahme von *Renilla*, deren Entwicklung aus dem Eie bis zur ausgebildeten Form durch WILSON (15) sehr vollständig dargestellt ist. Mit dieser einzigen Ausnahme gelten sonst für die Seefeder noch die Worte dieses Verfassers, dass »only the most meagre accounts exist concerning the mode of budding and formation of the colony«, und ich glaube daher, dass die im Folgenden gegebenen Mittheilungen, trotzdem sie nicht ganz vollständig sind, auf einiges Interesse Anspruch machen können.

Das jüngste und am wenigsten entwickelte Stadium von *Pennatula phosphorea*, das ich untersuchen konnte, ist leider nur durch ein einziges Exemplar repräsentirt, das ich daher nicht zur anatomischen Untersuchung opfern wollte. Es ist auf Fig. 1a und 1b abgebildet und hat eine Länge von 7 mm, eine Breite (über dem Becher) von circa  $\frac{2}{3}$  mm; es besteht aus einem ausgebildeten entwickelten Individuum, dem Stammpolypen oder dem aus der Larve ausgebildeten ersten Individuum, das ich das Achsenindividuum oder, mit Rücksicht auf die späteren Stadien, den Terminalpolypen nenne, nebst fünf anderen weniger entwickelten, die wie Knospen an jenem aussehen.

Das Achsenindividuum bildet oben einen »Becher«, der auf seinem Rande eine Krone von acht von langen Kalknadeln gebildeten Spitzen trägt, also wie gewöhnlich bei den ausgebildeten Polypen der *Pennatula phosphorea*, und dieser »Becher« enthält ein eingezogenes Thier mit Fangarmen; unter dem »Becher« verlängert sich der Körper stiel förmig und geht unter der untersten Knospe in einen etwas erweiterten Pedunculus über, der farblos erscheint und offenbar im Meeresboden befestigt war. Eine innere Kalkachse ist schon

gebildet; wie lang sie aber ist, kann nicht deutlich gesehen werden; ein dunkler axialer Streifen lässt sich doch über der obersten Lateralknospe bis unter der allerobersten auf dem Bechergrunde sitzenden Knospe deutlich verfolgen, wodurch gezeigt wird, dass jedenfalls eine Scheidewandbildung sich so weit erstreckt.

Von den fünf Knospen sind die vier lateral (Fig. 4  $p_1$ — $p_4$ ) und eine in der Medianebene des Achsenindividuums angebracht; dieses Individuum ist das oberste und sitzt an dem Bechergrunde des Achsenthieres (Fig. 4 a, Z); es hat einen kleinen Becher, der am Rande zwei laterale Spitzen trägt; das darin erhaltene Individuum ist ohne Tentakel, und wie die Untersuchung späterer Stadien zeigt, erreicht es keine weitere Entwicklung, sondern bleibt ein Zooid, das ich Achsen- oder Terminalzooid nenne.

Durch Querschnitte durch den Terminalpolypen von ein wenig älteren Stadien (s. Fig. 7) habe ich mich davon überzeugt, dass dieses Zooid eben der Gastralkammer des Terminalpolypen ansitzt, wo die Septen zwei Flächen ohne Retraktormuskeln gegen einander wenden, d. h. an der dorsalen Kammer des Terminalpolypen, und dass dieses Terminalzooid seinen Rücken gegen den des Stammpolypen wendet, und ferner, dass es im übrigen Bau mit den später auftretenden Zooiden stimmt; nur ist es immer größer als diese und sein Becher hat, wie gesagt, zwei laterale Zähne. Dieses Terminalzooid wird sehr leicht auf allen etwas älteren Stadien wieder gefunden, und es geht dann aus diesen hervor, dass die Fläche der Achse von Pennatula, woran es sitzt, diejenige ist, die sonst als Ventralfläche benannt wird.

Will man nun die allgemein angenommene Bestimmung von Rücken- und Bauchseite für die Einzelpolypen festhalten, so muss man für die ganze Kolonie die Bezeichnungen dorsal und ventral mit einander vertauschen; dies habe ich auch im Folgenden gethan, und die später gegebene Vergleichung mit Renilla wird die Berechtigung dazu außer allen Zweifel setzen. In dem Vorhergehenden habe ich daher »dorsal« und »ventral« in Anführungszeichen gesetzt (vgl. die Anm. p. 627), was ich von nun ab unterlasse, indem ich, wo von der Kolonie die Rede ist, diese Bezeichnungen vertausche.

Die lateralen Knospen sitzen in abwechselnder Höhe, zwei auf jeder Seite des Achsenthieres so, dass die oberste ( $p_1$ ) auf dessen rechter Seite sitzt, und die in der Entwicklung am meisten fortgeschrittene ist; der Becher hat bei ihr schon acht deutliche Spitzen, und das eingezogene Thier hat wahrscheinlich Arme angelegt; die nächste der Stellung und Entwicklung nach sitzt demnach an der linken Seite ( $p_2$ );

sie sieht noch wie ein Zooid aus und hat nur zwei Becherspitzen; noch weniger entwickelt erscheint die unterste der rechten Seite ( $p_3$ ), und die unterste der linken Seite ( $p_4$ ) bildet nur eine unbedeutende Hervorragung, ist somit eine Knospe im engsten Sinne.

Ein etwas älteres Stadium ist in Fig. 2 *a* und 2 *b* abgebildet. Dieses Exemplar ist 12 mm lang und hat schon die Form einer Seefeder anzunehmen angefangen, indem die im vorigen Stadium angelegten Polypen weiter entwickelt und neue hinzugekommen sind. Die beiden obersten Lateralpolypen haben dieselbe Entwicklung und Größe wie der Becher des Terminalpolypen, der demnach jetzt nicht mehr wie im vorigen Stadium das ganze dominirt; die beiden jüngsten Polypen jenes Stadiums (Fig. 1  $p_3$  und  $p_4$ ) sind weiter vorgeschritten (Fig. 2  $p_3$  und  $p_4$ ), und unter ihnen sind einige wenige neu angelegt ( $p_5$ ,  $p_6$  etc.).

Außerdem hat die Bildung der Fiederblätter begonnen, indem am Grunde jedes der entwickelteren Lateralpolypen ein neues Individuum ( $p_1^*$ ,  $p_2^*$  etc.) an der Seite der Achse angelegt ist, die am richtigsten als die Bauchseite bezeichnet wird. Ein Blick auf die Figuren wird zeigen, dass die Entwicklung der Fiederblätter von oben nach unten fortschreitet, indem das oberste am meisten entwickelt erscheint etc.

Von den Zooiden wird das Terminalzooid ( $Z$ ) ganz wie im jüngsten Stadium gefunden, aber dazu sind noch an der Rückenseite der Achse zwei Reihen von Zooiden ( $z_1$  etc.) hinzugekommen, eine Reihe auf jeder Seite, beide von einander durch einen ziemlich breiten Zwischenraum getrennt, welcher als ein rother Streifen bis zum Terminalzooid hinaufführt. Nach der Größe wird das relative Alter dieser Zooide das durch die Zahlen auf Fig. 2 *a*<sup>1</sup> angegebene sein. Lateralzooiden fehlen noch. Von dem beschriebenen Stadium stand noch ein Exemplar (auch 12 mm lang) zur Verfügung.

Die weitere Entwicklung der Kolonie, die ich Schritt für Schritt auf einer ganzen Serie von Exemplaren verfolgen konnte, geht nun so vor sich, dass die Fiederblätter sich dadurch weiter ausbilden, dass neue Individuen an der Bauchseite der Achse und an der Seite des nächst älteren entstehen, mit dem sie theilweise verwachsen; alle demselben Blatte angehörigen Individuen sind mit dem Rücken gegen die Achse und den Seiten gegen einander orientirt (Fig. 9); die Fiederblätter entwickeln sich in herabsteigender Reihenfolge so, dass z. B. die obersten Blätter zwei vollkommen entwickelte Individuen haben, während die unteren ein entwickeltes, ein angelegtes und eine eben ange deutete Knospe tragen; aber im Laufe der späteren Entwicklung hört

<sup>1</sup> Die mit  $z^*$  bezeichneten Zooide sollten vielleicht besser als einer anderen, inneren Reihe angehörig gedeutet werden.

die Knospenbildung bei den obersten Fiederblättern auf, während sie bei den unteren sich fortsetzt, besonders stark bei den mittleren, wodurch der fiederförmige Umriss der Kolonie zu Stande kommt.

Das oberste Fiederblatt sitzt konstant zur rechten Seite des Terminalpolypen; es begnügt sich oft mit der Bildung zweier Individuen. Die Zooidreihen an der Rückenseite der Achse werden zum Theil dadurch vermehrt, dass mehrere Zooide in herabsteigender Folge angelegt werden, zum Theil dadurch, dass neue zwischen den älteren entstehen (s. Fig. 3 a, z, z\*).

Wenn vier oder fünf recht wohl entwickelte Fiederblätter an jeder Seite der Achse da sind, und wenn die am meisten entwickelten derselben aus vier bis fünf Individuen bestehen, findet man die ersten Lateralzooide angelegt; so z. B. bei einer Kolonie von  $24\frac{1}{2}$  mm Länge (Fig. 3 b, z l), wo ein solches unter jedem der mittleren Blätter sitzt, nicht aber unter den obersten und untersten. Zwischen dem Terminalpolypen und den obersten Blättern scheinen Lateralzooide nie zu entstehen. Auf der entgegengesetzten Seite der Achse sind die Zooide nunmehr nicht in einer Reihe, sondern in zwei alternirenden, auf jeder Seite angeordnet, indem die neuen, die zwischen den älteren entstanden, der Mittellinie näher stehen (Fig. 3 a, z\*). Doch sind die Reihen in der Nähe des Terminalzooids und gegen die untere Grenze des Schaftes einfach.

Auf späteren Stadien (circa sieben Fiederblätter an jeder Seite) werden von Lateralzooiden drei bis sechs unter jedem Blatte, wenigstens auf der Mitte, gefunden. Auf der Rückenseite der Achse findet sich, auf der Mitte des Schaftes, jederseits eine dreifache Reihe von Zooiden (die jedoch gegen die beiden Enden der Rhachis erst doppelt, dann einfach wird), indem immerfort neue zwischen den älteren und näher an der Mittellinie sich bilden.

Bei noch etwas älteren Stadien werden immer mehrere Reihen von dorsalen Zooiden nach innen von den älteren diesen abwechselnd angelegt, zugleich aber kommen einige hinzu nach außen von den älteren, mit welchen diese auch eben so alterniren. Die Gruppen der Lateralzooide werden gleichzeitig vergrößert, aber eine regelmäßige Anordnung konnte ich nicht erkennen.

Von zwei Exemplaren in diesem Stadium (das eine ist in natürlicher Größe in Fig. 4, das obere Ende des anderen in Fig. 5 vergrößert dargestellt) hat die Kolonie eine Länge von  $32\frac{1}{2}$  mm; die Achse trägt jederseits 42 bis 43 Fiederblätter, ferner einen deutlichen Terminalpolypen und ein Terminalzooid; bei dem einen Exemplar besteht das oberste (rechte) Blatt aus zwei Individuen und einer Knospe, während

z. B. das sechste Blatt (von oben gezählt) sechs Individuen und eine Knospe trägt; bei dem anderen wurden im obersten Blatte ein Individuum und eine kleine Knospe, im sechsten fünf Individuen und eine Knospe gefunden.

Einige Exemplare von diesem Stadium sowie einige sehr junge (z. B. eines mit nur drei Blättern jederseits) habe ich durch Schnittserien näher untersucht; einige der dadurch erreichten Resultate sind schon angegeben, aber folgendes möchte ich noch beifügen: Die Achse, oder, was ja dasselbe ist, der Hinterkörper des Terminalpolypen zeigt sich schon auf dem jüngsten der untersuchten Stadien im Wesentlichen wie bei der fertigen Kolonie gebaut, und die Individuen verhalten sich zu den Achsenkanälen wie dort. Die beiden dorsalen Mesenterialfilamente des Terminalpolypen sind ziemlich kurz, während die sechs anderen (Fig. 8 *ef*) bis auf die Höhe des obersten Blattes sich in den medianen Achsenkanal herab fortsetzen, den die Verfasser den dorsalen nennen, der nach meiner Auffassung aber ventral ist; es konnte somit aussehen, als ob die Magenöhle des Terminalpolypen nur in diesen Kanal überginge. Das Terminalzoid ist gerade über dem oberen Ende des Dorsalkanals (Ventralkanals der Verfasser) angebracht, und das obere Ende der transversalen Scheidewand zwischen den beiden medianen Kanälen reicht ganz zwischen Terminalpolyp und Terminalzoid hinauf; sie kommunizieren jedoch mit ihren Magenöhlen über den oberen Rand (Fig. 7). Bei keinem von diesen jungen Stadien konnte ich Geschlechtsorgane in den Blättern entdecken.

Solche Exemplare, wie die größten bisher besprochenen, sind nicht schwer zu beschaffen; sie werden sich in jeder Einsammlung einer größeren Zahl von diesen Thieren finden, und das Thier kommt, wie gesagt, häufig gesellig vor; um so mehr wundert es mich, dass bisher Niemand weder den Terminalpolypen noch das Terminalzoid von *Pennatula* gesehen hat, obschon eigentlich von vorn herein angenommen werden kann, dass bei jeder Seefeder ein axiales Individuum wenigstens existirt haben muss.

Dass man keinen Achsenpolypen bei größeren und großen Exemplaren dieser Thierform beobachtet hat, ist dagegen ganz natürlich, weil er bei solchen in der Regel nicht mehr zu erkennen ist. Nur bei sehr wenigen größeren Kolonien, und da wahrscheinlich nur als Ausnahme, habe ich ihn noch gesehen; so waren bei einem Exemplar von 65 mm Länge mit 24 Blättern jederseits und bei einem von 55 mm Länge mit 20 Blättern sowohl Terminalpolyp als Terminalzoid noch da; sonst tritt offenbar schon früher eine Umbildung am oberen Ende

der Rhachis ein, wodurch diese beiden Individuen verschwinden oder unkenntlich werden.

Man findet nämlich bei größeren Exemplaren das obere Ende der Achse ohne eigentlich ausgebildeten Polypen, dagegen mit einer verschiedenen Zahl von Zooiden ausgestattet, bisweilen nur zwei, meistens jedoch mehr (Fig. 6). Diese Zooide sind nicht ganz den anderen gemeinen dorsalen (sog. »ventralen«) gleich, indem sie viel größer und in einem vollständigen Becher eingeschlossen sind, auf dessen Rand (zwei, vier oder acht schwache) Zähne ansitzen, wodurch eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Terminalzooide der früheren Stadien zu Stande kommt. Dabei scheinen diese Zooide Rudimente von Muskeln an einigen der Septen zu haben. Übrigens sind sie wie alle anderen Individuen der Kolonie mit dem Rücken gegen die Achse gestellt; oft sind sie durch eine von Individuen freie Strecke von den dorsalen Zooiden getrennt.

Unter diesen großen Scheitelzooiden (Fig. 6 *tz*) werden wir, vermuthe ich, nicht nur das Terminalzooide, sondern auch den Terminalpolypen, und überdies einige ihm zunächst sitzende Polypen zu suchen haben, welche Polypen ursprünglich die obersten Blätter gebildet und später eine retrograde Umbildung durchgemacht haben, so dass sie zu Zooiden reducirt wurden. Diese Vermuthung stütze ich zum Theil auf die Größe und den entwickelten Becher der Scheitelzooiden, zum Theil auf die Muskelrudimente, die auf eine frühere Anwesenheit von Tentakeln hindeuten konnten, zum Theil endlich darauf, dass man am Ende der Achse bisweilen kleine Polypen antrifft, die ganz verkümmert aussehen (wie Fig. 6 *p*, *p*<sup>\*</sup>), mit schwachen oder unregelmäßig entwickelten Becherzähnen, aber mit Fangarmen.

Sollte diese meine Vermuthung sich als richtig erweisen, so wird man in den Scheitelzooiden als rückgebildeten Polypen eine Art von Seitenstück oder Gegenstück zu dem Verhalten haben, das man mitunter weiter unten an der Achse findet, wo Zooide sich in Polypen umbilden können. Auf mehreren großen Exemplaren habe ich zwischen den dorsalen (»ventralen«) Zooiden einzelne vollkommen ausgebildete Polypen gefunden, augenscheinlich aus Zooiden entstanden; dasselbe ist übrigens schon von PANCERI (43, p. 25) beobachtet und abgebildet worden. Übrigens wäre die Möglichkeit nicht ganz auszuschließen, dass Terminalpolyp und Terminalzooide in einigen Fällen ganz atrophiren können; in diesem Fall würden die Scheitelzooiden entweder neugebildete Individuen, oder zu besonderer Funktion weiter entwickelte gemeine (dorsale) Zooide sein, was mir bei einigen meiner Exemplare der Fall zu sein scheint.

In allen Fällen aber kann man als Regel aussprechen, dass an der fertigen Kolonie von *Pennatula phosphorea* kein entwickelter Terminalpolyp sich findet, während die jungen Stadien einen solchen immer besitzen. Der Terminalpolyp erreicht somit hier nie die Fähigkeit Geschlechtsorgane zu bilden, sondern bleibt ein rein vegetatives Individuum, dessen eigentlich individualisirte Partie entweder zu Grunde geht, oder in ein Zooid umgebildet wird, während der übrige Theil seines Körpers als Achse der Kolonie fortbesteht, deren übrige Mitglieder die Ernährung und sonstige Verpflegung dieses Gemeinbesitzes schon früh übernommen haben; mit anderen Worten: die Verhältnisse sind wie bei einem Baum, wo der Stamm immer fortlebt und ernährt wird, obwohl der Scheitelspross zu Grunde gegangen ist.

Wie schon früher angedeutet, vermute ich, dass alle die gewöhnlichen Zooide das Einströmen des Wassers in die Kanäle der Kolonie als wesentliche Aufgabe zu bewirken haben; dieses Wasser denke ich mir bei den jungen Kolonien durch das Terminalzoooid allein, bei den älteren durch die Scheitelzooide wieder entleert. Beobachtungen an lebenden Thieren, die diese Sache entscheiden könnten, fehlen mir zwar, aber ich vermute es aus den bei *Renilla* sich findenden Verhältnissen. Es kann nämlich keinem Zweifel obliegen, dass mein Terminalzoooid der *Pennatula* dem »Exhalent-zoooid« *Wilson's* bei *Renilla* entspricht, und dieses hat, wie der Name zeigt, die erwähnte Rolle eben das Wasser, das durch die übrigen Zooide (und die neu angelegten Polypen) in die Kolonie eingeführt wird, wieder ausströmen zu lassen; diese Rolle wird von großer Bedeutung sein, da dieses Zooid sehr früh auftritt, bei *Renilla* gleich nachdem die Larve zu schwimmen aufgehört hat. Nun würde die Größe der erwachsenen Kolonien von *Pennatula* wahrscheinlich einen reichlicheren Wasserauswurf erfordern, als ein Exhalent-zoooid (das Terminalzoooid) zu leisten im Stande ist, und daher entstehen mehrere solche große Zooide, wahrscheinlich durch Umbildung der obersten Polypen, deren Wachstum gehemmt wird und die mit Rücksicht auf die ihnen ursprünglich zuertheilten Aufgaben von anderen Mitgliedern der Kolonie überflügelt werden.

Wir wenden uns wieder zu den jungen Stadien der *Pennatula*, um diese mit den früher bekannten jugendlichen Stadien anderer *Pennatuliden* zu vergleichen. *ASBJÖRNSEN* (1) gibt Abbildungen von zwei sehr jungen Exemplaren von *Kophobelemnon stelliferum* (Müll.) (*Mülleri* *Asbj.*), das eine  $\frac{3}{4}$  Zoll lang mit nur einem einzigen Polypen, das andere mit zwei Polypen; doch weder Text noch Figuren geben

genügende Anhaltspunkte für eine nähere Vergleichung. Es ist als wahrscheinlich anzunehmen, dass der im jüngsten Stadium allein existirende Polyp der Terminalpolyp ist, der eine laterale Stellung durch eigenthümliches Wachstum seines Achsentheiles angenommen hat; was die eigenthümliche Spitze ist, womit die Achse oben endet (Terminalzooïd?), lässt sich ohne Untersuchung des Exemplars nicht entscheiden. ASBJÖRNSEN selbst kannte die Zooïde als unentwickelte Polypen<sup>1</sup> nicht, obwohl er sie als »Warzen«, von Kalknadeln gebildet oder von diesen durchsetzt und mit einer Öffnung versehen beschreibt, durch die das Seewasser muthmaßlich eindringe. Auf dem etwas älteren Kophobelemnion mit zwei Polypen ist der oberste von diesen vielleicht der Terminalpolyp, unter welchem der nächste alsdann entstanden ist und die folgenden entstehen würden. Möglicherweise hat dieses Genus einen bleibenden Terminalpolypen, aber schwer nachweisbar, da er durch Verschiebung lateral geworden ist.

Die angedeutete Auffassung des einzigen Polypen des jüngsten norwegischen Kophobelemnions als der axiale aber von seiner ursprünglich terminalen Stellung verschobene wird verstärkt, scheint mir, durch die Betrachtung des eben so jungen Kophobelemnion vom Meere von Neu-Seeland, welches die Challenger-Expedition zu Tage gebracht hat, und das auf Taf. XI, Fig. 44 in KÖLLIKER'S »Report« (9) abgebildet ist; im Texte wird es als vielleicht eben der Art *Stelliferum* gehörig angegeben. Man sieht hier an der einen Fläche der Achse zwei Reihen von Zooïden, die sich in dieselbe eigenthümliche Spitze fortsetzen, die in ASBJÖRNSEN'S Figur die Achse abschließt und den Polypen scheinbar zur Seite drängt. Sollte sich hier nicht als oberer Abschluss der beiden Zooïdreihen ein unpaares Terminalzooïd finden? Und sollte nicht die mit diesen Zooïden versehene Fläche die dorsale sein? KÖLLIKER sagt nur: »Zooïds not numerous, in two rows on the ventral side of the rachis«; aber die Bezeichnung »ventral« und »dorsal« ist ja bei diesem Genus wie bei anderen Seefedern eigentlich willkürlich, indem nur bei *Renilla* durch WILSON und bei *Pennatula* durch mich die Bestimmung dieser Flächen auf den Bau des Achsenthieres basirt ist; diese sogenannten ventralen Zooïde entsprechen unzweifelhaft den auf Fig. 2a von *Pennatula* abgebildeten.

Von dem durch seine Riesengröße hervorragenden Seefedergelecht *Umbellula* hat WILLEMOES-SUHM (44) einige Jugendformen ganz kurz beschrieben und durch skizzirte Figuren illustriert; die Thiere sind

<sup>1</sup> Erst 1867 trat KÖLLIKER (Würzb. Verhandl.) mit dieser Beobachtung hervor; doch hat VERRILL schon 1865 (Proc. Essex. Inst.) Zooïde als rudimentäre Polypen wenigstens bei einigen Seefedern bezeichnet.

im Südmeer (Antarctic Sea) nahe an der nördlichen Eisbarrière gefangen; nach den genauen Lokalitätsangaben sind es dieselben, die KÖLLIKER (der nicht den Aufsatz von WILLEMOES-SUHM erwähnt) als *Umbellula Carpenteri* beschrieben und (9) Taf. X, Fig. 38—40 abgebildet hat<sup>1</sup>.

Von diesen jungen *Umbellula*-Stadien bieten solche wie WILLEMOES-SUHM's Fig. 4 und 3 zwar einige Ähnlichkeit mit meinen jüngsten *Pennatulen*, indem da ein terminaler und zwei laterale Polypen sowie ein Streifen »ventraler« Zooide sind, welcher letztere oben auf dem Terminalpolypen endet; auf KÖLLIKER's entsprechender Fig. 39a schließt zudem dieser Streifen scheinbar mit einem einzelnen großen und etwas für sich sitzenden Zooid ab, das sofort an das Terminalzooid der *Pennatula* erinnert; aber im Texte wird ein solches größeres Zooid gar nicht erwähnt. Übrigens ist es mir nicht gelungen eine sichere Vorstellung von der Reihenfolge, in der die später erscheinenden Polypen auftreten, sowie von dem Platz der Terminalpolypen in den älteren Kolonien zu gewinnen; auch nicht mit Hilfe der umfassenden Arbeit von DANIELSSEN und KOREN (3) über *Umbellula encrinus*. So viel scheint doch ziemlich sichergestellt, dass der Terminalpolyp bei diesem Geschlecht persistirt, selbst wenn er nicht immer die terminale Stellung behauptet.

In einem Zusatz zu seiner Monographie (8, p. 356) hat ferner KÖLLIKER ein junges *Pteroeides Lacazii* eingehend beschrieben, somit von einem Genus, das der *Pennatula* näher als die früher erwähnten *Kophobelemnon* und *Umbellula* steht. Das Exemplar ist von 25 mm Länge und hat sieben Paare entwickelter Fiederblätter; die Achse endet oben mit einem terminalen Individuum von eigenthümlichem Bau, indem sein Becher an den der *Gorgonide Muricea* erinnert; es hat keine Arme und muss demnach als Zooid bezeichnet werden.

Von den übrigen besonderen Verhältnissen hebe ich nur hervor, dass die Magenöhle dieses Individuums sich scheinbar vollständig in den »dorsalen« Längskanal fortsetzt, welcher am oberen Ende der Achse allein besteht (der »ventrale« reicht doch auch weit gegen das Achsenende, wogegen die lateralen erst in dem unteren Theil der Rhachis anfangen). Dieses Terminalindividuum sieht nun KÖLLIKER als

<sup>1</sup> WILLEMOES-SUHM's Fig. 2 und 3 sind gewiss nach denselben Individuen entworfen wie KÖLLIKER's Fig. 39a und 39b; ein Stadium wie WILLEMOES-SUHM's Fig. 4 wird von KÖLLIKER im Texte als in Fig. 39b abgebildet erwähnt; aber Fig. 39b entspricht den Fig. 39c des Textes, während eine Fig. 39c gar nicht auf der Tafel zu finden ist! Ein Fehler in der Lokalitätsangabe muss bei einem der Verfasser sein, indem bei einer in den anderen Zahlen sonst vollständigen Übereinstimmung bei WILLEMOES-SUHM steht (p. 343 no. 4): lat. 53° 55' S., long. 408° 35' E., 1950 fth., bei K.: lat. 53° 55' S., long. 408° 55' E., 1950 fth.

den primären Achsenpolypen an, und ich glaube, dass er darin Recht hat; dafür spricht unzweifelhaft sein Verhalten dem »Dorsalkanal« gegenüber, das eben dasselbe ist, das ich auf p. 637 bei dem Achsenpolypen der jungen *Pennatula* beschrieben habe; ich bin aber außerdem der Ansicht, dass es der durch Rückbildung in ein Zooid reducirte primäre Polyp ist, und ich glaube, dass dieses junge *Pteroeides* meine eben ausgesprochene Vermuthung über die Umbildung des Achsenpolypen der *Pennatula* zu einem Zooid bestätigt. Denn dass dieses terminale *Pteroeides*individuum Tentakeln gehabt haben muss, geht daraus hervor, dass alle bisher bekannten Larven von Seefedern Arme entwickeln, und unter diesen ist eben ein *Pteroeides*, und zwar die *Pennatula grisea* von LACAZE-DUTHIERS. Dass man es hier nicht mit einem dem Terminalzooid entsprechenden Thiere zu thun hat, geht aus dem Verhalten zum »Dorsalkanal« hervor, und außerdem fehlt bei *Pteroeides* die ganze Gruppe von Zooiden, für die das Terminalzooid den oberen Abschluss bildet. Ob es bei den erwachsenen *Pteroeides* etwa meinen »Scheitelzooiden« der *Pennatula* entsprechende Individuen giebt, unter denen das Achsenindividuum eintreten könne, konnte ich nicht untersuchen.

Was endlich *Renilla reniformis* (Pall.) betrifft, die, wie gesagt, die einzige Seefeder ist, deren Entwicklungsgeschichte vollständig bekannt ist, so zeigen gewisse Stufen der Entwicklung eine so bedeutende Übereinstimmung mit meinen jüngsten *Pennatula*-Exemplaren, dass es auf der einen Seite vollkommen gerechtfertigt erscheint von anderen Verhältnissen bei der sich entwickelnden *Renilla* auf die früheren nicht beobachteten Stadien von *Pennatula* zu schließen, und auf der anderen Seite die von WILSON ausgesprochene Anschauung bestätigt wird, dass *Renilla* nicht einen solchen isolirten Platz unter den Seefedern einnimmt, wie KÖLLIKER in seiner Monographie (p. 456) ihr zuzuschreiben geneigt scheint.

Die Larve von *Renilla* ist eine flimmernde Planula, die, sobald sie circa 40 Stunden alt ist, sich ihren Schlund durch Einstülpfen des Ektoderms bildet, und ungefähr gleichzeitig bilden sich vom Entoderm alle ihre Septa, die im Laufe einiger Stunden gut ausgebildet sind; sie entstehen im Vorderende und wachsen nach hinten. Zu gleicher Zeit, bisweilen jedoch etwas früher, entsteht eine andere Wand, das Stielseptum, das vom Entoderm im hinteren Ende der Larve angelegt wird und schnell vorwärts wächst mit einer freien vorderen Kante endend. Durch dieses Septum wird der hintere Theil der Larve vollständig in einen ventralen und einen dorsalen Raum geschieden. Die Ränder dieses Septums wachsen stärker als die Mitte und setzen sich in das

dorsale Paar von eigentlichen Septa fort, die an dem Zusammenstoßen mit jener zugleich mit dem dorsolateralen Paare vereinigt sind. In der Mitte schließt das Stielseptum einen Streifen eigenthümlicher Achsenzellen ein, für die WILSON eine Herkunft vom Entoderm mit Sicherheit behaupten will. Im Laufe der späteren Entwicklung werden sie platt gedrückt und verschwinden. Da die vorn verlängerten Ränder des Stielseptums ganz denselben Bau wie die eigentlichen Radialsepten haben, und da sie in das dorsale Paar dieser sich fortsetzen, fasst WILSON das Stielseptum als durch Vereinigung dieses dorsalen Paares gebildet auf. Die anderen Radialsepten treten nur im vorderen Theil der Larve auf und verlängern sich nicht zum Hinterende, was sonst alle Radialsepten bei Oktaktinienlarven thun (so z. B. bei der von WILSON gleichzeitig untersuchten Larve von *Leptogorgia*).

Die *Renilla*-Larve giebt bald ihr freischwimmendes Leben auf und befestigt sich mit dem hinteren, sehr beweglichen Ende; der Körper verlängert sich stark, die Fangarme sprossen (alle gleichzeitig) als Knospen an den Radialkammern hervor, entwickeln sich weiter, bekommen Seitenäste etc., und das Thier ähnelt nun einem gestreckten, scheinbar einfachen Polypen. In Wirklichkeit ist aber schon früher eine Knospenbildung eingetreten, indem bei der nur 72 Stunden alten Larve, die noch herumschwimmt, an der Dorsalseite ein Paar Knospen (die ersten Sexualpolypen) sich gebildet hat.

Wenn die Larve sich befestigt und Arme bekommen hat (nach  $5\frac{1}{2}$  Tagen), sind nur noch diese beiden vorhanden, die den Zooiden der erwachsenen darin ähneln, dass sie Wasser einströmen lassen, was sie in der späteren Entwicklung aufgeben; etwas später erscheint in der Mittellinie der Dorsalfläche ein neues Individuum, ein Zooid, das »Exhalant-zooid«, das immer auftritt, bevor das nächste Paar von Sexualpolypen angelegt wird; es persistirt bei der erwachsenen sowie auch der Achsenpolyp.

Auf etwas späteren Stadien kommt ein neues Paar Sexualpolypen hinzu, gleich unter (hinter) den beiden ersten, von denen sie anfänglich geschieden sind, aber mit denen sie später zum Theil verwachsen. Das dritte Paar von Polypen wird über (aber etwas ventral von) dem ersten gebildet, das vierte wieder über dem dritten.

Die weitere Entwicklung, auf die ich hier nicht näher eingehen will, bringt die eigenthümliche Scheibe hervor, die Polypen und Zooide trägt; der Stiel dieser Scheibe, der die Kolonie im Meereshoden befestigt, ist das hintere Ende des Achsenthieres oder der Larve. Die erwachsene *Renilla* hat diesen Stiel und seine Fortsetzung in die Scheibe in zwei Längskanäle durch eine horizontale Scheidewand

getrennt, dieselbe, deren Entwicklung bei der Larve soeben geschildert wurde. Die Kanäle stehen durch Poren mit den Polypen in Verbindung, enden aber vorn blind; der obere (dorsale) Kanal kommuniziert mit dem Meereswasser durch ein großes Zooid, das »Exhalent-zooid«, der untere (ventrale) steht mit dem Achsenpolypen in Verbindung. In der Scheidewand findet sich keine Kalkachse.

Eine Vergleichung meiner Fig. 4 a und 4 b mit WILSON'S Fig. 484 bis 483 wird nun die auffallendste Übereinstimmung zeigen: in beiden Genera ein mit Armen versehener Achsenpolyp, dessen hinteres (unteres) Ende den Stiel der späteren Kolonie bildet; an beiden ein großes unpaares Zooid an der Dorsalseite des Achsenpolypen (Exhalent-zooid Wils. = Terminalzooid mihi); das erste Paar angelegter Sexualpolypen der Renilla entspricht den beiden oberen, ältesten der Pennatula ( $p_1$  und  $p_2$ ), die jedoch nicht ein eigentliches Paar bilden, da sie in verschiedener Höhe sitzen und wahrscheinlich auch nicht ganz gleichzeitig erscheinen; auch das nächste Paar von Polypen bei Renilla (WILSON'S Fig. 482 und 483  $p_2$ ) entspricht den beiden  $p_3$  und  $p_4$  auf Fig. 4. Ferner entspricht die doppelte Reihe von Zooiden an der Dorsalseite des Achsenpolypen bei Pennatula (Fig. 2 a) der eben so doppelten Zooidreihe (»Marginalzooids«), deren erstes Paar bei Renilla im Stadium Fig. 485 ( $z_1$ ) angelegt ist, und dessen stufenweises Hervorsprossen in den Fig. 486—488 illustriert wird; bei der erwachsenen finden sie sich an beiden Seiten von einem von Individuen freien Streifen, der den Stiel in die Scheibe fortsetzt und bei dem Exhalent-zooid endet; dieser Streifen entspricht dem bei den jungen Pennatulen (Fig. 2 a und Fig. 4 s) und somit dem sehr schmalen, der p. 627 als bei der erwachsenen Pennatula vorhanden erwähnt wurde<sup>1</sup>, der einen Rest des bei den jungen breiteren darstellt. Nach WILSON (l. c. p. 792) sind die Dorso-ventralachsen dieser Zooide etwas unregelmäßig gestellt, in der Regel aber zeigt die Ventralseite gegen das hintere Ende der Kolonie, demnach wie bei den entsprechenden Zooiden von Pennatula. Ich nehme an, dass die Unregelmäßigkeit sich nach und nach einfindet, und dass sie von dem Breitenwachstum herrührt, das die Scheibe producirt.

Mit dem bisher Erwähnten hört die unmittelbare Übereinstimmung der beiden Formen im Äußeren auf, indem die übrigen Sexualpolypen und Zooide in verschiedener Reihenfolge und an verschiedenen Stellen

<sup>1</sup> Da die bisherige Vergleichung einer Renilla mit einer Pennatula von der falschen Voraussetzung ausging, dass die nackte Unterseite ersterer (die wirklich Bauchseite ist) der sogenannten »Ventralseite« letzterer entspräche, ward jener Streifen bei Renilla mit dem sogenannten »dorsalen« (d. h. dem wirklich ventralen) nackten Streifen bei Pennatula verglichen.

des Achsenthieries angelegt werden; doch mache ich noch darauf aufmerksam, dass die neuen Polypen bei *Renilla ventral*<sup>1</sup> von den am nächsten sitzenden älteren entstehen, wie bei *Pennatula* die neuen Mitglieder eines Fiederblattes ventral von den älteren in demselben auftreten; aber den Nachweis zu liefern, welche Polypen bei *Renilla* Fiederblätter, denen der *Pennatula* entsprechend, bilden können, wird kaum möglich sein<sup>2</sup>. Die zwei Formen divergiren in der übrigen Entwicklung; bei *Renilla* hört das Längenwachsthum des Achsenpolypen bald auf, wodurch die Polypen sich zusammendrängen und sich vor dem terminalen Polypen ausbreiten; dagegen setzt bei *Pennatula* das Achsenthier sein Längenwachsthum fort, selbst nachdem der Terminalpolyp als solcher verschwunden ist; beide bekommen ferner je ihre eigenthümliche Individuengruppen, *Renilla* ihre Zooide und Zooidgruppen an der Dorsalfläche der Sexualpolypen (»primary and secondary dorsal zooids«) und *Pennatula* ihre Lateralzooide.

Im inneren Bau scheint mir Folgendes eine besonders wichtige Übereinstimmung darzuthun.

Auf den jungen *Renillakolonien* entwickelt sich das früher erwähnte Stielseptum weiter, indem sein vorderer Rand nach vorn wächst (l. c. p. 795; Fig. 204—207) an dem Exhalent-zooid und den unteren Enden der dorsalen Septen des Achsenpolypen vorbei, so dass diese nach und nach sich an der ventralen Seite jener Wand herab erstrecken, wodurch schließlich das Exhalent-zooid vollständig von der Gastralhöhle des Achsenpolypen getrennt wird, indem der Rand des Stielseptums sich zuletzt mit der äußeren Körperwand über diesem Zooid verbindet. Man hat also ein Stadium (wie Fig. 187), wo die Verhältnisse ganz mit denen der jungen *Pennatula* mit drei Fiederblättern jederseits übereinstimmen (vgl. oben p. 637); auch hier findet man im obersten Theil des Achsenthieries eine einfache Querwand zwischen dem Terminalzooid und dem Terminalpolypen so, dass alle Septen des letzteren im vorderen Theile des ventralen Kanals liegen (Taf. V, Fig. 8), während das Terminalzooid über dem Ende des dorsalen sitzt. Erst etwas weiter unten im Achsenthiere wird das Verhältnis complicirter, indem die

<sup>1</sup> Ventral, d. h. mit Rücksicht auf das Achsenthier.

<sup>2</sup> Dass die in Reihen (von der Achse aus bis zur Peripherie der Scheibe) geordneten Individuen, die namentlich bei jüngeren *Renillen* Fiederblättern etwas ähnlich sehen, solche nicht sind, erhellt sofort aus der gegenseitigen Stellung und der Entwicklung der die Reihen bildenden Individuen; es ist hier wieder die verkehrte Auffassung von der Homologie der nackten Bauchseite von *Renilla* mit der fälschlich als Bauchseite bezeichneten Fläche von *Pennatula*, die jene irrige Vorstellung hervorruft.

Lateralkanäle in der Querwand auftreten und noch weiter unten die Kalkachse (vgl. Fig. 9, 40). Denkt man sich nun die Lateralkanäle der jungen Pennatula so weit einschrumpfen, bis sie unbedeutende »Nahrungs-« oder »Saftkanäle« (von derselben Sorte, wie die vielen die Mesodermwände sonst durchkreuzenden) darstellen, und denkt man sich die Kalkachse verschwunden, dann hat man auch im übrigen Theil des Achsenthiereres dasselbe wie bei Renilla. Wenn hierzu kommt, dass bei einer anderen Art vom Genus Renilla, *Renilla amethystina* Verrill, im vorderen Theil des Stieles vier Räume sich finden, d. h. außer den gewöhnlichen zwei medianen noch zwei laterale, die in der Substanz des horizontalen Stielseptums entstanden scheinen, indem die sie begrenzenden Wände nach hinten in dieses übergehen, dann wird meine früher auf p. 634 gegebene Darstellung der Längskanäle bei Pennatula hinlänglich begründet erscheinen.

Nach meiner Auffassung entspricht somit nicht nur die etwas dickere Querwand im unteren Stielende der Pennatula (Fig. 42 ff. s), das Septum transversale von KÖLLIKER, der Scheidewand der Renilla, wie KÖLLIKER und WILSON zu meinen scheinen, sondern außerdem die aus ihrer Fortsetzung entstehenden Wände der Lateralkanäle und die Kalkachse. Es scheint mir dieses über allen Zweifel erhoben; denn eine so vollkommene Übereinstimmung zwischen beiden Formen sowohl am oberen als am unteren Ende der Achse würde sonst nicht stattfinden.

Eine Kalkachse geht bekanntlich Renilla ab, aber die im Stielseptum der jungen beobachteten Achsenzellen werden wohl dem Achsenepithel um die Kalkachse entsprechen und deuten vielleicht auf eine verloren gegangene Kalkachse hin. Da diese Zellen nach WILSON dem Entoderm entstammen, wird die Hypothese von KOCH'S (40), dass das Achsenepithel der Pennatuliden ektodermalen Ursprungs, und die Kalkachse der Gorgonidenachse homolog sei, etwas zweifelhaft werden.

Von den im Vorhergehenden angegebenen Übereinstimmungen zwischen den Jugendformen der beiden Genera Renilla und Pennatula wird, wie mir scheint, die Schlussfolgerung berechtigt erscheinen, dass bei der noch unbekanntten Larve von Pennatula in derselben Weise wie bei Renilla eine transversale Wand, das Stielseptum, sich anlegt, in der später auf einer Strecke zwei Längsräume und ein stützendes Hartgebilde sich ausbilden. Das morphologische Verhalten der vier Längskanäle bei Pennatula wird somit das Folgende: der dorsale und der ventrale Kanal sind Theile der ursprünglichen Magenhöhle des Achsenpolypen, die Lateralkanäle dagegen Hohlräume in der diese trennenden Wand, wahrscheinlich erweiterte »Nahrungskanäle«.

Schließlich füge ich noch hinzu, dass man mit größter Wahrscheinlichkeit, wegen *Pennatulas* Stellung als eine typische Seefeder, dem hervorgehobenen Satz weiteren Umfang geben darf und ihn auch für alle anderen Seefedern<sup>1</sup> gelten lassen kann, da die Grundzüge des Baues der Achse wesentlich dieselben sind, und ferner, dass auf die meisten anderen Seefedergeschlechter die Bestimmung von Dorsal- und Ventralseite zu übertragen ist, die bei *Pennatula* auf den Bau des Achsenindividuums basirt wurde, d. h. in der Zukunft werden die bisher gebrauchten Bezeichnungen zu vertauschen sein.

Kopenhagen, März 1888.

### Verzeichnis der citirten Litteratur.

1. P. ASBJØRNSEN, Beskrivelse over Kophobelemnion Mülleri, en ny Søfjærslægt. Fauna littor. Norvegicæ. II. p. 84. Tab. X. 1856.
2. DALYELL, Rare and remarkable animals of Scotland. Vol. II. 1848.
3. DANIELSSEN og KOREN, Pennatulida. Den norske Nordhavs-Expedition 1876—1878. XII. Zoologi. 1884.
4. DANIELSSEN og KOREN, Nye Alcyonider, Gorgonider og Pennatulider tilhørende Norges Fauna. Bergens Museum. 1883.
5. GRANT, Frorieps Notizen. Bd. XXIV. p. 247.
6. HICKSON, On the ciliated groove (siphonoglyphe) in the stomodæum of Alcyonarians. Phil. Transact. R. S. 1883. p. 693.
7. LACAZE-DUTHIERS, Sur le développement des Pennatules (*Pennatula grisea*) et les conditions que présente le laboratoire Arago pour les études zoologiques. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. CIV. No. 8. p. 463. 1887.
8. KÖLLIKER, Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien. 4. Abth. Die Pennatuliden. Abh. SENCKENB. Nat. Ges. Bd. VII u. VIII. 1872.
9. KÖLLIKER, Report on the Pennatulida dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Rep. Sc. Res. Voy. Chall. Zoology. Vol. I. 1880.
10. G. v. KOCH, Das Skelett der Alcyonarien. Morph. Jahrb. Bd. IV. p. 447. 1878.
11. A. KOROTNEFF, Zur Anatomie und Histologie des Veretillum. Zool. Anz. 1887. Nr. 256. p. 387.
12. FR. MÜLLER, Ein Wort über die Gattung *Herklotsia* J. E. Gray. Arch. f. Naturg. 30. Jahrg. Bd. I. p. 352. 1864.

<sup>1</sup> Selbst für eine solche Form, wie die von KOREN und DANIELSSEN (4, p. 49, Tab. X) beschriebene *Göndul mirabilis*. Die genannten Verfasser sehen sie als eine sehr niedrige, primitive Pennatulide an und etabliren für sie eine eigene Hauptgruppe (Sektion IV, als Zusatz zu KÖLLIKER's drei Sektionen [9, p. 33]); nach meiner Überzeugung aber ist sie eine besonders umgebildete Seefeder aus KÖLLIKER's Sektion I und Subsektion I (*Penniformes*), eine Form, die sich an festen Gegenständen befestigt, wodurch der Stiel rückgebildet wird und die Kalkachse verloren geht, und durch den Verlust der letzteren sind die Scheidewände auf einer langen Strecke mit den inneren Rändern von einander frei geworden.

43. PANCERI, Intorno ad una forma non per anco notata negli Zooidi delle Pennatule. Rendiconto della R. Acad. delle sc. fis. e matem. di Napoli. 1870.
44. WILLEMOES-SUHM, Notes on some young stages of Umbellularia, and on its geographical distribution. Ann. Mag. Nat. Hist. (4) Vol. XV. p. 312. Tab. XVIII. 1875.
45. EDM. B. WILSON, The development of Renilla. Phil. Transact. R. S. p. 723. Pl. LII—LXVII. 1883.
46. EDM. B. WILSON, The mesenterial filaments of the Alcyonaria. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. p. 1. 1884.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXXIX.

*T*, Terminal- oder Achsenpolyp;

*p*, *p*<sub>1</sub>, *p*<sub>2</sub> etc., die übrigen Sexualpolypen, deren Index die Reihenfolge, in der sie entstanden sind, angiebt;

*Z*, Terminal- oder Achsenzooide (Exhalent-zooide);

*z*, *z*<sub>1</sub>, *z*<sub>2</sub> etc., Zooide, deren Indices die Reihenfolge des Entstehens angeben;

*z*<sup>\*</sup>, Zooide, die im Zwischenraum der vorigen entstanden sind;

*zl*, Lateralzooide;

*dk*, Dorsalkanal;

*vk*, Ventralkanal;

*ax*, Kalkachse.

Der den Fig. 1 *a* und 2 *a* beigefügte Maßstab giebt die natürliche Größe an.

Fig. 1 *a*. Jüngstes Stadium von Pennatula phosphorea, von der rechten Seite und etwas vom Rücken her gesehen; 7 mm lang. Vergr. circa 8mal. Gefangen am 23. Juli, 22 Faden Tiefe.

Fig. 1 *b*. Dasselbe Exemplar von der entgegengesetzten Seite.

Fig. 2 *a*. Ein etwas älteres Stadium, von der Dorsalseite; 12 mm. Vergr. circa 8mal. 12. August, 32 Faden Tiefe.

Fig. 2 *b*. Dasselbe von der Ventralseite; dieselbe Vergr. *p*<sub>1</sub><sup>\*</sup>, *p*<sub>2</sub><sup>\*</sup>, neugebildete Sexualpolypen, die mit *p*<sub>1</sub>, *p*<sub>2</sub> etc. Fiederblätter bilden.

Fig. 3 *a*. Theil der Rhachis, von der Dorsalseite gesehen, von einem Exemplar von 24½ mm Länge mit fünf entwickelten Fiederblättern jederseits. Vergr. circa 8mal. 23. Juli, 22 Faden Tiefe.

Fig. 3 *b*. Dasselbe, Ventralseite; die Zahlen 1—5 geben das relative Alter der zu einem Blatte gehörigen Polypen.

Fig. 4. Exemplar von 32½ mm Länge, Dorsalseite. Natürliche Größe. *s*, der zoidfreie Streifen. 24. August, 32 Faden Tiefe.

Fig. 5. Das obere Ende eines anderen Exemplares von derselben Größe. Vergr. circa 8mal. 20. September, 25 Faden Tiefe.

Fig. 6. Das obere Ende eines erwachsenen Exemplars von 117 mm Länge.

*tz*, Scheitelzooide;

*p* und *p*<sup>\*</sup>, Polypen, die in der Reduktion zu Zoiden begriffen sind.

Fig. 7. Schematisirter Querschnitt von Terminalpolyp und Terminalzooïd eines jungen Exemplars mit drei Blättern jederseits. VÉRIK Oc. I, Obj. 4.

*St*, Schlund (Stomodaeum);

*V*, ventrale Kammer;

*VL*, ventrolaterale Kammer;

*L*, laterale Kammer;

*DL*, dorsolaterale Kammer;

*D*, dorsale Kammer;

*m*, Retraktormuskeln (»Muskelwulst«, v. Kocu);

*v*, ventrale, *d*, dorsale in die des Polypen übergehende Kammer des Zooïds;

*st*, Schlund des Zooïds.

Fig. 8—10. Querschnitte, etwas schematisirt, durch das Achsenthier desselben Exemplars. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 8. Dicht unter den Enden der dorsalen Filamente; man sieht die sechs entodermalen Filamente (*etf*); *V*, ventrale Kammer.

Fig. 9. Etwas weiter unten; man sieht den Durchschnitt der beiden ältesten Polypen (*p<sub>1</sub>* und *p<sub>1</sub>\**) des obersten Fiederblattes.

*v*, deren ventrale Kammer;

*df*, Dorsalfilamente (ektodermale);

*lk*, die Lateralkanäle.

Fig. 10. Noch weiter unten. *ph*, Hohlraum, eine Fortsetzung der Gastralhöhlen der Individuen, die das oberste Blatt bilden; man sieht die Kalkachse und die durch sie bewirkte Aussackung der Wand zwischen den Lateralkanälen.

Fig. 11—18. Querschnitte durch den Stiel (Pedunculus) desselben Exemplars. Dieselbe Vergr.

*ax*, Kalkachse;

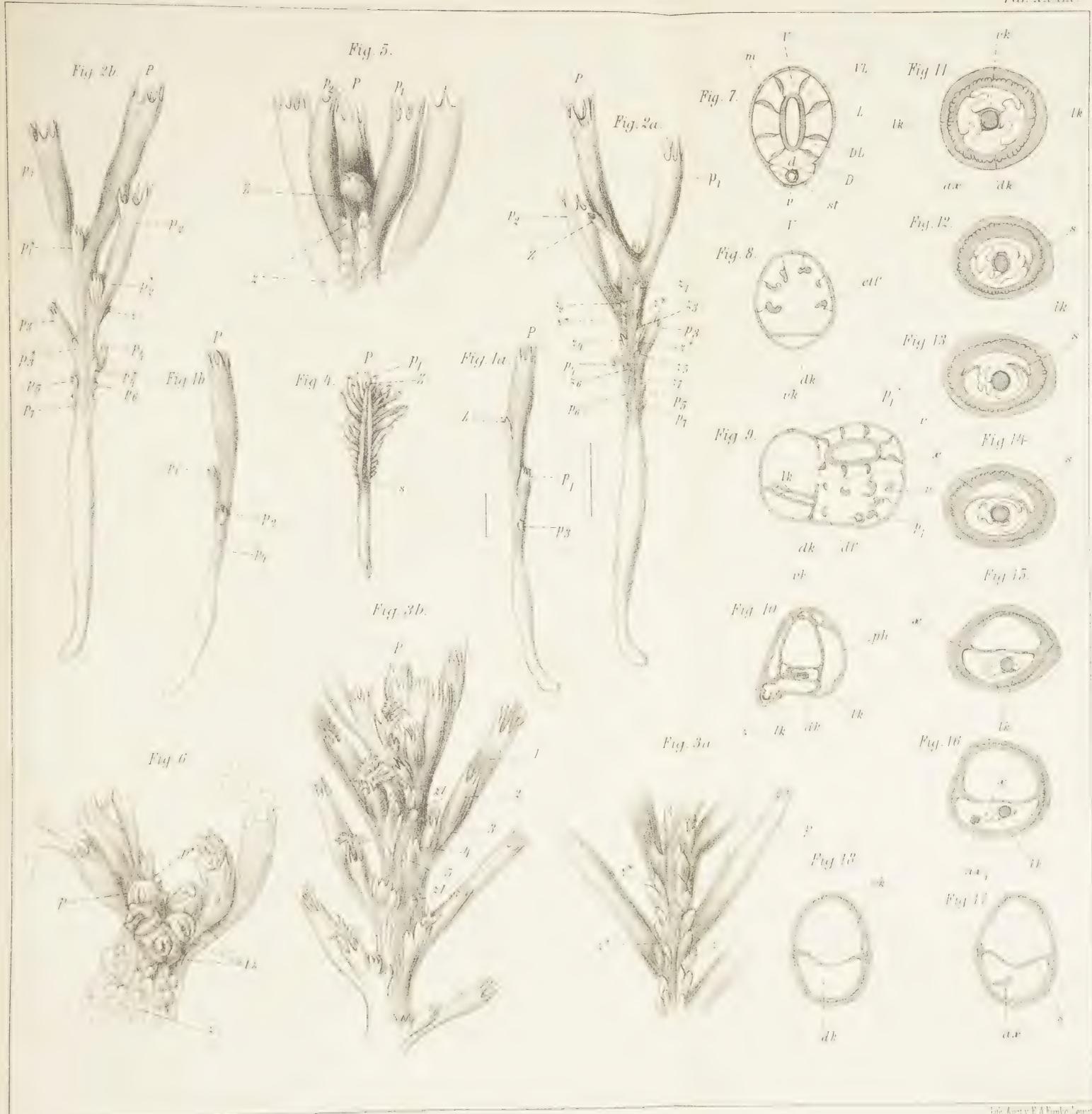
*ax<sub>1</sub>*, das umgebogene Ende derselben;

*s*, »Septum transversale« Köll.;

*lk*, Lateralkanäle;

*x*, ein nach unten blinder Raum, dadurch entstanden, dass die Kalkachse ihr unteres umgebogenes Ende in den Dorsalkanal hinein und nach unten gezwungen hat.

Die Reihenfolge dieser Schnitte ist die, dass Fig. 11 den obersten durch den Stiel darstellt; Fig. 17 geht eben durch die untere Krümmung der Kalkachse; Fig. 18 ganz unter dieser.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Jungersen Hector F.E.

Artikel/Article: [Über Bau und Entwicklung der Kolonie von Pennatula phosphorea L. 626-649](#)