

Über Entwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien.

Von

Dr. **Theodor Boveri** in München.

(Aus dem zoologischen Institut zu München.)

Mit Tafel XXI—XXIII.

Im Jahre 1886 forderte mich Herr Professor RICHARD HERTWIG zu einer gemeinschaftlichen anatomisch-systematischen Bearbeitung einer Reihe von Aktinien auf, die ihm von Expeditionen und Sammlern zur Verfügung gestellt worden waren. In diesem Material befanden sich verschiedene Entwicklungsstadien der zuerst von M. SARS bekannt gemachten eigenthümlichen Arachnactis, deren Beschreibung in jene Arbeit eingefügt werden sollte. Die ontogenetischen Resultate, zu denen wir beim Studium dieser Larven gelangten, waren jedoch von einem allgemeineren, die Phylogenie der Aktinien berührenden Interesse und ließen es wünschenswerth erscheinen, so weit als möglich, auch Vertreter der übrigen Aktiniengruppen von Neuem auf ihre Entwicklung zu untersuchen. So löste sich von jener systematischen Arbeit die vorliegende Abhandlung ab, deren Ausarbeitung und Veröffentlichung Herr Professor R. HERTWIG in liebenswürdigster Weise mir allein überließ, obgleich nicht nur der Plan der Arbeit sowie der größte Theil des verwendeten Materials von ihm herrühren, sondern auch die Beobachtungen anfänglich von uns gemeinsam angestellt worden waren. Indem ich meinem hochverehrten Lehrer für diesen beträchtlichen Antheil an den im Folgenden mitgetheilten Untersuchungen meinen herzlichsten Dank ausspreche, bin ich zugleich ermächtigt, die Zustimmung desselben zu den im allgemeinen Theil niedergelegten phylogenetischen Folgerungen zur Kenntnis zu bringen.

Obgleich die Beobachtungen, die mir über die Entwicklung der einzelnen Aktinientypen zur Verfügung stehen, sehr fragmentarisch sind, bilden dieselben doch in so fern ein abgeschlossenes Ganze, als sie sich auf Stadien beziehen, welche für die Erkenntnis der Phylogenie dieser Coelenteratengruppe von der größten Bedeutung sind.

Seit vornehmlich durch die Untersuchungen von SCHNEIDER und RÖTTEKEN (22), A. VON HEIDER (12) und der Gebrüder HERTWIG (13) die Wichtigkeit nicht nur der Septen-Zahl und -Gruppierung, sondern auch der an den Septen zu beobachtenden Muskelanordnung für die Systematik der Aktinien festgestellt worden ist, liegen zwar mehrfache und zum Theil sehr werthvolle Angaben über Entwicklung der Zoantharia vor; allein eine phylogenetische Verwerthung haben diese ontogenetischen Befunde — wenn ich eine erst in den letzten Wochen erschienene kurze Notiz von P. McMURRICH (20) ausnehme — entweder nicht gestattet oder wenigstens nicht gefunden.

So stehen sich denn die drei Hauptgruppen der Aktinien: die Edwardsiae, Cerianthae und Hexactiniae ziemlich schroff gegenüber, und es war bisher kein Urtheil möglich, in welcher Weise diese drei Typen mit einander verwandt sind, ob einer aus dem anderen abgeleitet werden kann, oder ob eine unbekannte Urform angenommen werden muss, aus der sie sich nach drei verschiedenen Richtungen entwickelt haben. Die im Folgenden beschriebenen ontogenetischen Thatsachen sind, wie ich glaube, im Stande, diese Fragen zu beantworten.

Da es sich bei meinen Schlussfolgerungen im Wesentlichen um eine Verwerthung der Struktur, Gruppierung und Entstehungsfolge der Septen handelt, so ist es vielleicht nicht unerwünscht, wenn ich der Schilderung der entwicklungsgeschichtlichen Befunde eine kurze Darstellung vorausgehen lasse, in welcher Weise die drei genannten Aktiniengruppen durch die Anordnung ihrer Septen charakterisirt und von einander unterschieden sind.

Bei den Hexaktinien — um mit dieser familienreichsten Gruppe zu beginnen, sind, wie HOLLARD (15) zuerst gezeigt hat, alle Septen paarweise angeordnet, und zwar sind es sechs Paare primärer Septen, welche die ganze Architektonik bestimmen und die scheinbare Sechstrahligkeit des Körpers erzeugen. Allein diese sechs Septenpaare sind, worauf SCHNEIDER und RÖTTEKEN (22) zuerst aufmerksam gemacht haben, einander nicht alle gleichwerthig, sondern es stehen zwei einander opponirte Paare, diejenigen nämlich, welche sich an die sog. Schlundrinnen des Magenrohres inseriren, in Folge ihrer Muskelanordnung zu den vier anderen im Gegensatz. Während (Taf. XXIII, Schema Fig. III,

wobei die zweierlei Farben noch unberücksichtigt bleiben mögen) bei den letzteren die Septen jedes Paares ihren Längsmuskelwulst auf den einander zugekehrten Seiten tragen, finden wir bei jenen, die ihrer Ausnahmestellung wegen als »Richtungssepten« bezeichnet werden, die longitudinalen Fasern auf der dem Partner abgewandten Seite des Septums. Diese abweichende Struktur zweier gegenüberstehender Septenpaare in Verbindung mit der durch die gleiche Ebene bestimmten Ausbildung der Schlundrinnen, verleiht dem Hexaktinienkörper eine zweistrahligte Architektonik. — Alle neuen Septen entstehen, gleichfalls paarweise, zwischen den schon vorhandenen Paaren, und zwar tragen dieselben stets einander zugewandte Längsmuskeln.

Im Gegensatz zu den zweistrahligten Hexaktinien sind die *Edwardsiae* und *Cerianthae* *bilateral-symmetrisch*.

Die *Edwardsiae* besitzen zeitlebens nur acht Septen, welche die im Schema Fig. I (Taf. XXIII) dargestellte, von A. ANDRES (3) und den Gebrüdern HERTWIG (13) entdeckte Muskelanordnung aufweisen. Bezeichnen wir die untere Seite des Schemas als die ventrale, die obere als die dorsale, so treffen wir, an die beiden Schlundrinnen sich inserierend, ein dorsales und ventrales Paar von Richtungssepten, welche, wie bei den Hexaktinien, mit abgewandten Längsmuskeln ausgestattet sind. Die zwei übrigen Septen, die jederseits zwischen diesen Richtungsseptenpaaren ausgespannt sind, kehren ihren Längsmuskelwulst nach einer und derselben Seite und folgen darin der Anordnung der dorsalen Richtungssepten. Wir begegnen also, von der ventralen Seite ausgehend, jederseits zuerst einem Septum, das seinen Muskelwulst unserem Ausgangspunkt abwendet, darauf dreien, welche denselben diesem Punkte zukehren.

Ganz eigenartig endlich verhalten sich in ihrer Septenanordnung die *Cerianthae*. Bei ihnen tritt die bilaterale Symmetrie — die Ungleichwerthigkeit einer Rücken- und Bauchseite — schon dadurch noch schärfer hervor als bei den *Edwardsiae*, dass nur eine Schlundrinne vorhanden ist (Schema Fig. II, Taf. XXIII)¹. Man bezeichnet die hierdurch bestimmte Seite des Körpers als *ventrale* (HERTWIG, VOGT). Hier findet sich ein durch Kürze und Stärke ausgezeichnetes Richtungsseptenpaar, für das jedoch die bei den Hexaktinien und *Edwardsien* konstatierte Muskelgruppierung nicht hat festgestellt werden können. Überhaupt sind — offenbar in Folge der starken Entwicklung einer ektodermalen Längsmuskulatur — die Septenmuskeln sehr schwach ausgebildet, und eine Differenz der beiden Seiten war bisher nicht

¹ Die zweierlei Färbung der Septen möge noch unberücksichtigt bleiben.

nachweisbar. Auf das Richtungsseptum folgt jederseits eine große und sehr variable Zahl von Septen, die gegen die dorsale Seite allmählich kleiner und schwächer werden. Diese Abnahme hängt zusammen mit der Vermehrungsweise der Septen. Die Anlage neuer Septen ist nämlich ausschließlich auf eine schmale Zone längs der dorsalen Mittellinie beschränkt, in der Weise, dass hier, streng paarig, die neuen Septen entstehen, das eine rechts, das andere links von der Medianebene. Die räumliche Aufeinanderfolge der Septen von der ventralen zur dorsalen Seite bezeichnet demnach zugleich die zeitliche Folge ihrer Entstehung, wenn wir die vier ventralsten Septen jederseits ausnehmen, für welche dieser Satz, wie sich unten zeigen wird, höchst wahrscheinlich nicht gilt. —

Wie sich in neuester Zeit herausgestellt hat, ist mit diesen drei Typen die Mannigfaltigkeit der bei den Aktinien verwirklichten Baupläne nicht erschöpft. Zwar lässt sich wohl die auf den ersten Blick sehr eigenartig erscheinende Gruppe der Zoantheen leicht und mit großer Wahrscheinlichkeit von den Hexaktinien ableiten; allein daneben giebt es andere Formen, die, wie es scheint, den drei im Vorstehenden charakterisirten Typen gleichwerthig gegenüberstehen, so der von R. HERTWIG (14) aufgestellte Tribus der *Monaulaeae*: »Actiniarien mit paarig angeordneten Septen, aber mit nur einem Paar Richtungssepten«, so der von dem gleichen Autor begründete Tribus der *Paractiniae*, die sich von den *Hexactiniae* dadurch unterscheiden, dass die Zahl der Septenpaare nicht durch den Numerus sechs bestimmt ist, so endlich die von BLOCHMANN und HILGER (5) auf ihre Anatomie untersuchte *Gonactinia prolifera* M. Sars, bei der acht Makrosepten in der Anordnung der *Edwardsiae* vorhanden sind, außerdem aber zwischen diesen jederseits noch vier Mikrosepten, der Art, »dass in die zwei Fächer beiderseits des einen (dorsalen) Richtungsseptenpaares je zwei, in die übrigen Fächer, die zwischen den Richtungssepten natürlich ausgenommen, je eines zu stehen kommt«. Diese acht Mikrosepten sind in der Weise mit Muskeln ausgestattet, dass sie, für sich allein betrachtet, gleichfalls die »*Edwardsia*-Stellung« repräsentiren, jedoch in umgekehrter Orientirung (BLOCHMANN und HILGER, p. 390).

Meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen erstrecken sich nur auf die drei Tribus der *Hexactiniae*, *Edwardsiae* und *Ceriantheae*; allein aus den phylogenetischen Resultaten, zu welchen ich hierbei gelangt bin, wird sich die Möglichkeit ergeben, in dem gewonnenen Stammbaum auch den zuletzt erwähnten abweichenden Formen eine — freilich vorläufig noch hypothetische — Stellung anzuweisen.

Ich theile meine Darstellung in zwei Abschnitte; im ersten gebe ich — unter gleichzeitiger Berücksichtigung der einschlägigen Arbeiten — die Beobachtungen, im zweiten fasse ich die Resultate derselben, sowie die in der Litteratur bereits vorliegenden Ergebnisse zu einer allgemeinen Betrachtung über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Aktinien zusammen.

I. Abschnitt.

A. Cerianthaeae.

Die Larven, die ich aus diesem Tribus zu untersuchen Gelegenheit hatte, stammen von der Expedition des Triton; sie sind identisch mit der von M. Sars (21) beschriebenen *Arachnactis alba*. Nachdem diese merkwürdige Form längere Zeit für eine ausgewachsene, zeitlebens frei schwimmende Aktinie gehalten worden war, brach sich allmählich die Überzeugung Bahn, dass man es in derselben mit einer Larve zu thun habe. Gosse (9) scheint der Erste gewesen zu sein, der, gestützt auf einige Angaben Jules Haime's (11) über die Entwicklung von *Cerianthus membranaceus*, die Vermuthung aussprach, *Arachnactis* möchte vielleicht ein jugendlicher *Cerianthus* sein. Auch A. Agassiz hebt in seiner ersten Publikation (1) die Übereinstimmung seiner jüngsten *Arachnactis*-exemplare mit den von J. Haime abgebildeten *Cerianthus*-larven hervor, wogegen er später, in einem an Lacaze-Duthiers gerichteten Brief (2), *Arachnactis* als eine jugendliche *Edwardsia* in Anspruch nimmt, — ein unzweifelhafter Irrthum, der, wie bereits C. Vogt (23) bemerkt hat, nur durch eine Vermengung verschiedenartiger Formen erklärt werden kann. A. Andres spricht sich in seiner Monographie der Aktinien wie Gosse dahin aus, dass *Arachnactis* wohl ein Jugendstadium von *Cerianthus* repräsentire, und er führt dieselbe demgemäß nur als Larve auf.

Nachdem wir einerseits durch J. Haime (11), Heider (12) und die Gebrüder Hertwig (13) über die Organisation des *Cerianthus* Aufschluss erhalten haben, andererseits auch über den Bau und das eigenartige Wachsthum der *Arachnactis* — Dank den Untersuchungen von M. Sars (21), A. Agassiz (1) und C. Vogt (23) — ziemliche Klarheit herrscht, kann über die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen beider Formen kein Zweifel mehr bestehen; und es handelt sich nur noch darum, das zu den *Arachnactis*-larven gehörige ausgewachsene Thier aufzufinden, um zu entscheiden, ob dieses ein echter, sei es bereits bekannter oder neuer *Cerianthus* ist, oder eine mehr oder weniger abweichende Form, für welche eine eigene Gattung aufgestellt werden muss.

CARL VOGT hat in seiner jüngst erschienenen Abhandlung: »Des genres *Arachnactis* et *Cerianthus*« (23) diese Alternative im letzteren Sinn entschieden. Er glaubt die ausgewachsene »*Arachnactis*« gefunden zu haben, und zwar in Gestalt einer zeitlebens frei schwimmenden Aktinie von etwa $\frac{1}{4}$ cm Länge, mit 12 gleichmäßig entwickelten Rand- und 12 eben solchen Mundtentakeln und einem *Porus terminalis*. Dass es sich um ein ausgebildetes Thier handelt, wurde durch das Vorhandensein von Larven im Leibesraum bewiesen. Da die von VOGT im Jahre 1861 gefischten Exemplare auf dem Transport zu Grunde gegangen sind, gründet sich seine Beschreibung lediglich auf die an lebenden Thieren gemachten Beobachtungen und eine nach einem solchen entworfene Zeichnung, wogegen eine genauere anatomische Untersuchung mit Rücksicht auf die für die Klassifikation der Aktinien maßgebenden Gesichtspunkte nicht vorgenommen werden konnte. Ohne eine solche sind aber die von VOGT mitgetheilten Merkmale durchaus unzureichend, um seine Aktinie als *Cerianthide* zu charakterisiren. Denn der Besitz von zwei Tentakelkreisen, einem rand- und einem mundständigen, ist nicht auf die *Ceriantheae* beschränkt, sondern kommt auch anderen Aktinien zu, so z. B. der von GOSSE (9, p. 252) beschriebenen *Halcampa microps*; und eben so ist der *Porus terminalis* ein Merkmal, das die *Ceriantheae* mit manchen anderen Aktinien gemein haben, so z. B. der *Halcampa Fultoni* (STRETHILL WRIGHT [25]), welche auch durch den Besitz von 12 Septen mit der von VOGT beschriebenen übereinstimmt. Allein wenn hiernach auch die angeführten Merkmale — und eben so die weiterhin von VOGT herangezogene ventrale und dorsale »gouttière interlamellaire impaire« — nicht genügen, um den Platz zu bestimmen, den seine Form im System der Aktinien einnimmt, so gestatten sie wenigstens das Eine auszusagen, dass das als ausgewachsene *Arachnactis* beschriebene Thier mit den von SARS, FORBES und GOODSIR (8), A. AGASSIZ und von C. VOGT selbst untersuchten *Arachnactis*larven sicherlich nichts zu thun hat. Zum Beweise dieser Behauptung bedarf es lediglich des Hinweises darauf, dass unter den von SARS, FORBES und GOODSIR und AGASSIZ beschriebenen *Arachnactis*larven Exemplare waren, welche bereits mehr als 12 Randtentakel besaßen, eine größere Zahl also, als nach VOGT dem ausgewachsenen Thier zukommen soll. Ich selbst bin im Besitz solcher Larven mit mehr als 12 Randtentakeln; das in Fig. 5 (Taf. XXI) abgebildete Exemplar z. B. besaß deren 17 (dieselben sind mit Ausnahme der vier jüngsten abgerissen), und die anatomische Untersuchung ergab das Vorhandensein von 20 Septen, von denen die beiden jüngsten das Schlundrohr noch nicht erreichten.

Muss ich sonach die von Vogt beschriebene Aktinie ihres Anspruches, die ausgewachsene *Arachnactis* zu repräsentiren, entkleiden, so bin ich dagegen selbst in der Lage, die hier vorhandene Lücke in unserer Kenntnis der Aktinien auszufüllen. An derselben Stelle des atlantischen Oceans, an welcher die Tritonexpedition die Herrn Professor R. HERTWIG zur Verfügung gestellten *Arachnactis*larven erbeutete, dredgte dieselbe eine Aktinie, welche sowohl äußerlich als auch in ihrem anatomischen und histiologischen Verhalten die größte Ähnlichkeit mit *Cerianthus* zeigt. Herr Professor HERTWIG und ich werden das uns überlassene, allem Anschein nach völlig ausgebildete Exemplar demnächst in einer systematischen Arbeit beschreiben. Hier genügt es, einstweilen mitzuthellen, 1) dass gewisse Merkmale uns in den Stand setzen, unsere ältesten *Arachnactis*larven mit dem ausgewachsenen Thiere zu identificiren, und 2) dass dieses letztere durch mehrere Eigenthümlichkeiten so weit vom *Cerianthus* verschieden ist, dass die Aufstellung eines eigenen Genus »*Arachnactis*« für dasselbe vollkommen gerechtfertigt erscheint.

Die jüngsten *Arachnactis*larven, die in dem Material des Triton enthalten sind, zeigen annähernd Kugelgestalt bei einem Durchmesser von etwa $\frac{2}{3}$ mm. Sie besitzen bereits ein kurzes Schlundrohr und acht wohl entwickelte Septen, deren Ansatzstellen am Mauerblatt sich äußerlich durch acht meridionale Furchen markiren. Genaueren Aufschluss über den Bau dieser Larven ergeben Querschnitte. Fig. 2 (Taf. XXI) zeigt einen solchen, ungefähr aus der Mitte des Körpers, in welcher Region die Septen bereits mit freien Rändern endigen. Größe und Gruppierung der Septen verleihen dem Körper schon auf diesem Stadium eine deutliche bilaterale Symmetrie. Die beiden größten Septen (*a—a*) theilen den Leibesraum in eine größere und eine kleinere Kammer, von denen die erstere, wie sich später zeigen wird, als dorsale, die letztere als ventrale zu bezeichnen ist. In der dorsalen Kammer finden sich zwei Septenpaare, von denen das dem Paar *a* zunächst liegende diesem an Größe nur wenig nachsteht, wogegen das nächste Paar beträchtlich kleiner ist. Noch etwas schwächer als dieses Paar zeigt sich das des ventralen Raumes entwickelt.

Da der in der Medianebene gelegene Querdurchmesser des Körpers etwas länger ist, als der dazu senkrechte und außerdem das dorsale und ventrale Septenpaar viel weniger weit gegen die Achse vorspringen als die beiden anderen, so ist der von den freien Septenrändern gemeinschaftlich umgrenzte Raum spaltförmig, von links nach rechts sehr eng.

Eine gleiche seitliche Kompression zeigt das Schlundrohr.

Die freien Ränder sämtlicher acht Septen sind in ganzer Länge mit primitiven Mesenterialfilamenten besetzt, d. h. mit einem wulst-artigen Belag spezifischer Zellen, die sich gegen die gänzlich anders strukturirten Entodermzellen, welche die beiden Flächen des Septums überziehen, aufs schärfste abgrenzen (Fig. 2). Schon A. von HEIDER hat in seiner Abhandlung über den anatomischen und histiologischen Bau des *Cerianthus membranaceus* (p. 236—238) die vollkommene Übereinstimmung dieses Epithels der Septenränder mit dem des Schlundrohres hervorgehoben, er hat zugleich den kontinuierlichen Übergang zwischen beiden nachgewiesen und daraufhin den in Rede stehenden Randwulst als ektodermal in Anspruch genommen. Eben so berichtet VOGT (23) von älteren Arachnactislarven, dass das Epithel des Schlundrohres auf die Septen und Gastralfilamente übergeht, wo es sowohl die gleiche Höhe als auch den Besitz von Nesselzellen bewahrt (p. 12).

Ich kann diese Angaben schon für die mir vorliegende jüngste Larve vollkommen bestätigen. Das Epithel der Septenränder ist völlig identisch mit dem des Schlundrohres und ohne Zweifel, wie dieses, ektodermal. Meine Präparate möchten sogar die Vermuthung nahe legen, als habe sich auf früheren Stadien ein kontinuierlicher Ektoderm-schlauch bis nahe an den Grund des Körpers erstreckt, und als sei derselbe erst sekundär in seinem hinteren Abschnitt durch eine zwischen je zwei Septen erfolgende longitudinale Spaltung in acht den Septenrändern aufsitzende Streifen zerlegt worden, während sich nur der vorderste Abschnitt als ganzwandiger Schlauch (Schlundrohr) erhielt. Diese Vorstellung wird dadurch hervorgerufen, dass sich die acht Ektodermleisten der Septenränder so regelmäßig an einander fügen, dass sie die Form des Schlundrohres bis an ihr hinteres Ende fortführen, ein Verhalten, welches durch die Fig. 2 und 7 (Taf. XXI) anschaulich gemacht wird.

Fig. 7 zeigt einen Schnitt aus der Übergangsregion, indem hier die dorsalen Septen bereits mit freien Rändern endigen, während ventralwärts noch ein Stück des Schlundrohres getroffen ist, an welchem das Epithel durch tiefe Furchen zu longitudinalen Leisten abgetheilt ist, deren jede auf ein Septum trifft.

Zwischen Septum *a* und *d* linkerseits ist die Stützlamelle des Schlundrohres bereits unterbrochen, Ektoderm und Entoderm treten in Berührung mit einander, und der nächstfolgende Schnitt weist dann die Spalte auf, wie sie in Fig. 7 zwischen den dorsalen Septen schon besteht.

Der Querschnitt der Fig. 7 ist noch in einer zweiten Hinsicht von

Interesse. Da derselbe fast genau senkrecht zur Längsachse der Larve geführt ist, so lehrt er, dass das Schlundrohr ventralwärts etwas weiter nach hinten reicht als dorsalwärts, und dies stimmt überein mit dem späteren Verhalten der Schlundrinne, welche sich ja aus diesem Bereich des Schlundrohres differenzirt.

Erwähnenswerth ist der histiologische Charakter des Entoderms, das aus vakuolisirten, offenbar mit Dotterkörpern vollgepfropften Zellen besteht und sich vom Grunde eines jeden Interseptalfaches zu einem mächtigen, großblasigen Wulst erhebt, der nahezu den ganzen Interseptalraum ausfüllt (Fig. 2 und 7).

Das Wichtigste aber an diesen jüngsten Arachnaetislarven ist die Anordnung der Muskulatur. Bei Betrachtung gut getroffener Querschnitte mit Immersionslinsen erkennt man einmal an der Außenseite der Stützlamelle des Mauerblattes feine Punkte in einfacher Reihe; es sind dies die Querschnitte ektodermaler Längsmuskelfasern, welche bekanntlich bei den ausgewachsenen Ceriantheae eine so außerordentlich starke Entfaltung gewinnen. Besonders an einer etwas älteren Larve von über 1 mm Durchmesser, die in Gestalt und Septenzahl noch vollkommen mit meinen jüngsten Larven übereinstimmt, konnte ich diesen ektodermalen Muskelbelag des Mauerblattes deutlich nachweisen.

Eine zweite Lokalität, an welcher Muskelfibrillen entwickelt sind, sind die Septen. Jedes Septum trägt auf der einen Seite eine ganz feine Schicht von Längsmuskelfasern, welche an gut getroffenen Querschnitten als eine der Stützlamelle anliegende Reihe kleiner Punkte mit voller Deutlichkeit zu erkennen sind (Taf. XXI, Fig. 2), wogegen ich auf der anderen Seite keine Muskelfibrillen nachweisen konnte, wahrscheinlich weil dieselben hier annähernd transversal verlaufen. Die Orientirung des Längsmuskelbelags der Septen stimmt überein mit der bilateralen Symmetrie des Larvenkörpers, ja sie bringt dieselbe erst zum vollen unzweifelhaften Ausdruck. Die Septen des dorsalen und ventralen Paares (*c* und *d*) tragen ihre Muskelschicht auf der der Medianebene abgewandten Seite, die Muskelfibrillen der Septen *a* und *b* sind so orientirt, wie die des dorsalen Septums ihrer Seite.

Arachnaetis zeigt demnach auf diesem frühen Entwicklungsstadium in der Zahl und Muskelbekleidung der Septen eine völlige Übereinstimmung mit der ausgewachsenen Edwardsia und es mag daher diese ontogenetische Stufe mit dem Namen »Edwardsiastadium« bezeichnet werden.

Zwischen diesem Stadium und meinem nächst älteren ist leider

eine beträchtliche Lücke; denn es folgen gleich Larven, welche bereits sechs wohl entwickelte, annähernd gleich große Randtentakel besitzen und in Form kleiner Stummelchen die Anlagen eines siebenten und achten; auch zeigen sich zu beiden Seiten des spaltförmigen Mundes die ersten Andeutungen von je zwei Mundtentakeln in Gestalt stumpfer Höcker (Taf. XXI, Fig. 4). Der Durchmesser im ausgedehnten Zustand, von einer Tentakelspitze zur gegenüberliegenden gerechnet, beträgt $2\frac{1}{2}$ —3 mm.

Eine genauere Analyse dieses Stadiums an durchsichtig gemachten oder in Querschnitte zerlegten Larven ergibt Folgendes. Das kurze Schlundrohr ist noch stärker seitlich komprimirt als bei den kugeligen Larven und besitzt im Querschnitt ungefähr die Form eines langgestreckten Rechteckes (Taf. XXI, Fig. 6). An jede Breitseite des Rechtecks treten zwei breite Septen heran, an jeden der vier Winkel ein schmales. Es sind dies die acht Septen, denen wir, ungefähr im gleichen gegenseitigen Größenverhältnis schon in den kugeligen Larven begegnet sind, und es fragt sich nur, welche von ihnen den dort als dorsal, welche den als ventral bezeichneten entsprechen. Die Entscheidung hierüber würde sich aus der Anordnung der Septenmuskulatur ergeben; allein es war mir an den in Rede stehenden Larven unmöglich, diese Anordnung festzustellen. Ich bin deshalb genöthigt, hier schon meine Beobachtungen über die Septenmuskulatur älterer Larven und der ausgebildeten Arachnactis zur Ergänzung heranzuziehen. Wie die Septen der Fig. 6 denen des ausgewachsenen Thieres entsprechen, ergibt sich aus der Lage der Wachstumszone, welche sich in Fig. 6 durch Einschaltung zweier neuer Septen zwischen das mit *c—c* bezeichnete Paar als hier gelegen kenntlich macht. Daraus folgt, dass das Septenpaar *d—d* den Richtungssepten des fertigen Thieres entspricht, während die Septen *a, b, c* mit den drei dem Richtungsseptenpaar jederseits folgenden Septen zu identificiren sind.

Fertigt man Querschnitte durch das ausgebildete Thier an, so findet man auf beiden Flächen der Stützlamelle eines jeden Septums eine höchstens ganz schwach gefaltete Muskellamelle, und zwar erhält man auf gut orientirten Querschnitten von den Muskelfibrillen beider Seiten Schrägschnitte. Die Fibrillen verlaufen also nicht, wie bei den übrigen Aktinien, auf der einen Seite des Septums longitudinal, auf der anderen transversal, sondern beiderseits schief. Trotzdem ist die Orientirung der beiden Muskellamellen keine gleichsinnige, wie sich schon an Schnitten feststellen lässt. Ist nämlich ein Septum so orientirt, dass der Schnitt die Fibrillen der einen Seite genau quer trifft, so präsentiren sich die der anderen Seite annähernd der Länge nach, woraus

sich ergibt, dass die beiden Fibrillenkomplexe eines jeden Septums sich ungefähr unter einem rechten Winkel kreuzen, dass also die Fasern der einen Seite von einem höheren Punkt des Mauerblattes zu einem tieferen des Schlundrohres ziehen, die der anderen Seite umgekehrt. Verhalten sich in dieser Beziehung alle Septen gleich, so besteht dagegen in der Art und Weise, wie sich diese beiden Verlaufsrichtungen auf die beiden Flächen eines jeden Septums vertheilen, zwischen den Richtungssepten und den übrigen ein Gegensatz. Präparirt man nämlich die Septen an ihren Insertionsstellen vom Mauerblatt und vom Schlundrohr ab und betrachtet dieselben von der Fläche, so zeigt sich, dass an jedem Richtungsseptum die der Medianebene zugewandten Fibrillen von innen oben nach außen unten, jedoch mehr transversal, verlaufen, die abgewandten von außen oben nach innen unten, aber mehr longitudinal. An den folgenden Septen dagegen begegnen wir der umgekehrten Orientirung: die Fibrillen an der dem Richtungsseptum zugewandten Seite ziehen von außen oben nach innen unten, die der entgegengesetzten Seite in einer dazu ungefähr senkrechten Richtung.

Wir haben demnach, wenn wir nur die acht primären Septen in Betracht ziehen, ein die Medianebene begrenzendes (Richtungssepten-) Paar, dessen Muskelorientirung der der drei übrigen Paare entgegengesetzt ist; also genau das gleiche Verhalten, das wir in den kugeligen Larven konstatiren konnten. Es entspricht demnach das Richtungsseptenpaar dem in meinen jüngsten Larven (Taf. XXI, Fig. 2) mit *d—d* bezeichneten Septenpaar, und es rechtfertigt sich nun, dass ich dieses Paar oben schon als *ventral* bezeichnet habe.

Dass die Muskelfibrillen, die wir in den kugeligen Larven als longitudinale angetroffen haben, in der erwachsenen Arachnactis und auch in den von mir untersuchten älteren Larven schräg verlaufen, dürfte wohl auf eine Verschiebung zurückzuführen sein, welche die einzelnen Theile des Larvenkörpers bei ihrem Wachsthum und speciell bei der Bildung der Tentakeln erleiden.

Nachdem durch diese Abschweifung die Beziehungen zwischen meinen jüngsten Larven und jenen, welche bereits sechs lange Arme besitzen, klargestellt worden sind, können wir zur Betrachtung dieser letzteren zurückkehren. Wie Fig. 6 (Taf. XXI) lehrt, entspringen die sechs großen Randtentakel aus den sechs paarigen der acht primären Interseptalräume, während die beiden unpaaren sich abweichend verhalten. Das ventrale Fach, also das zwischen den Richtungssepten (*d—d*) gelegene, ist gänzlich tentakellos, das dorsale ist durch das Auftreten zweier neuer Septen in drei Fächer zerlegt worden, von denen

die beiden seitlichen in Form kleiner Aussackungen die Anlagen eines siebenten und achten Tentakels erkennen lassen. Von diesen ist der rechte etwas größer als der linke, und dieses Voranschreiten der rechten Seite wiederholt sich bei der Bildung aller weiteren Tentakel.

Die annähernd gleiche Größe der sechs primären Tentakel verhindert einen Schluss auf die Reihenfolge, in der dieselben entstanden sind, und würde noch am ehesten dafür sprechen, dass dieselben alle gleichzeitig sich entwickelt haben. A. AGASSIZ (4), der die jüngsten mit Tentakeln ausgestatteten Arachnactislarven beobachtet hat, beschreibt und zeichnet an seinen jüngsten Stadien nur vier Randtentakel; allein seine Angaben sind nicht ausführlich genug, um zu entscheiden, aus welchen Interseptalräumen dieselben entspringen. Überdies kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die von AGASSIZ untersuchten Larven einer anderen Art angehören und sich in mancher Hinsicht anders entwickeln als die meinigen.

So fehlt bei meinen Larven der von AGASSIZ beschriebene und abgebildete kugelige Ballen großer polygonaler Dotterzellen, welcher noch auf Stadien mit 13 Tentakeln nahezu die Hälfte des Leibesraumes ausfüllt und wohl die von mir oben beschriebenen Dotterzellenwülste zwischen den Septen vertritt. Zweitens sind bei den AGASSIZ'schen Larven die Septen außerordentlich kurz, während bei den meinigen alle älteren Septen bis nahe an das aborale Körperende hinabreichen. Endlich ist an der von dem amerikanischen Forscher beschriebenen Form der unpaare ventrale Tentakel schon auf dem Achtseptenstadium vorhanden, wogegen derselbe an meinen Exemplaren erst entsteht, nachdem bereits 12 Septen gebildet sind. Sonach erscheint es wohl möglich, dass auch in anderen Punkten der Entwicklung Differenzen bestehen, und es ist jedenfalls unthunlich, die Angaben von AGASSIZ über die Bildung der ersten Tentakel zur Ergänzung meiner Beobachtungen heranzuziehen.

Verfolgt man an Larven des durch Fig. 4, 4 und 6 (Taf. XXI) repräsentirten Stadiums die vorhandenen zehn Septen nach unten, so erkennt man, dass das jüngstgebildete Paar nicht über den Bereich des Schlundrohres nach abwärts reicht, wogegen die acht primären Septen fast bis an das aborale Ende des Leibesraumes vordringen; nur die beiden Richtungssepten stehen schon auf diesem Stadium den übrigen an Länge etwas nach. Die freien Ränder der Richtungssepten und des Paares *c-c* ziehen, wie bei den kugeligen Larven ziemlich geradlinig nach hinten; dagegen sind die Ränder der Septen *a* und *b* bereits krausenartig gefaltet, ein Verhalten, das besonders bei der Betrachtung durchsichtiger intakter Larven vom aboralen Pol deutlich

wird (Taf. XXI, Fig. 4). Dabei zeigt sich stets, dass die Faltungen des Paares $a-a$ etwas stärker entwickelt sind als die des Paares $b-b$, so dass also noch auf diesem Stadium die in meinen jüngsten Larven (Fig. 2) konstatierte relative Mächtigkeit der vier primären Septenpaare sich deutlich erhalten hat. Schon dieses Verhalten allein hätte uns in den Stand gesetzt, anzugeben, wie die Septen der in Fig. 6 und 4 abgebildeten Larven auf die der Fig. 2 zu beziehen sind, wenn nicht durch das Studium des Muskelverlaufs an den Septen der ausgebildeten *Arachnaetis* diese Beziehungen mit noch viel größerer Beweiskraft hätten festgestellt werden können.

Wie oben schon erwähnt, besitzen die in Rede stehenden Larven auf jeder Seite der Mundspalte zwei höckerartige Ausbuchtungen der Körperwand, als Anlagen je zweier Mundtentakel (Taf. XXI, Fig. 4). Der ventrale Tentakelhöcker ist größer als der dorsale, er entspringt aus dem Interseptalraum ab , der andere aus dem Fach bc . Am Richtungsseptenfach, sowie, was auffallender ist, an den beiden angrenzenden Interseptalräumen, fehlt jede Spur von Mundtentakeln, ein Verhalten, das auch später fortbesteht.

Was die histiologische Struktur der besprochenen Larven betrifft, so zeigt dieselbe mit der der kugeligen Larven eine fast vollkommene Übereinstimmung. Nur die großen Dotterzellenwülste zwischen den Septen sind verschwunden; sie sind offenbar zur Vergrößerung des Körpers, besonders zur Bildung der Tentakel verbraucht worden. An den Septen sind meist beiderseits Muskelfibrillen zu erkennen; doch konnte ich, wie schon oben hervorgehoben wurde, die Verlaufsrichtung derselben nicht eruieren. Die ektodermale Muskulatur der Körperwandung hat gegen früher an Stärke zugenommen und überzieht ziemlich gleichmäßig den ganzen Körper und die Tentakel.

Über die älteren Larven habe ich den von Sars, Agassiz und Vogt gelieferten Angaben nur Weniges hinzuzufügen. Von äußerlich sichtbaren Veränderungen ist hervorzuheben das Auftreten des unpaaren ventralen Randtentakels, der sich an meinen Larven als ganz kleiner Höcker zuerst auf einem Stadium zu erkennen giebt, wo bereits 12 Septen vorhanden sind. Wie auch an den Abbildungen Vogt's zu erkennen ist, bleibt dieser Tentakel noch lange hinter seinen Nachbarn an Größe zurück. Zur Bildung eines unpaaren ventralen Mundtentakels kommt es bei meinen Larven, von denen die ältesten 24 Randtentakel besitzen, nicht, und eben so fehlen Mundtentakel den beiden jederseits an das Richtungsseptenfach angrenzenden Interseptalräumen (Taf. XXI, Fig. 5a, c). Äußerlich zwar stehen die beiden ersten Mund-

tentakel häufig so, dass sie eben so gut dem ersten der paarigen Interseptalräume angehören könnten (Fig. 5c); allein die Untersuchung an Schnitten ergibt eine Kommunikation mit dem nächsten Fach. Die Lücke, die durch den Ausfall dreier Tentakel an der ventralen Cirkumferenz des Mundtentakelkranzes hervorgebracht wird, ist auch an den Figuren von Sars (Taf. IV, Fig. 6) und Vogt (Pl. I, Fig. 2 und 3) zu erkennen, ohne jedoch von diesen beiden Autoren genauer untersucht worden zu sein. Aus der Darstellung von Agassiz (p. 528) muss man dagegen schließen, dass an seinen Larven jedem Randtentakel ein Mundtentakel entspricht, dass also auch aus dem Richtungsseptenfach und den beiden angrenzenden Fächern solche entspringen. Es wäre dies ein weiterer Beweis dafür, dass die Agassiz'sche »*Arachnactis brachiolata*« zum mindesten eine andere Species repräsentirt, als die von Sars, Vogt und mir untersuchten Larven.

Die Verhältnisse an der »Wachstumszone« sind durch meine Vorgänger zur Genüge aufgeklärt worden. Indem in dem jeweilig unpaaren dorsalen Fach zwei neue Septen entstehen, werden jederseits neue paarige Fächer abgegrenzt, aus denen nun die jüngsten Tentakel hervorsprossen. Sowohl in der Anlage der neuen Septen, als auch in dem ersten Auftreten der neuen Tentakel eilt die rechte Seite der linken merkbar voraus, was schon Vogt richtig erkannt hat, obwohl er, entgegen seiner eigenen Terminologie, die linke Seite vorangehen lässt (p. 40).

An Larven mit 17 Randtentakeln konnte ich zum ersten Mal den *Porus terminalis* nachweisen (Taf. XXI, Fig. 5b).

Von den inneren Umbildungen, welche sich zwischen dem Stadium mit sechs Randtentakeln und meinem ältesten mit 24 vollziehen, ist in erster Linie die Ausbildung der Schlundrinne zu nennen, dadurch hervorgerufen, dass sich der ventrale, zwischen den Septen *a—a* gelegene Theil des Schlundrohres wirklich als Rinne von dem übrigen Theil abhebt und auch durch einen etwas abweichenden Charakter seines Epithels zu dem übrigen Bereich in Gegensatz tritt. Gleichzeitig wächst diese als Schlundrinne differenzierte Partie ziemlich weit über den freien Rand des Schlundrohres nach abwärts vor, wodurch die ohnedies kurzen Richtungssepten ihre freien Ränder fast gänzlich verlieren. Man kann sich diese Verhältnisse, wie auch die Anordnung der übrigen Septen, am besten dadurch zur Anschauung bringen, dass man eine gut ausgedehnte Larve in der dorsalen Mittellinie der Länge nach aufschneidet und ausbreitet. Ein solches Präparat ist in Fig. 3 (Taf. XXI) abgebildet. Hier erkennt man, wie die Schlundrinne, welche den übrigen Theil des Schlundrohres um mehr als das Doppelte an Länge

übertrifft, etwa in halber Höhe des Körpers mit konkavem Rande endigt, und wie hier zugleich die beiden Richtungssepten ihr Ende finden.

Für die übrigen Septen ist vor Allem anzuführen, dass in strenger Gesetzmäßigkeit immer ein glattes und ein mit krausenartig gefalteten Mesenterialfilamenten ausgestattetes Septum alterniren (Fig. 3), ein Wechsel ganz entsprechend demjenigen, den A. v. HEIDER (p. 246) beim *Cerianthus* zwischen seinen »Filamentsepten« und »Genitalsepten« konstatiert hat. In der That werden auch bei *Arachnactis*, wie das ausgebildete Thier lehrt, nur die glatten Septen der Larve zu Trägern der Geschlechtsprodukte, die anderen bleiben, wie bei der Larve, reine Filamentsepten. Die Genitalsepten der ausgewachsenen *Arachnactis* sind in ihrem ganzen Verlauf von echten gefalteten Filamenten frei, doch wird ihr freier Rand, wie auch schon bei der Larve, durch einen vom Schlundrohr sich herabziehenden Ektodermstreifen gebildet, der sich nun von Strecke zu Strecke zu kleinen tentakelartigen Fäden erhebt, den vom *Cerianthus* her bekannten »Mesenterialfäden« (O. u. R. HERTWIG [43] p. 124). Die in Fig. 3 abgebildete Larve zeigt an den Septen *c—c* die erste Anlage dieser Bildungen in Form je eines kleinen Knöpfchens kurz vor der Septenendigung.

Gegen die Wachstumszone zu nehmen die Septen unserer Larve allmählich an Länge ab. Doch ist jedes glatte (Genital-) Septum länger als das nächst ältere Filamentseptum, so dass nur bei der Betrachtung der gleichartigen Septen eine kontinuierliche Abnahme von der ventralen zur dorsalen Seite zu konstatiren ist. Das in diesem Verhalten sich ausprägende Übergewicht der glatten Septen in Bezug auf die Längenausdehnung tritt beim ausgebildeten Thier noch schärfer hervor, indem hier die Genitalsepten ungefähr fünfmal so lang sind als die Filamentsepten.

Von der beschriebenen Gesetzmäßigkeit in der Septenanordnung machen nun die Septen *a—a* eine Ausnahme, und zwar dadurch, dass sie mit Filamenten ausgestattet sind, obgleich sie ihrer Stellung nach glatte Septen sein müssten. Auch beim ausgewachsenen *Cerianthus* nehmen bekanntlich die entsprechenden Septen eine solche Ausnahmestellung ein, indem sie als »kontinuierliche Septa« (HEIDER) im Gegensatz zu allen übrigen bis zum Porus herabreichen.

Dieses abweichende Verhalten des den Richtungssepten benachbarten Paares ist sehr beachtenswerth; es spricht sich darin die entwicklungsgeschichtliche Thatsache aus, dass das für die *Ceriantheae* charakteristische Bildungsgesetz der Septen nicht von Anfang an herrschend ist, sondern dass die acht primären Septen zunächst in einer Weise ausgebildet werden, welche noch gar nicht auf den späteren

Zustand abzielt. Die zwei dorsalen der vier primären Septenpaare (*b* und *c*) fügen sich bei der weiteren Entwicklung der neuen Gruppierung, dagegen ist das Paar *a* als das ursprünglich stärkere und demgemäß frühzeitig mit Filamenten ausgestattete Septenpaar (Taf. XXI, Fig. 2 u. 4) nicht im Stande, sich dieser neuen Ordnung anzupassen; es bewahrt sich dauernd seine Sonderstellung.

Zum Schluss mag noch eine Eigenthümlichkeit erwähnt werden, welche sowohl bei den älteren Larven, als auch bei unserem ausgewachsenen *Arachnactis*-Exemplar zu konstatiren ist. An allen Larven nämlich, deren Körper sehr stark kontrahirt ist, sind sämmtliche Randtentakel, mit Ausnahme der allerjüngsten, abgerissen, und zwar ganz scharf an ihrer Ursprungsstelle, wo sich nun ein meist viereckiges Fenster zeigt (Taf. XXI, Fig. 5 *b, c*). Die Bilder, die auf diese Weise zu Stande kommen, haben etwas so Regelmäßiges, dass man den Verlust der Tentakel als einen physiologischen Vorgang ansehen möchte, wenn eben nicht die gleichalterigen ausgedehnten Exemplare ihre Randtentakel besäßen. Ganz ähnlich wie an der in Fig. 5 abgebildeten Larve sind an unserem ausgebildeten Exemplar alle Randtentakel bis auf einige wenige abgestoßen.

B. Hexactiniae.

Man betrachtete bekanntlich früher die Hexaktinien als streng sechsstrahlig radiäre Thiere, und es schien keinem Zweifel zu unterliegen, dass die einzelnen Septenpaare eines jeden Cyklus einander vollständig gleichwerthig seien und auch gleichzeitig entstünden. Um so überraschender war die Entdeckung LACAZE-DUTHIERS', dass die 12 primären Septen nicht zur gleichen Zeit und nicht in Paaren so wie sie später zusammengruppirt sind, auftreten, sondern nach einem Modus, welcher der Larve einen bilateral-symmetrischen Bauplan mit differenten Rücken- und Bauchseite aufprägt. LACAZE-DUTHIERS (18) beschreibt die Entstehungsfolge der Septen für drei verschiedene Formen, nämlich für *Actinia mesembryanthemum*, *Sagartia bellis* und *Bunodes gemmaea* übereinstimmend in folgender Weise (vgl. Schema Fig. III, Taf. XXIII) wo die Zahlen die Reihenfolge angeben, in welcher die Septen sich entwickelt haben). Zuerst bilden sich gleichzeitig zwei Septen, welche den Leibesraum in eine größere und eine kleinere Kammer zerlegen. Ich bezeichne aus Gründen, die sich unten ergeben werden, die erstere als dorsal, die letztere als ventral. In der dorsalen Kammer entsteht nun ein zweites Septenpaar, so dass der Körper jetzt in vier Kammern, eine dorsale, eine ventrale und zwei seitliche abgetheilt ist. Das dritte Septenpaar entsteht in dem ventralen Fach, die Septen des vierten

Paares bilden sich jederseits zwischen Septum 4 und 2. Auf diesem Stadium mit acht Septen verharrt die Larve längere Zeit, worauf dann ziemlich gleichzeitig die Septen des fünften und sechsten Paares auftreten, die ersteren dorsal, die letzteren ventral an die beiden primären Septen angrenzend. Jetzt erst egalisieren sich die Septen und ordnen sich zu den sechs Paaren des primären Cyklus, wobei von den ursprünglichen, bilateral-symmetrisch angelegten Paaren nur das dorsalste und das ventralste (zwei und drei) als definitive Paare erhalten bleiben, während im Übrigen eine Umgruppierung statthat, derart, dass jedes Septum 4 mit dem angrenzenden Septum 6, jedes Septum 4 mit dem benachbarten Septum 5 zu einem neuen Paare vereinigt wird.

Die eingehenden und sorgfältigen Untersuchungen LACAZE-DUTHIERS' schienen sich jedoch zunächst nicht zu bestätigen. Kurze Zeit nach ihm hat KOWALEVSKY (47) sich mit der Entwicklung der Aktinien beschäftigt, und seine Beobachtungen beziehen sich hauptsächlich auf eine nicht näher bestimmte Art, welche jedoch der von LACAZE-DUTHIERS untersuchten *Actinia mesembryanthemum* am nächsten steht. Für die sechs ersten Septen stimmen die Angaben KOWALEVSKY's mit denen des französischen Forschers überein, dagegen lässt er die Septen 7 und 8 nicht paarig, sondern das eine in der dorsalen, das andere in der ventralen Mittellinie entstehen, worauf sich die folgenden Septen in ziemlich unregelmäßiger Weise anlegen sollen.

Zu abermals abweichenden Resultaten gelangten die Gebrüder HERTWIG (43) bei *Adamsia diaphana*. Obgleich die Larven, welche zur Untersuchung dienten, schon die Septen des zweiten Cyklus in erster Anlage erkennen ließen, gestatteten Gruppierung und Größenverhältnisse der 12 primären Septen doch noch so viel auszusagen, dass die Reihenfolge, in der diese letzteren hier entstanden waren, weder mit den Angaben LACAZE-DUTHIERS', noch mit denen KOWALEVSKY's zu vereinigen sei. Es waren zwar, entsprechend einem bestimmten Stadium des von LACAZE-DUTHIERS beschriebenen Entwicklungsganges, acht stark entwickelte Septen vorhanden, welche das Schlundrohr erreichten und bereits stark gefaltete Muskellamellen trugen, und vier schwache, welche als kurze Leisten kaum die des zweiten Cyklus an Stärke übertrafen; allein die Stellung dieser acht starken und vier schwachen Septen zu einander ist in den beiden Fällen eine ganz andere, so dass dem LACAZE-DUTHIERS'schen Paar 4, also dem stärksten, bei *Adamsia diaphana* zwei schwache Septen entsprechen, umgekehrt dem LACAZE-DUTHIERS'schen Paar 6 zwei starke.

In einer im Jahre 1883 erschienenen populär gehaltenen Abhand-

lung über Aktinienentwicklung hält LACAZE-DUTHIERS (19) seine früheren Angaben vollkommen aufrecht und vertheidigt dieselben gegen die abweichenden Angaben KOWALEVSKY's. In der That lässt sich nach der schon in der ersten Abhandlung gelieferten detaillirten Beschreibung und den beigegebenen Abbildungen nicht bezweifeln, dass LACAZE-DUTHIERS von Anfang an im Rechte war, und dass darum wohl die Angaben KOWALEVSKY's, da sie sich ja auf eine nächstverwandte, wenn nicht die nämliche Art beziehen, entweder irrthümlich sind oder auf einer Abnormität beruhen.

Die Mittheilungen, die seit dieser Zeit über Entwicklung der Hexaktinien gemacht worden sind, rühren von HADDON (10), PLAYFAIR McMURRICH (20) und G. Y. and A. F. DIXON (6) her. Die Beobachtungen dieser Autoren, die an drei verschiedenen Gattungen (*Halcampa*, *Aulactinia* und *Bunodes*) angestellt worden sind, erstrecken sich nur auf Stadien, in welchen bereits die 12 primären Septen vorhanden waren, und bestätigen, so weit sie reichen, in übereinstimmender Weise die Darstellung LACAZE-DUTHIERS'. Denn die Entwicklungsstufen, welche in den drei citirten Arbeiten beschrieben und abgebildet werden, sind — obgleich dies nicht erwähnt wird — identisch mit dem von dem französischen Forscher in seiner Fig. 19 (Pl. XII) wiedergegebenen Stadium, auf welchem die acht primären Septen das Schlundrohr erreichen, während das fünfte und sechste Paar als schwache Leisten dorsal- und ventralwärts vom ersten Paar hervorsprossen. Liegt somit, hinsichtlich des Thatsächlichen, der Werth der drei letztgenannten Untersuchungen wesentlich darin, dass sie die Gültigkeit des LACAZE-DUTHIERS'schen Entwicklungstypus für eine Anzahl neuer Gattungen und Arten feststellen, so gestattete doch die mittlerweile bekannt gewordene Septenanordnung der Edwardsien, in diesem ontogenetischen Befund eine bedeutsame Beziehung aufzudecken. Beachtet man nämlich den Muskelverlauf an den acht primären Septen LACAZE-DUTHIERS' — gleichgültig, ob derselbe zur Zeit des alleinigen Bestehens dieser Septen schon nachweisbar ist oder erst später hervortritt —, so ergibt sich, dass derselbe mit dem der Edwardsien übereinstimmt. Sowohl HADDON und DIXON, als auch PLAYFAIR McMURRICH haben diese Beziehung richtig erkannt.

Wie diese Übersicht über die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen ergibt, stehen sich in der Entwicklung der Hexaktinien jedenfalls und mindestens zwei verschiedene Typen gegenüber: der zuerst von LACAZE-DUTHIERS festgestellte und derjenige, den die Gebrüder HERTWIG bei *Adamsia diaphana* konstatirt haben. Und meine eigenen, im Folgenden mit-

zuteilenden Beobachtungen bestätigen von Neuem die Existenz dieser beiden differenten Entwicklungsmodi in der so gleichartigen und scharf charakterisirten Aktiniengruppe. Ich bezeichne den von LACAZE-DUTHIERS entdeckten Typus als den bilateralen, den von O. und R. HERTWIG aufgefundenen als den zweistrahligen.

a. Bilateraler Entwicklungstypus.

Unter den von mir untersuchten Hexaktinienlarven sind fünf verschiedene Formen, welche in der Entwicklungsweise ihrer Septen dem von LACAZE-DUTHIERS entdeckten Modus folgen. Leider kann ich nur für eine davon mit Sicherheit die Species: *Cereactis aurantiaca*, angeben. Ich verdanke die Larven dieser Aktinie der Freundlichkeit des Herrn Konservator S. Lo BIANCO in Neapel, dem ich dafür auch hier meinen Dank ausspreche. Ich beschränke mich darauf, die Verhältnisse, die ich bei dieser Species gefunden habe, etwas genauer zu beschreiben, um dann nur noch auf einige Abweichungen hinzuweisen, welche die nicht bestimmbareren Formen darbieten.

1) *Cereactis aurantiaca*.

Ogleich sich in dem mir vorliegenden Material einige sehr frühe Stadien befinden, nämlich solche, in denen Septen überhaupt noch fehlen, und andere mit dem ersten Septenpaar, vermag ich doch über die Entstehungsfolge der acht primären Septen keine Angaben zu machen, da mir zwischen dem zuletzt erwähnten Stadium und dem mit acht wohl entwickelten Septen die nöthigen Zwischenstufen fehlen. Ich wende mich deshalb sogleich zu der Beschreibung derjenigen Larven, in denen schon vier Septenpaare vorhanden sind.

Von einer der jüngsten derselben stammen die beiden Querschnitte (Taf. XXII, Fig. 14 *a* und *b*), der erstere durch das Schlundrohr geführt, der letztere tiefer unten. Die Larve war vollkommen kugelig, ohne eine Spur von Tentakeln, die Mundöffnung erschien als ein kleines, nahezu kreisrundes Loch. Wie Fig. 14 *a* lehrt, erreichen sämtliche acht Septen das Schlundrohr (am Septum 2 links [bei x] ist das Septalstoma getroffen). Das Schlundrohr ist deutlich nach einer Richtung in die Länge gezogen und zu der hierdurch bestimmten Medianebene sind die Septen — jederseits vier — symmetrisch angeordnet.

Diese bilaterale Symmetrie erhält sich auch unterhalb des Schlundrohres, wie Fig. 14 *b* erkennen lässt, die eben so orientirt ist, wie *a*. Hier kann man nun zunächst das erste Septenpaar (4—1) bestimmen, das sowohl durch Größe als auch durch den Besitz von Mesenterialfilamenten ausgezeichnet ist. Dieses Paar theilt den Leibesraum, ganz ent-

sprechend der Beschreibung LACAZE-DUTHIERS', in eine größere (dorsale) und eine kleinere (ventrale) Kammer, von denen die erstere zwei Septenpaare, die letztere eines enthält. Ich habe diese drei jüngeren Paare, welche viel kürzer sind als das erste und noch ohne Filamente, so bezeichnet, wie sie nach den Beobachtungen LACAZE-DUTHIERS' in ihrer Entstehung auf einander folgen; ob sie in meinem Fall sich wirklich in dieser Reihenfolge entwickelt haben, muss ich dahingestellt sein lassen.

Von Muskelfibrillen lässt sich auf dem vorliegenden Stadium noch nichts erkennen. Der ganze entodermale Hohlraum des Körpers ist mit körniger Dottersubstanz ausgefüllt.

Wie außerordentlich lange die Larven auf dem Achtseptenstadium verharren, das zeigt ein Blick auf Taf. XXII, Fig. 15, welche bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet ist, wie Fig. 14. Es sind zwar in dieser Figur die Septenpaare 5 und 6 in ganz schwachen Anfängen vorhanden; allein ich habe mehrere Larven von gleicher Größe und selbst größere geschnitten, welche noch keine Spur von diesen vier Septen erkennen lassen.

Die Larven von dem Stadium der Fig. 15 sind die ältesten, die mir zur Verfügung stehen. Je nach dem Kontraktionszustand zeigen dieselben sehr verschiedene Größe und wechselndes Aussehen. In Taf. XXII, Fig. 13 habe ich eine solche Larve bei zehnmaliger Vergrößerung abgebildet. Man erkennt im Umkreis der ovalen Mundöffnung die Anlagen von acht Tentakeln in bilateral-symmetrischer Anordnung: zwei unpaare und sechs paarige. Die bilaterale Symmetrie kommt besonders darin zum Ausdruck, dass von den paarigen Tentakelanlagen ein Paar, welches dem einen unpaaren Tentakel angrenzt, beträchtlich schwächer entwickelt ist, als alle übrigen. Wie Schnitte lehren, entspringt dieses Paar aus den von den Septen 2 und 4 jederseits gebildeten Interseptalräumen. — Die Fußscheibe ist auf diesem Stadium noch nicht gebildet, vielmehr ist der aborale Pol gewöhnlich stumpf konisch.

Die acht primären Septen verhalten sich im Wesentlichen noch eben so wie auf dem Stadium der Fig. 14. Noch immer übertrifft das erste Paar die drei anderen, die unter einander ziemlich gleich weit entwickelt sind, beträchtlich an Mächtigkeit; noch immer ist dieses Paar allein mit Mesenterialfilamenten ausgestattet. Betrachtet man die Septenquerschnitte unter starker Vergrößerung, so kann man an der einen Seite der Stützlamelle in Form zarter Punkte die ersten Längsmuskelfasern nachweisen, welche nach dem Edwardsia-Typus angeordnet sind, in der Weise, dass die Fibrillen der Septen 1, 4, 2 denen der Septen 3 entgegengesetzt orientirt sind.

Wie aus diesem »Edwardsiastadium« der Hexaktinientypus hervorgeht, lehren uns die Ursprungsstellen der Septenpaare 5 und 6, welche wir in Fig. 15 in ihrer allerersten Anlage antreffen. In jedem der vier Fächer nämlich, welche an die beiden Septen 4 angrenzen, erhebt sich die Stützlamelle des Mauerblattes zu einer zarten Leiste, welche in das Entoderm hineinragt, aber noch keine Hervorwölbung desselben bedingt. Diese vier Leistchen, die man, ohne sie an diesen Stellen zu suchen, kaum wahrnehmen würde, repräsentiren das 5. und 6. Septenpaar, deren Anlage also genau mit den Angaben LACAZE-DUTHIERS' übereinstimmt.

Wie sich die nun vorhandenen 12 Septen später zu Paaren gruppieren, bedarf keiner Erörterung.

2) Nicht bestimmbare Formen.

Unter diesen sind eine Anzahl Larven, welche Herr Professor R. HERTWIG vor längeren Jahren bei einem Aufenthalt in Messina dem Mutterthier entnahm und in Osmiumsäure konservirte. So weit Herr Professor HERTWIG sich erinnert, stammen dieselben von einer Bunodesart, womit auch die Beschreibung stimmt, die LACAZE-DUTHIERS von seinen Bunodeslarven gegeben hat.

Die Stadien, die mir von diesen Larven zur Verfügung stehen, entsprechen ungefähr jenen, die ich von *Cereactis aurantiaca* beschrieben habe. Ich gebe in Taf. XXI, Fig. 8 einen Querschnitt durch eine Larve, in welcher die acht primären Septen das Schlundrohr erreichen, während das fünfte und sechste Paar noch ziemlich schwach entwickelt sind. An den acht starken Septen erkennt man schon bei mäßiger Vergrößerung die Anordnung der Muskulatur nach dem Edwardsiatypus; die Septen 4 sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre Muskellamelle beträchtlich stärker gefaltet ist, als die der drei anderen Paare.

Von den drei übrigen nicht bestimmbaren Formen verdient nur eine noch kurze Erwähnung. Bei einem Aufenthalt an der Zoologischen Station zu Neapel während der Wintermonate 1888 fand ich im pelagischen Auftrieb mehrmals kugelige Larven von 1,5 bis 2 mm Durchmesser, welche in der Entwicklung ihrer Septen annähernd auf dem Stadium der in Fig. 8 abgebildeten Larve stehen, also acht starke und vier schwache Septen in der Anordnung des bilateralen Typus aufweisen. Während aber bei allen meinen anderen Larvenformen dieses Typus, wie auch bei den von LACAZE-DUTHIERS am genauesten studirten Larven der *Actinia mesembryanthemum*, auf diesem Stadium das erste Septenpaar sowohl durch Stärke, wie auch durch den alleinigen Besitz

von Mesenterialfilamenten, von den drei anderen Paaren deutlich unterschieden und ausgezeichnet ist, zeigt sich bei den in Rede stehenden Larven das LACAZE-DUTHIERS'sche Paar 4 ganz genau eben so hoch entwickelt, eben so stark, lang und in gleicher Weise mit Mesenterialfilamenten besetzt, wie das Paar 1, wogegen die Paare 2 und 3, unter sich ziemlich gleich, viel schwächer sind und noch ohne jede Spur von Filamenten.

Man muss also entweder annehmen, dass das Paar 4 sich beträchtlich rascher entwickelt als die beiden vorhergehenden Paare, und dass es auf diese Weise das Paar 1 sehr bald einholt, oder man muss zu der Annahme greifen, dass dieses Paar hier nicht erst an vierter Stelle gebildet wird, sondern früher, etwa gleichzeitig mit dem ersten Paar. Und da nun bei dem zweistrahligem Typus das LACAZE-DUTHIERS'sche Paar 4 von Anfang an mit zu den stärksten und also sicherlich ältesten gehört, so ließe sich das beschriebene Verhalten im Sinne eines Überganges zwischen den beiden Typen auffassen. Ohne auf diese vereinzelte Beobachtung weiteren Werth legen zu wollen, glaube ich in derselben doch einen entschiedenen Hinweis dafür sehen zu müssen, dass die Entwicklung der Hexaktinien nicht scharf an die beiden bis jetzt erforschten Typen gebunden sein dürfte, und dass besonders vermittelnde Entwicklungsweisen noch aufgefunden werden könnten. Eine Bestätigung dieser Anschauung finde ich in der jüngst erschienenen schönen Arbeit von H. V. WILSON (24) über die Entwicklung von *Manicina areolata*, einer Koralle aus der Familie der *Astraeiden*, für welche der amerikanische Forscher den Nachweis führt, dass das LACAZE-DUTHIERS'sche Paar 4 schon an zweiter Stelle, das Paar 2 erst an vierter gebildet wird, worauf die weitere Entwicklung in typischer Weise vor sich geht.

b. Zweistrahliger Entwicklungstypus.

Die Larven dieses Typus, welche mir zur Untersuchung dienten, konnten leider nicht bestimmt werden. Dieselben fanden sich zwischen Bryozoenstößchen auf einigen Exemplaren von *Cionia intestinalis* aufsitzen, welche aus der Zoologischen Station zu Neapel stammen. Die jüngste Larve, die ich gefunden habe, ist in Fig. 40 (Taf. XXII) abgebildet. Der Körper ist stark ausgedehnt und in Folge dessen ziemlich durchsichtig. Er ist langgestreckt sackförmig und noch ohne scharf abgesetzte Fußscheibe. Trotz des frühen Stadiums trägt die Larve doch bereits 20 Tentakel von verschiedener Größe. Die Mundscheibe sammt den Tentakeln ist, offenbar in Folge Kontraktion der Septenmuskulatur, stark eingezogen, so dass die Tentakel eine Strecke weit von einer wallartigen Duplikatur des Mauerblattes umschlossen sind. Das

Schlundrohr ist von mäßiger Länge und in quere Falten gelegt. An dasselbe sieht man vier gleich stark entwickelte Septen herantreten, die an ihren freien Rändern mit ziemlich starken Mesenterialfilamenten besetzt sind. Vier weitere schwächere Septen, die ebenfalls das Schlundrohr erreichen, aber noch keine Mesenterialfilamente tragen, waren an der intakten Larve nicht zu erkennen. Die ältesten Larven, die ich fand, zeigten in allen Stücken den Habitus einer typischen Hexaktinie: cylindrisches Mauerblatt, deutlich abgesetzte Fußscheibe und eine spaltförmige Mundöffnung mit opponirten Schlundrinnen.

Querschnitte durch die beschriebene jüngste Larve ergaben folgende Resultate. Das Schlundrohr ist bereits stark komprimirt (Taf. XXII, Fig. 9 a) und zeigt im Durchschnitt annähernd die Form eines Rechteckes, dessen längere Seite die kürzere um etwa das Fünffache übertrifft. Zwischen Mauerblatt und Schlundrohr sind acht Septen gespannt, und mehr sind im Bereich des Schlundrohres überhaupt nicht vorhanden. Diese acht Septen sind bereits deutlich paarweise gruppirt, also zu vier Paaren, deren gedachte Mittelpunkte an vier um 90° von einander entfernten Punkten der Peripherie liegen. Je zwei opponirte Paare zeigen gleiche Muskelanordnung und Entwicklungshöhe. Die zwei schwächeren Paare setzen sich an die Schmalseiten des Schlundrohres an; sie besitzen abgewandte Längsmuskeln. Die stärkeren Paare inseriren sich an die breiten Flächen des Schlundrohres, so, dass jede dieser Seiten durch die beiden Insertionslinien in drei etwa gleich breite Abschnitte zerlegt wird. Diese beiden Paare tragen zugewandte Längsmuskeln. Außerdem zeigen sich auf Schnitten, welche dem freien Rand des Schlundrohres sich nähern, an diesen Septen mächtige Zellwülste zwischen der Muskelschicht und der Insertion am Schlundrohr, Ektodermderivate, welche vom Schlundrohr her sich auf die Septen umschlagen und sich weiter unten auf die Mesenterialfilamente fortsetzen.

Verfolgt man die Septen auf Querschnitten über den freien Rand des Schlundrohres nach abwärts, so tritt die Differenz in der Entwicklungshöhe der einzelnen Septenpaare noch weit deutlicher hervor (Fig. 9 b). Die beiden Paare mit zugewandten Längsmuskeln tragen stark gefaltete Mesenterialfilamente und springen weit ins Innere vor. Die vier anderen Septen sind ohne Spur von Mesenterialfilamenten, wenig vorspringend und mit schwach entwickelter Muskulatur ausgestattet.

Zwischen den beiden Septen des einen starken Paares zeigt sich an den tieferen Schnitten die Anlage eines neuen Paares in Gestalt kleiner Höckerchen, die bereits einen Fortsatz der Stützlamelle enthalten

(Fig. 9 b). Von einem entsprechenden Septenpaare auf der anderen Seite war in dieser jüngsten Larve noch nichts zu erkennen.

Über die Werthigkeit der einzelnen Septen kann schon auf diesem Stadium kein Zweifel mehr bestehen. Die beiden an die Schmalseiten des Schlundrohres tretenden Paare mit abgewandten Längsmuskeln sind die Richtungssepten. Jedes der vier anderen starken Septen giebt das Verhältnis zu seinem Partner auf und gruppirt sich mit einem der erst auf einer Seite angelegten neuen Septen zu einem Paar mit zugewandter Muskulatur um, wodurch die sechs primären Paare des Hexaktinienkörpers in typischer Weise fertiggestellt werden.

In Fig. 12 (Taf. XXII) ist ein Querschnitt durch eine etwas ältere Larve dargestellt, der durch die aborale Körperregion, ganz nahe der Fußscheibe, geführt ist. Man erkennt sofort an ihrer besonderen Größe die vier primären Septenpaare, von denen jene beiden, welche zugewandte Längsmuskeln besitzen, je ein kleines Septenpaar mit abgewandten Längsmuskeln zwischen sich fassen: die letzten Septen des I. Cyklus. Außerdem finden sich bereits vier Paare des II. Cyklus angelegt, und zwar diejenigen, welche an die Richtungsseptenpaare angrenzen.

Meiner ältesten Larve entstammt der in Fig. 11 (Taf. XXII) wieder-gegebene Schnitt. Hier zeigt sich nun das typische Bild der Hexaktinienorganisation, indem die 12 Septen des ersten Cyklus sich ziemlich egalisiert und zu sechs Paaren — zwei mit abgewandten, vier mit zugewandten Längsmuskeln — gruppirt haben. Doch sind die beiden Septen der vier letztgenannten Paare noch immer von etwas ungleicher Stärke, so dass sich also noch auf diesem Stadium ihr verschiedenes Alter ausdrückt. Die 12 Septen des zweiten Cyklus sind sämtlich vorhanden, aber verschieden stark entwickelt; vier Paare, nämlich diejenigen, welche auf dem Stadium der Fig. 12 allein vorhanden sind, lassen bereits ihre Muskelanordnung erkennen, die beiden anderen sind beträchtlich schwächer. Mit diesen letzteren fast von gleicher Entwicklungshöhe finden wir acht Septenpaare des dritten Cyklus vor, welche jederseits an die vier stark entwickelten Paare des zweiten Cyklus angrenzen.

In dem betrachteten Entwicklungsgang ist auffallend, wie von dem frühesten Stadium an die von den beiden starken Septenpaaren gebildeten Interseptalräume — ich will dieselben kurz als die transversalen bezeichnen — gegen alle übrigen Sektoren im Rückstand sind, in der Weise, dass immer von dem jeweilig jüngsten Cyklus die in diesen Räumen zu erwartenden Paare fehlen. Oder mit anderen Worten: wenn in den transversalen Räumen neue Septenpaare sich

zeigen, treten im übrigen Bereich schon die Paare des nächsten Cyklus auf. Die Fig. 9, 12 und 11 machen dieses Verhalten anschaulich. In Fig. 9 a fehlt zwischen den beiden starken Septen jederseits das letzte Paar des ersten Cyklus, in Fig. 12 vermissen wir an gleicher Stelle das letzte Paar des zweiten Cyklus, in Fig. 11 endlich mangeln in jedem transversalen Raum die beiden hierher gehörigen Paare des dritten Cyklus. Die verspätete Anlage der Septen an dieser Stelle hat dann weiterhin zur Folge, dass von jedem vollständigen Cyklus die in den transversalen Räumen gelegenen Paare schwächer entwickelt sind als alle übrigen, und kaum stärker als die zuerst entstehenden Paare des nächsten Cyklus. Doch gilt der letzte Theil dieses Satzes nur für das Verhältnis zwischen dem zweiten und dritten Cyklus.

Der Modus der Septenentwicklung, der nach dem Gesagten bei diesen Larven vorliegt, scheint von allem bisher Bekannten abzuweichen. Denn wenn auch überall die Septen des ersten Cyklus nach einander entstehen und sich erst später egalಿಸiren, so treten doch, so weit bekannt, alle Paare der folgenden Cyklen gleichzeitig auf. Und dass nicht etwa das besprochene Verhalten eine allgemeine Eigenthümlichkeit des zweistrahligen Entwicklungstypus ist, erkennen wir aus den bei O. und R. HERTWIG abgebildeten Querschnitten durch die Larven von *Adamsia diaphana* (Taf. I, Fig. 3 und 4), wo in allen sechs primären Zwischenfächern ganz gleichmäßig je ein Paar des zweiten Cyklus entwickelt ist.

Es lässt sich nun nicht sagen, ob die bei meinen Larven konstatirte zeitliche Verschiebung in der Septenentstehung später korrigirt wird, oder ob sie erhalten bleibt. Ich bin jedoch aus Gründen, die ich im zweiten Theil erörtern werde, geneigt, das Letztere anzunehmen, indem sich auf solche Weise die Möglichkeit eröffnet, eine bisher in ihrer Stellung unklare Form (*Tealia*) von den typischen Hexaktinien abzuleiten.

Zum Schluss habe ich noch mit ein Paar Worten des Verhältnisses zu gedenken, in welchem der beschriebene Entwicklungsgang zu dem LACAZE-DUTHIERS'schen Typus steht. Meine jüngsten Larven setzen mich in den Stand, den Gegensatz zwischen beiden Entwicklungsweisen noch schärfer zu formuliren, als dies auf Grund der HERTWIG'schen Befunde bei *Adamsia diaphana* möglich war. Denn da in der jüngsten Adamsialarve dieser Autoren die 12 primären Septen bereits sämtlich vorhanden waren, so wäre es noch immer denkbar, dass sich dieselben zuerst in der LACAZE-DUTHIERS'schen Reihenfolge, also bilateral-symmetrisch, angelegt hätten, dass aber dann sehr rasch ältere Septen von jüngeren im Wachstum überholt worden wären und dadurch sich erst sekundär die zweistrahlige Anordnung herausgebildet hätte.

Diese Annahme lässt sich nun für meine jüngste Larve (Fig. 9 a u. b) mit Sicherheit ausschließen. Denn hier bestehen erst acht, bereits hoch entwickelte Septen, und wenn auch im hintersten Abschnitt des Körpers auf der einen Seite zwei weitere Septen in Form niedriger Leistchen angelegt sind, so beweist doch das Fehlen dieser Septen auf der anderen Seite, dass es sich hier um eine jüngste Anlage handelt. Die acht großen Septen sind also jedenfalls die ältesten. Wie ein Vergleich mit dem Schema Fig. III (Taf. XXIII) ergibt, entsprechen dieselben den LACAZE-DUTHIERS'schen Paaren 2, 4, 6 und 3, während die in Fig. 9 b neu angelegten Septen einem Septum 4 und 5 des bilateralen Typus homolog sind. Es entsteht also in meinen Larven das bei dem bilateralen Typus erste und lange Zeit mächtigste Septenpaar erst auf einem Stadium, wo bereits acht andere Septen hoch entwickelt sind, und unter diesen auch jene beiden, welche bei dem LACAZE-DUTHIERS'schen Modus als die letzten gebildet werden:

Hier kann also von einer Vereinigung keine Rede sein; man mag die Entstehungsfolge der vier ersten Paare, über die mir kein sicheres Urtheil möglich ist, annehmen wie man will: die angeführten Differenzpunkte lassen sich nicht beseitigen. Darf man aber aus der relativen Größe der einzelnen Septen Schlüsse ziehen, so ergibt sich nachstehende Reihenfolge: Zuerst (wohl gleichzeitig) entstehen die LACAZE-DUTHIERS'schen Paare 4 und 6, dann die Paare 2 und 3, endlich jederseits ein aus einem Septum 4 und 5 zusammengesetztes Paar.

C. *Edwardsia*.

Im Auftrieb des Golfes von Neapel fand ich im Januar 1888 mehrmals kleine kugelige Aktinienlarven von 0,7—1 mm Durchmesser, welche acht in ziemlich gleichmäßigen Abständen von einander gestellte, das Schlundrohr erreichende Septen besaßen und sowohl in der Gestaltung des Schlundrohres, als auch in Folge der besonders starken Entwicklung zweier Septen eine deutliche bilaterale Symmetrie zur Schau trugen. Ich habe in Fig. 16 (Taf. XXII) eine solche Larve bei durchfallendem Licht gezeichnet; die ganze Architektur ließ mich zunächst kaum zweifeln, dass ich eine nach dem bilateralen Typus sich entwickelnde Hexaktinienlarve auf dem Edwardsiastadium vor mir hätte (vgl. Fig. 14 a, b). Allein die Züchtung einiger von diesen Larven, welche drei Monate lang fortgesetzt wurde, belehrte mich eines Anderen: die über einen Centimeter langen jungen Aktinien, die sich aus meinen Larven entwickelten, dokumentirten sich sowohl äußerlich, als auch in ihrer Anatomie als unzweifelhafte *Edwardsia*. In Färbung und Zeichnung stimmten dieselben mit *Edwardsia Claparèdii* überein, doch waren nur

acht Tentakel vorhanden, was wohl auf Rechnung des jugendlichen Alters zu setzen ist.

Wenn nun auch in den erwähnten jüngsten Larven schon alle Septen des ausgewachsenen Thieres vorhanden sind und damit die Entwicklung des Typus bereits abgeschlossen ist, so zeigt sich an den Larven doch noch eine der Erwähnung werthe, später verschwindende Eigenthümlichkeit. Es ist dies die bevorzugte Stellung der beiden dem einen Richtungsseptenpaar benachbarten Septen, indem diese nicht nur an Länge die übrigen übertreffen, sondern auch allein mit Mesenterialfilamenten ausgestattet sind (Fig. 16). Wir begegnen hier also der gleichen Erscheinung, wie bei den nach dem bilateralen Typus sich entwickelnden Hexaktinien, und dass es wirklich hier, wie dort, das gleiche Septenpaar ist, welches den übrigen so lange Zeit in der Entwicklung vorausgeht, ließ sich durch Prüfung der Muskelanordnung bei der in Fig. 16 abgebildeten Larve mit Sicherheit feststellen.

II. Abschnitt.

Schon aus der vorstehenden Beschreibung meiner Beobachtungen ist wohl ersichtlich, welche phylogenetischen Schlüsse aus denselben gezogen werden sollen. Wenn ich sowohl in der Entwicklung von *Arachnactis*, als auch in derjenigen gewisser Hexaktinien von einem »*Edwardsiastadium*« sprach, so will ich damit ausdrücken, dass ich die beiden Abtheilungen der *Ceriantheae* und *Hexactiniae* von *Edwardsia*-artigen Thieren ableite. Diese Anschauung soll im Folgenden näher begründet werden, zunächst für die *Ceriantheae*.

Die *Ceriantheae* zeigen im ausgebildeten Zustande mit den *Edwardsien* verschiedene wichtige übereinstimmende Merkmale: biologisch das Leben im Sand ohne Anheftung auf eine feste Unterlage, anatomisch den Mangel der Fußscheibe, sodann den in beiden Gruppen vorkommenden doppelten Tentakelkranz, in der Weise, dass aus jedem Interseptalraum zwei Tentakel entspringen, endlich als das Wichtigste die bilaterale Symmetrie des Körpers und den Mangel der paarweisen Zusammenordnung je zweier benachbarter Septen. Auch ist vielleicht die schleimige Hülle, welche die *Ceriantheae* um sich bilden, dem Periderm des *Edwardsiascapus* vergleichbar. Auf Grund dieser gemeinsamen Eigenthümlichkeiten wurden die beiden Gruppen schon von verschiedenen Autoren als verwandt aufgefasst, figurirt doch sogar der *Cerianthus* bei verschiedenen älteren Autoren unter dem Genus *Edwardsia*.

Allein ein tieferes Eindringen in die Bauverhältnisse beider For-

men schien der Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen denselben nicht günstig zu sein. Man fand bei den Edwardsiae die Zahl der Septen streng auf acht fixirt, bei den Ceriantheae dagegen mit dem Wachsthum des Körpers immer mehr zunehmend, über 100 ansteigend und, allem Anschein nach, ohne bestimmte obere Grenze. Man fand weiterhin an den Edwardsiassepten eine charakteristische Muskelanordnung: an jedem Septum einerseits transversale, andererseits longitudinale Fasern in gesetzmäßiger, die bilaterale Architektur des Körpers bedingender Vertheilung, wogegen bei den mit einer mächtigen ektodermalen Längsmuskelschicht ausgestatteten Ceriantheae an den Septen nur spärliche Muskelfibrillen aufgefunden wurden, die nach HEIDER beiderseits longitudinal, nach O. u. R. HERTWIG beiderseits transversal verlaufen sollten. Dadurch musste eine direkte Vergleichbarkeit beider Gruppen ausgeschlossen scheinen; denn es lag nach den angeführten Befunden keine Möglichkeit vor, aus den Septen des Cerianthus irgend acht herauszufinden, die denen der Edwardsia homolog sein konnten.

Diese Möglichkeit ergibt sich nun aus meinen oben mitgetheilten Resultaten über die Septenmuskulatur der ausgewachsenen Arachnactis. Nachdem ich hier feststellen konnte, dass die Muskelfibrillen der beiden Seiten eines jeden Septums sich unter annähernd rechtem Winkel kreuzen und dass ferner die beiden Muskellamellen eines jeden Richtungsseptums zu denen aller übrigen Septen der gleichen Seite entgegengesetzt orientirt sind, lassen sich die vier ventralsten Septenpaare der Ceriantheae mit den acht Septen der Edwardsiae homologisiren. Und dass es sich hier nicht etwa um eine zufällige Übereinstimmung handelt, geht aus der Entwicklungsgeschichte unzweideutig hervor. Diese lehrt vor Allem, dass die acht Septen, welche ich im Auge habe, die ältesten sind, dass sie längere Zeit allein vorhanden sind und dass somit in der Entwicklung der Arachnactis ein Zustand durchlaufen wird, der bei den Edwardsien zeitlebens bestehen bleibt. Außerdem aber weist das Achtseptenstadium der Arachnactis Eigenthümlichkeiten auf, die ihm entschieden eine phylogenetische Bedeutung vindiciren. Obgleich ich nämlich die Bildung der acht primären Septen nicht verfolgen konnte, lässt sich doch behaupten, dass das Achtseptenstadium eine Grenzscheide bildet, an welcher der anfängliche Modus der Septenvermehrung durch einen neuen ersetzt wird. Denn ganz abgesehen von der relativen Größe der vier primären Septenpaare, welche eine Entstehung dieser Paare in der späteren streng ventro-dorsalen Reihenfolge höchst unwahrscheinlich macht, setzt sich das »Edwardsiastadium« durch die im

Übrigen ziemlich gleiche Entwicklungshöhe seiner acht Septen zu allen späteren Stadien in einen auffallenden Gegensatz. Wenn wir irgend eine Larve mit mehr als fünf Septenpaaren untersuchen, so finden wir rechts und links von der dorsalen Medianlinie die Anlagen der jüngsten Septen als kurze Leisten, welche aus dem obersten Theil des Mauerblattes hervorsprossen und das Schlundrohr noch nicht erreichen, nach außen von diesen folgen die beiden nächst älteren, die zwar schon mit dem Schlundrohr in Verbindung getreten sind, aber noch nicht über dasselbe nach abwärts reichen und an denen der spätere ektodermale Randwulst noch fehlt. Überdies sind diese dorsalsten Septenpaare noch längere Zeit dadurch ausgezeichnet, dass das rechte Septum eines jeden Paares etwas weiter entwickelt ist als das linke.

Alle diese charakteristischen Wachstumserscheinungen gehen dem Achtseptenstadium ab. Die beiden dorsalen Septen jeder Seite erreichen nicht allein, wie die vier übrigen, das Schlundrohr, sondern sie erstrecken sich auch eben so weit wie diese nach hinten, sie besitzen wie diese längs ihres ganzen freien Randes den Ektodermwulst, sie zeigen die gleiche histologische Ausbildung wie die anderen, und endlich ist das rechte und linke Septum eines jeden Paares genau gleich weit entwickelt — kurz: die acht primären Septen sind in allem Wesentlichen fertiggestellt und unter einander egalisiert, bevor die Entwicklung weiterer Septen anhebt.

Berücksichtigen wir alle diese Momente und fügen wir noch hinzu, dass von den vier primären Septenpaaren der Arachnactislarven dasjenige das stärkste ist, welches wir auch bei den Edwardsialarven (Fig. 46) am mächtigsten entwickelt finden, so ist die Annahme, dass die acht ventralen Septen der Ceriantheae den acht Septen der Edwardsien homolog sind, gewiss aufs Beste begründet. Ich denke mir demnach die Ceriantheae dadurch entstanden, dass an einem Edwardsia-artigen Thier zwischen den dorsalen Richtungssepten neue Septenpaare auftraten, wie ich dies in Taf. XXIII, Fig. II schematisch dargestellt habe.

Ob Übergangsformen zwischen beiden Gruppen völlig fehlen, lässt sich bei dem gegenwärtigen Stand unserer Aktinienkenntnisse nicht entscheiden. Vielleicht ist die von C. Vogt (23) als Arachnactis beschriebene Aktinie in diesem Sinn zu deuten, wenn auch die Zwölfzahl der Septen eher auf eine Hexaktinie hinzuweisen scheint.

Wenden wir uns nun zu den Hexaktinien, so scheint zwischen diesen und den Edwardsien auf den ersten Blick ein fundamentaler Unterschied zu bestehen; bei den einen begegnen wir dem Numerus 6

in der Septenzahl, bei den anderen dem Numerus 4, jene sind zweistrahlig, diese bilateral-symmetrisch. Allein gerade diese Verschiedenheit der ausgebildeten Formen muss einen Befund, der in der Ontogenie der einen eine Übereinstimmung mit der Organisation der anderen ergibt, in phylogenetischer Beziehung besonders beweiskräftig machen. Denn einem ontogenetischen Stadium, das nicht in dem zu erreichenden Ziel (der Organisation des ausgewachsenen Thieres) begründet ist, muss, falls es sich nicht als Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen darstellt, phylogenetische Bedeutung zukommen.

Wir haben für die Hexaktinien eine doppelte Entwicklungsweise kennen gelernt. Bei der einen ist schon frühzeitig (auf dem Stadium mit acht Septen), ja höchst wahrscheinlich schon von Anfang an, der zweistrahlige Bau des fertigen Thieres ausgeprägt; der andere Entwicklungsmodus zeigt die jungen Larven als bilateral-symmetrische Organismen, und erst mit der Ausbildung der beiden letzten primären Septenpaare wird der zweistrahlige Bau erreicht. Die Annahme, dass diese beiden verschiedenen Entwicklungsweisen auf differente Ausgangspunkte zu beziehen seien, dass also die so einförmige und charakteristische Gruppe der Hexaktinien durch konvergente Züchtung aus verschiedenen Formen entstanden sei, bedarf wohl keiner Diskussion. Die Frage ist vielmehr die: Welchen Entwicklungsmodus haben wir als den ursprünglichen, welchen als den modificirten anzusehen? Schon die bloße Vergleichung der beiden Entwicklungsweisen mit dem fertigen Zustand gestattet, wie ich glaube, diese Frage zu entscheiden. Da keiner der beiden Modi vor dem anderen durch irgend einen Vortheil, den er dem werdenden Organismus gewähren könnte, ausgezeichnet ist, indem beide lediglich morphologisch — in des Wortes reinsten Bedeutung — von einander unterschieden sind, so kann es sich bei der Umänderung des einen in den anderen nur um eine Vereinfachung der Entwicklung handeln. Und eine solche liegt nur dann vor, wenn der bilaterale Typus der ursprüngliche ist, der zweistrahlige der abgeleitete. Denn da die ausgebildete Hexaktinie einen biradialen Bau besitzt, so ist der biradiale Entwicklungsmodus im Vergleich zu dem bilateralen der direktere Weg nach dem vorgeschriebenen Ziel, der sich um so leichter aus jenem herausbilden konnte, als dafür nichts Anderes nöthig ist, als eine Verschiebung in der Entstehungsfolge der einzelnen Septen.

Wir haben also den zuerst von LACAZE-DUTHIERS nachgewiesenen Entwicklungsgang für den ursprünglichen zu halten. Dieser zeigt uns ein Stadium mit acht Septen, welches nicht wie die vorhergehenden ein rasch vorübergehendes, nur durch die successive Anlage der Septen

bedingtes ist; vielmehr macht die Larve auf diesem Stadium eine Zeit lang Halt, sie wächst beträchtlich, die acht Septen egalisieren sich annähernd und sind sämtlich wohl entwickelt, ehe die beiden nächsten Paare in Spuren auftreten. Und dieses hierdurch schon als bedeutungsvoll gekennzeichnete Stadium zeigt, wie bereits HADDON, PLAYFAIR McMURRICH und DIXON hervorgehoben haben, die Septenanordnung der Edwardsien, eine Übereinstimmung, die dadurch zu einer vollständigen gemacht wird, dass in den Larven der Edwardsien sowohl, wie in den Achtseptenlarven der nach dem bilateralen Typus sich entwickelnden Hexaktinien das gleiche, den ventralen Richtungssepten angrenzende Septenpaar durch besondere Mächtigkeit ausgezeichnet ist.

Diese Thatsachen machen den Schluss unabweisbar, dass, wie die Ceriantheae, so auch die Hexactiniae aus Edwardsia-artigen Formen entstanden sind, und zwar durch das Auftreten der in der Ontogenie an fünfter und sechster Stelle gebildeten Septenpaare (vgl. das in Taf. XXIII, Fig. III entworfene Schema).

Neben diesem entwicklungsgeschichtlichen Beweis für die enge Verwandtschaft zwischen den Hexaktinien und Edwardsien gibt es nun noch einen vergleichend-anatomischen, indem noch heute unzweifelhafte Übergangsformen zwischen beiden Typen existieren, nämlich in der Familie der Halcampidae. In erster Linie ist hier zu nennen die *Halcampa Fultoni*, deren Kenntnis wir STRETHILL WRIGHT (25) verdanken. Diese Aktinie kennzeichnet sich durch den Besitz von 12 Septen als Hexaktinie, weicht aber in so fern von den typischen Hexaktinien ab, als die 12 Septen nicht gleichmäßig entwickelt sind, sondern sich in zwei Gruppen von acht starken und vier schwachen sondern. Die acht starken Septen, welche allein mit Mesenterialfilamenten ausgestattet sind und wahrscheinlich auch allein Geschlechtsorgane tragen, entsprechen in ihrer Stellung den acht primären Septen LACAZE-DUTHIERS, die vier schwachen den Paaren 5 und 6 des bilateralen Entwicklungstypus. Somit ist bei *Halcampa Fultoni* der in der Ontogenie der typischen Hexaktinien vorübergehende Zustand, wo acht Septen in Edwardsiastellung mächtig, vier weitere erst schwach entwickelt sind, dauernd erhalten.

Zugleich zeigen die Halcampidae in ihrem ganzen Habitus die größte Ähnlichkeit mit den Edwardsien, mit denen sie ja auch von vielen Autoren vereinigt werden. Noch R. HERTWIG (14) sagt über die von ihm untersuchte *Halcampa clavus*, dass er »lange Zeit im Zweifel war, ob es richtiger sei, sie unter den Edwardsien oder unter den Hexaktinien zu behandeln«, wobei für die Einreihung in die erstere Gruppe nicht allein die äußerliche Übereinstimmung, sondern auch anatomische Verhält-

nisse geltend gemacht werden konnten. Denn wie *Halcampa Fultoni* zeigte auch *Halcampa clavus* acht starke und vier schwache Septen. »Wenn wir nun annähmen,« heißt es bei R. HERTWIG (p. 84), »dass die acht stärkeren Septen den Septen der *Edwardsia* homolog, die vier übrigen dagegen Neubildungen sind, so würden die *Halcampen* Übergangsformen zwischen den *Edwardsien* und *Hexaktinien* darstellen.«

In der That kann jetzt kein Zweifel mehr bestehen, dass sie wirklich solche Übergangsformen sind, welche von den *Edwardsien* zu den typischen *Hexaktinien* hinüberleiten. Denn dass der Entwicklungsgang nicht der umgekehrte sein kann, dass nicht durch eine allmähliche Verkümmernng von zwei Septenpaaren aus den *Hexaktinien* auf dem Wege über die *Halcampidae* die *Edwardsien* entstanden sind, das lehrt eben der bilaterale, das »*Edwardsiastadium*« enthaltende, Entwicklungstypus der *Hexaktinien*, der unter dieser Annahme ganz unverstänlich wäre.

Nachdem sich die *Edwardsien* als gemeinsamer Stamm für die so weit divergirenden Zweige der *Ceriantheae* und *Hexactiniae* herausgestellt haben, ist es gewiss von vorn herein sehr wahrscheinlich, dass auch alle übrigen Aktinientypen, sei es direkt, sei es indirekt von den *Edwardsien* abstammen. Es bleibt mir also noch übrig, zu untersuchen, ob eine solche Ableitung überall möglich ist, und ob sich vielleicht im Bau oder in der Entwicklung der einzelnen Formen noch Hinweise dafür auffinden lassen.

Den im Vorstehenden behandelten drei Tribus sind bis jetzt drei weitere als gleichwerthig gegenübergestellt worden, nämlich die der *Zoantheae*, der *Monauleae* und der *Paractiniae*. Gleichen Anspruch auf eine solche selbständige Stellung kann weiterhin nach den Untersuchungen von BLOCHMANN und HILGER (5) die *Gonactinia prolifera* erheben, und eben so ist die bisher unter die *Hexaktinien* eingereihte Familie der *Tealidae* (*Tealia crassicornis*), indem sich dieselbe durch den der Septenzahl zu Grunde liegenden Numerus 10 von den *Hexaktinien* unterscheidet (GOSSE [9], G. Y. und A. F. DIXON [6]), von diesen zu trennen und den *Paractiniae* zuzuweisen, in welcher Gruppe nach R. HERTWIG (14) Formen vereinigt werden, deren Septenzahl bei sonst völliger Übereinstimmung mit den *Hexaktinien* nicht durch den Numerus 6 bestimmt wird. Betrachten wir zunächst den Tribus der *Monauleae*, der unter den fünf aufgeführten Formen durch die geringste Septenzahl ausgezeichnet ist. Derselbe wird repräsentirt durch den von R. HERTWIG (14) beschriebenen *Scytophorus striatus*, eine Aktinie mit sieben gleich stark entwickelten Septenpaaren, von denen eines (das Richtungsseptenpaar) abgewandte Längsmus-

keln trägt, die sechs übrigen zugewandte. Wie das Schema Taf. XXIII, Fig. IV zeigt, lässt sich diese Anordnung dadurch sehr einfach auf die der Edwardsien zurückführen, dass man sich in einer Edwardsia-artigen Aktinie jederseits drei neue Septen entstanden denkt, nämlich in jedem der drei seitlichen Interseptalräume eines. Zwei von diesen neuen Septen jederseits entsprechen denjenigen, welche die Umwandlung der Edwardsien in Hexaktinien bewirken (vgl. Schema Fig. III); sie ergänzen die beiden lateralen Septen der Edwardsia zu Paaren mit zugewandten Längsmuskeln. Das dritte, am meisten dorsalwärts gelegene, bildet mit dem der gleichen Seite angehörigen dorsalen Richtungsseptum ein neues Paar mit gleichfalls zugewandten Längsmuskelwülsten, wodurch das dorsale Richtungsseptenpaar als solches verschwindet.

Da bei dieser Deutung unter den 14 Septen des Scytophorus die 12 primären Septen der Hexaktinien vertreten wären, so könnte man, anstatt an eine direkte Ableitung von den Edwardsien, auch an eine Entstehung der Monauleae aus Hexaktinien, welche erst den primären Septencyklus besaßen, denken. Ich halte jedoch, ohne diese letztere Möglichkeit ablehnen zu wollen, die direkte Ableitung für die wahrscheinlichere, und zwar nicht nur deshalb, weil Scytophorus striatus in der langgestreckten Körperform und dem Vorhandensein einer Cuticula (Periderm) mit den Edwardsien übereinstimmt, sondern auch, weil das Schlundrohr nach den Untersuchungen von R. HERTWIG mit acht Längswülsten ausgestattet ist, welche auf die 14 Septen gar nicht passen und darum wohl nur auf eine Stammform mit acht Septen bezogen werden können.

Noch viel überzeugender als für die Monauleae gelingt der Anschluss an die Edwardsien für die Gonactinia prolifera. Die von BLOCHMANN und HILGER (5) festgestellte Septenanordnung ist aus dem Schema (Taf. XXIII, Fig. V) zu ersehen. Es bestehen zwei opponierte Richtungsseptenpaare, dazwischen jederseits drei Paare mit zugewandten Längsmuskeln, die jedoch aus ungleichartig entwickelten Septen zusammengesetzt sind. Unterscheiden wir die beiden Richtungsseptenpaare nach der von BLOCHMANN und HILGER gebrauchten Terminologie als dorsal und ventral, so folgt jederseits auf das dorsale Paar zunächst ein aus kurzen Septen (Mikrosepten) gebildetes Paar, während die beiden weiteren je aus einem Makroseptum und einem Mikroseptum kombiniert sind, in der Weise, dass man, von der Dorsalseite ausgehend, zuerst auf das Makroseptum stößt. Fasst man die Makrosepten allein ins Auge, so zeigen diese, wie BLOCHMANN und HILGER schon hervorgehoben haben, die Muskelanordnung der Edwardsiassepten. Dass sie diesen wirklich homolog sind, kann bei der ausgezeichneten Stellung,

welche dieselben den übrigen Septen gegenüber einnehmen, und nach den bei den Ceriantheae und Hexactiniae gewonnenen Resultaten über die stammesgeschichtliche Bedeutung der Edwardsien, wohl kaum bezweifelt werden.

Wie eine Vergleichung der Schemata Fig. III, IV und V ergibt, lässt sich die Septenanordnung der Gonactinia, anstatt direkt aus der der Edwardsien, auch auf dem Umweg über die Hexactiniae und Monauleae entstanden denken, indem diese drei Typen eine Reihe bilden, in der jedes Glied zu den in dem vorhergehenden vorhandenen Septen zwei weitere hinzufügt. Ich halte jedoch auch hier die direkte Abzweigung von den Edwardsien für wahrscheinlicher.

Dagegen dürften die zwei noch übrigen Tribus der Zoantheae und Paractiniae von typischen Hexaktinien abzuleiten sein.

Für die Zoantheen hat schon ERDMANN (7) auf Grund der von G. v. KOCH (16) zuerst festgestellten Septenanatomie und des von R. HERTWIG (14) und ihm selbst nachgewiesenen Vermehrungsgesetzes der Septen einen Anschluss an die Hexaktinien angedeutet. Ich verweise, um diese Ableitung zu erläutern, auf das Schema Fig. VI (Taf. XXIII), welches den sog. »Mikrotypus«¹ der Zoantheenorganisation darstellt. Betrachten wir dieses Schema zunächst ohne Rücksicht auf die Farbe der einzelnen Septen, so finden wir, einander entgegengesetzt, zwei Richtungsseptenpaare, von denen das ventrale aus Makro-, das dorsale aus Mikrosepten gebildet wird. An dieses schließen sich jederseits zwei Paare mit zugewandten Längsmuskeln an, deren jedes aus einem, dem Richtungsseptenpaar zugekehrten, Makroseptum und einem Mikroseptum besteht. Zwischen diese dorsale, aus im Ganzen zehn Septen gebildete Gruppe und das ventrale Richtungsseptenpaar schieben sich nun jederseits weitere Septenpaare in variabler Zahl ein, die gleichfalls sämtlich aus je einem Makro- und einem Mikroseptum kombiniert sind, jedoch so, dass hier immer das Makroseptum dem ventralen Richtungsseptenpaar zugekehrt ist.

Über die frühesten Entwicklungszustände der Zoantheen sind wir nicht unterrichtet; die jüngsten bis jetzt beobachteten Stadien zeigen schon die im Vorstehenden beschriebene Organisation. Dagegen konnte das in dieser späteren Periode herrschende Vermehrungsgesetz der Septen ermittelt werden. Es ergab sich nämlich, dass neue Septen lediglich in den beiden jeweilig an die ventralen Richtungssepten angrenzenden Zwischenfächern auftreten, immer zu Paaren aus Mikro-

¹ Für die Phylogenie der Zoantheen ist die Unterscheidung der beiden Typen (Makro- und Mikrotypus), die sich darauf gründet, dass bei dem ersteren die in Fig. VI mit α bezeichneten Mikrosepten das Schlundrohr erreichen, irrelevant.

und Makroseptum zusammengesetzt, wobei das Makroseptum dem Richtungsseptum zugekehrt ist. Und dieses Wachstumsgesetz gestattet uns, bis zu einem gewissen Punkt auf die frühere Entwicklung zurückzuschließen. Denn wenn die Septen, so weit die Beobachtung reicht, immer in der eben genannten Weise sich vermehren, so muss man die früheren Entwicklungsstadien dadurch erhalten, dass man sich, jederseits neben den ventralen Richtungssepten beginnend, successive ein Septenpaar nach dem anderen weggenommen denkt; und wenn man dies nun fortsetzt, so lange es möglich ist, d. h. so lange noch Paare vorhanden sind, welche ihr Makroseptum ventralwärts richten — es sind dies in meinem Schema die blau gezeichneten Paare — so bleiben schließlich noch zwölf Septen in Hexaktinienstellung übrig. Diese Anordnung aber ist gewiss viel zu charakteristisch, als dass hier an ein zufälliges Zusammentreffen gedacht werden könnte. Somit ist wohl die Annahme begründet, dass die Zoantheen von Hexaktinien mit dem ersten Septencyklus sich ableiten; und zwar dadurch, dass neue Septenpaare immer nur in zwei Interseptalräumen angelegt werden, nämlich denjenigen, welche dem einen Richtungsseptenpaar angrenzen. Die Bezeichnung dieses Richtungsseptenpaares als »ventral« scheint mit der für die Edwardsien und für die übrigen Typen gebrauchten Terminologie übereinzustimmen. Es ist wenigstens auffallend und bemerkenswerth, dass bei der hierdurch bedingten Orientirung von den 12 Primärsepten des Zoanthus¹ die beiden lateralen Mikrosepten (x und y) denjenigen Septen entsprechen, welche den Edwardsiatypus in den Hexaktinientypus überführen (vgl. Fig. III). Ich habe dieselben demgemäß in Fig. VI mit rother Farbe gezeichnet.

Was schließlich den letzten Tribus, den der Paractiniae (incl. Tealidae) betrifft, so glaube ich, dass auch für diese die Ableitung von echten Hexaktinien weitaus am meisten Wahrscheinlichkeit für sich hat. Der einzige Unterschied von den letzteren liegt in dem abweichenden Numerus der Septenzahl, und diese Eigenthümlichkeit lässt sich bei allen drei hierher gehörigen Formen in der Weise erklären, dass in einer Hexaktinie mit dem ersten Septencyklus bei der Anlage der weiteren Septen bestimmte Interseptalräume hinter den übrigen um einen oder zwei Cyklen zurückbleiben, so dass z. B. ein Septenpaar, welches seiner Stellung nach zum zweiten Cyklus zu rechnen wäre, dem Alter und der Größe nach mit dem dritten rangirt.

Für eine solche Ableitung lassen sich überdies einerseits anatomo-

¹ Es gilt dies übrigens nur für den Mikrotypus.

mische Besonderheiten der hierher gehörigen Formen, andererseits gewisse, oben dargelegte entwicklungsgeschichtliche Erfahrungen geltend machen.

Betrachten wir zuerst die Familie der Tealidae, bei welcher die Zahl der Septenpaare durch den Numerus 40 bestimmt wird. Wie G. Y. und A. F. DIXON (6) an Querschnitten durch junge Exemplare von *Tealia crassicornis* festgestellt haben, bestehen hier zehn gleich große Hauptseptenpaare, von denen zwei opponirte als Richtungssepten entwickelt sind; zwischen diesen finden sich zehn kleinere Paare, die den Ösophagus nur ganz oben erreichen, und endlich ist noch ein dritter Cyklus von 20 Paaren vorhanden, die das Schlundrohr überhaupt nicht erreichen.

Um diese Anordnung aus dem Hexaktinientypus abzuleiten, muss man annehmen, dass zunächst die Septen des zweiten Cyklus sich ungleichmäßig entwickeln, dass vier Paare, nämlich diejenigen, welche in den vier an die Richtungsseptenpaare angrenzenden Zwischenfächern auftreten, vorseilen und die Septen des I. Cyklus im Wachsthum einholen, wodurch die zehn von G. Y. und A. F. DIXON beschriebenen gleichartigen Hauptseptenpaare zu Stande kommen; wogegen die beiden übrigen Paare so sehr zurückbleiben, dass sich, gleichzeitig mit ihnen, — zu beiden Seiten eines jeden der vier großen Paare des II. Cyklus — schon acht Paare des III. Cyklus entwickeln, welche mit jenen beiden zusammen nun die zehn sekundären Paare der *Tealia*-Organisation darstellen. Und durch die gleiche gesetzmäßige Verschiebung kommen dann die 20 tertiären Paare zu Stande, welche aus vier Paaren des III. und 16 Paaren des IV. Cyklus zusammengesetzt sind.

Dass diese Erklärung keine rein hypothetische ist, lehren die Larven, an denen ich oben den »zweistrahligem Entwicklungstypus« der Hexaktinien geschildert habe. Diese Larven mit ihrer zeitlichen Verschiebung der Septenentstehung, dem Zurückbleiben der »transversalen Räume«, bieten in der That genau den für *Tealia* postulirten Entwicklungsgang dar, so dass wir ihre Zugehörigkeit zu einer Tealide als nahezu sicher ansehen dürfen.

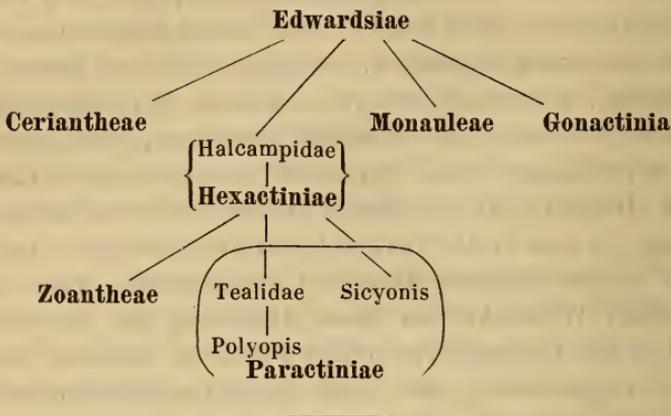
Wenn wir nun auf dem Wege, der von den Hexaktinien zu den Tealiden führt, noch einen Schritt weitergehen, d. h. annehmen, dass in den transversalen Zwischenfächern des primären Hexaktiniencyklus gar keine Septen angelegt werden, während im übrigen Bereich die des II. und III. Cyklus sich ausbilden, so gelangen wir zu der von R. HERTWIG (14) beschriebenen Organisation der *Polyopsis striata*, einer Paraktinie mit 18 Septenpaaren. Auch bei dieser Form sind Anhaltspunkte gegeben, welche die hiermit ausgesprochene Abstammung

von Hexaktinien in hohem Maße wahrscheinlich machen. Denn obgleich R. HERTWIG an Querschnitten nicht im Stande war, die Werthigkeit der einzelnen Septenpaare zu bestimmen, konnte er doch für die Endigung der Septen am hinteren Körperende ein Verhalten feststellen, welches durchaus der von mir versuchten Ableitung entspricht. Auf Taf. XI der »Challenger-Aktinien« ist in Fig. 11 α das hintere Körperende der *Polypis striata* von außen abgebildet; es zeigen sich, von einem gemeinsamen Centrum, wahrscheinlich einem kleinen *Porus terminalis* ausgehend, sechs Furchen in zweistrahligter Anordnung; sie könnten sechs primären Septenpaaren einer typischen Hexaktinie ihre Entstehung verdanken. Die in Fig. 11 β gegebene Ansicht von innen bestätigt diese Vermuthung: es sind in der That sechs starke Septenpaare vorhanden, welche bis an den hinteren Körperpol heranreichen, und, was nun von besonderer Wichtigkeit an dieser Abbildung ist: die 12 übrigen Paare sind in vier Gruppen von je drei Paaren so zwischen die großen Septenpaare eingeschaltet, dass, nach den Symmetrieverhältnissen zu urtheilen, jede Gruppe in eines der vier an die Richtungsseptenpaare angrenzenden Zwischenfächer zu stehen kommt. Diese Anordnung aber lässt kaum eine andere Deutung als die von mir gegebene zu.

Um endlich die letzte Paraktinie, *Sicyonis crassa*, auf Hexaktinien zurückzuführen, muss man eine Ungleichmäßigkeit der Septenentwicklung annehmen, welche derjenigen, die zu den *Tealidae* führt, gerade entgegengesetzt ist. *Sicyonis crassa* besitzt nach den Untersuchungen R. HERTWIG's (14) 64 Septenpaare; 16 davon inseriren am Magen und sind unter sich von gleicher Größe, dazwischen stehen 16, welche schon an der Mundscheibe endigen, und schließlich ist in ganz regelmäßiger Weise noch ein dritter Cyklus von 32 Paaren vorhanden. Es ist ohne Weiteres einleuchtend, wie diese Anordnung einfach dadurch aus einer zwölfkammerigen Hexaktinie entstehen kann, dass die beiden transversalen Zwischenfächer den vier anderen stets um einen Cyklus in der Septenentwicklung vorauseilen. Und auch hier besteht noch eine Eigenthümlichkeit, welche auf die ursprüngliche Sechsstrahligkeit des Körpers hinweist, in Gestalt der von R. HERTWIG beschriebenen zehn Längsfurchen, welche jederseits zwischen den beiden Schlundrinnen am Schlundrohr herabziehen: eine Zahl, wie sie einer echten Hexaktinie mit zwei das Schlundrohr erreichenden Septencyklen zukommen würde¹.

¹ Wie aus der vorstehenden Ableitung der drei als Paraktinien bezeichneten Formen hervorgeht, halte ich diese Gruppe nicht für eine phylogenetisch einheitliche. Doch dürfte es, in Rücksicht auf die Systematik, zweckmäßig sein, den Tribus »Paractiniae« unter der von R. HERTWIG formulirten Definition vorläufig aufrecht zu erhalten.

Auf Grund der vorausgehenden Erörterungen glaube ich nun die verwandtschaftlichen Beziehungen, in denen die einzelnen Aktinien-
gruppen zu einander stehen, durch folgenden Stammbaum ausdrücken
zu können:



Nachdem es sich gezeigt hat, dass durch die räumlichen Beziehungen, in welchen bei gewissen Hexaktinien und bei Arachnactis die acht zuerst gebildeten Septen zu den übrigen stehen, ein stammesgeschichtlicher Vorgang zum Ausdruck gebracht wird, drängt sich die Frage auf, ob auch die Reihenfolge, in welcher bei diesen Formen die acht primären Septen selbst angelegt werden, eine phylogenetische Grundlage hat. Für die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Aktinien-
gruppen zu einander, wie auch für die Beurtheilung der von den Aktinien ableitbaren Hexakorallen und Antipatharien ist diese Frage ohne Bedeutung; sie wird dagegen von großer Wichtigkeit, wenn es sich darum handelt, das Verwandtschaftsverhältnis der Okto-
korallen zu den Aktinien aufzuklären.

Direkte Beobachtungen über die Reihenfolge, in welcher bei Aktinien und Hexakorallen die acht ersten Septen auftreten, sind von LACAZE-DUTHIERS (18) bei *Actinia mesembryanthemum*, *Sagartia bellis* und *Bunodes gemmacea*, von H. V. WILSON (24) bei *Manicina areolata* angestellt worden.

Während bei den drei Aktinien die Entstehungsfolge der Septen ganz übereinstimmend die im Schema (Taf. XXIII, Fig. III) in Zahlen ausgedrückte ist, fand WILSON bei der von ihm untersuchten Koralle, dass das LACAZE-DUTHIERS'sche Paar 2 erst an vierter Stelle, Paar 4 an zweiter Stelle gebildet wird; und auch bei einer von mir untersuchten, oben beschriebenen Hexaktinienlarve scheint dieser Entwicklungsmodus vorzuliegen. Bei dieser Verschiedenartigkeit der Entwicklung sticht

jedoch ein gemeinsames Moment um so auffallender hervor. Es ist dies der Umstand, dass bei allen untersuchten Hexaktinien und Korallen, welche ein Edwardsiastadium durchlaufen, als erstes Septenpaar stets dasjenige angelegt wird, welches (auf dem Edwardsiastadium) dem ventralen Richtungsseptenpaar angrenzt. Bei den Edwardsien selbst und eben so bei *Arachnactis* scheint dieses Septenpaar gleichfalls als das erste aufzutreten, wie dies aus der lange andauernden Prävalenz dieses Paares den drei übrigen gegenüber fast mit Sicherheit geschlossen werden darf. Da die in Rede stehenden Septen auch bei den Hexaktinienlarven des bilateralen Typus häufig durch besondere Mächtigkeit und hohe Entwicklung lange Zeit vor den übrigen ausgezeichnet sind, ohne dass diese bevorzugte Stellung durch das höhere Alter allein erklärt werden kann, wird der Gedanke an eine phylogenetische Reminiscenz sehr nahe gelegt, und man könnte vermuthen, dass, wie durch das Achtseptenstadium, so auch durch das Zweiseptenstadium eine stammesgeschichtliche Etappe bezeichnet wäre. Eine solche hypothetische Form mit nur zwei Septen aber könnte zugleich die Stammform für die Octokorallen repräsentiren. Es wäre möglich, dass diese Vermuthungen durch die Untersuchung der Ontogenie dieser Gruppe festere Gestalt gewinnen könnten. Wenn es sich herausstellen würde, dass auch bei den Octokorallen das erstgebildete Septenpaar die drei übrigen lange Zeit in auffallender Weise an Stärke und histiologischer Ausbildung übertrifft, so dürfte es gewiss als höchst wahrscheinlich angesehen werden, dass dieses Paar dem bei den Edwardsien an die ventralen Richtungssepten angrenzenden Paar homolog sei. Und damit würde sich zugleich feststellen lassen, ob und in wie weit die drei übrigen Septenpaare der Edwardsien und Octokorallen mit einander homologisirt werden können.

München, im Juli 1889.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1. A. AGASSIZ, On *Arachnactis brachiolata*, a Species of Floating Actinia found at Nahant. Bost. Journ. of Nat. Hist. Vol. VII. 1863. p. 525.
2. A. AGASSIZ, Sur le développement des tentacules des *Arachnactis* et des *Edwardsies*. Arch. de Zool. exp. et gén. Tom II. 1873. Notes et Revue p. XXXVIII.
3. A. ANDRES, Intorno all' *Edwardsia Claparedii*. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. II. 1880. p. 123.

4. A. ANDRES, *Le Attinie. Fauna und Flora des Golfes von Neapel.* Leipzig 1884.
5. BLOCHMANN und HILGER, *Über Gonactinia prolifera Sars, eine durch Quertheilung sich vermehrende Aktinie.* Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888. p. 385.
6. G. Y. and A. F. DIXON, *Notes on Bunodes thallia, Bunodes verrucosa and Tealia crassicornis.* Scientific Proceed. of the Royal Dublin Society. Vol. VI. Pt. VI. 1889. p. 340.
7. A. ERDMANN, *Über einige neue Zoanthen.* Inaug.-Diss. Jena 1885.
8. FORBES and GOODSIR, *On some remarkable marine invertebrata new to the British seas.* Trans. roy. soc. Edinb. XX. part. 2. p. 307.
9. P. H. GOSSE, *Actinologia Britannica.* London 1860.
10. A. C. HADDON, *Note on the arrangement of the mesenteries in the parasitic larva of Halcampa chrysanthellum (Peach).* Scient. Proceed. roy. Dublin Soc. Vol. V. Pt. VI. 1887. p. 473.
11. J. HAIME, *Mémoire sur le Cérianthe (Cerianthus membranaceus).* Ann. d. Sc. nat. IV. Série. Zoologie. Tom I. 1854. p. 344.
12. A. VON HEIDER, *Cerianthus membranaceus Haime. Ein Beitrag zur Anatomie der Aktinien.* Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. LXXIX. 1879. p. 204.
13. O. und R. HERTWIG, *Die Aktinien.* Jena 1879.
14. R. HERTWIG, *Die Aktinien der Challenger-Expedition.* Jena 1882.
15. H. HOLLARD, *Monographie anatomique du genre Actinia de Linné.* Ann. de Sc. Nat. Zoologie. III. Série. Tom XV. p. 257.
16. G. v. KOCH, *Notizen über Korallen.* Morph. Jahrbuch. Bd. VI. 1880. p. 359.
17. A. KOWALEVSKY, *Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten. Nachrichten der k. Gesellsch. d. Freunde d. Naturerkenntnis, d. Anthropologie u. Ethnographie.* Moskau 1873. (Russisch.)
18. H. DE LACAZE-DUTHIERS, *Développement des Coralliaires. I. Actiniaires sans Polypier.* Arch. de Zool. exp. et gén. Tom I. 1872. p. 289.
19. H. DE LACAZE-DUTHIERS, *Étude d'une Actinie prise comme type.* Revue Scientifique de la France et de l'Étranger. 3. série. 28. Avril 1883. No. 47. p. 543.
20. PLAYFAIR McMURRICH, *On the Occurrence of an Edwardsia Stage in the Free-Swimming Embryos of a Hexactinian.* JOHNS HOPKINS University Circulars. Vol. VIII. No. 70. p. 34.
21. M. SARS, *Fauna littoralis Norvegiae.* 1846. IV. *Über Arachnactis albida, einen schwimmenden Polypen.* p. 28.
22. SCHNEIDER und RÖTTEKEN, *Über den Bau der Aktinien und Korallen.* 1871. (Nur separat erschienen.)
23. C. VOGT, *Des genres Arachnactis et Cerianthus.* Archives de Biologie. Tom VIII. 1888. p. 1.
24. H. V. WILSON, *On the development of Manicina areolata.* Journal of Morphology. Vol. II. No. 2. Nov. 1888. Boston.
25. STRETHILL WRIGHT, *Observations on British Protozoa and Zoophytes.* Ann. and Mag. of Nat. Hist. Ser. III. Vol. VIII.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI.

Fig. 1. Arachnactislarve bei auffallendem Licht vom oralen Pol aus gesehen. ZEISS a, Oc. 2.

Fig. 2. Querschnitt durch eine kugelige Arachnactislarve unterhalb des Schlundrohres. ZEISS E, Oc. 2.

Fig. 3. Arachnactislarve in der dorsalen Mittellinie aufgeschnitten, ausgebreitet und von innen gezeichnet. Vergr. 4.

Fig. 4. Die in Fig. 1 abgebildete Larve vom aboralen Pol bei durchfallendem Licht.

Fig. 5. Ältere Arachnactislarve, sehr stark kontrahirt. *a*, vom oralen Pol, *b*, bei seitlicher Ansicht, *c*, von der Ventralseite. Die Randtentakel sind bis auf die vier jüngsten abgerissen. Vergr. 3.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Arachnactislarve vom Stadium der Fig. 1 und 4, in der Höhe des Schlundrohres. LEITZ III, Oc. 4.

Fig. 7. Querschnitt durch eine kugelige Arachnactislarve in der Region des freien Schlundrohrandes. ZEISS C, Oc. 2.

Fig. 8. Querschnitt durch eine nicht bestimmte Hexaktinienlarve (wahrscheinlich Bunodes) in der Höhe des Schlundrohres. Die Zahlen an den Septen bezeichnen die Entstehungsfolge derselben nach den Angaben von LACAZE-DUTHIERS. ZEISS C, Oc. 2.

Tafel XXII.

Die arabischen Ziffern an den Septen bezeichnen die beobachtete oder muthmaßliche Entstehungsfolge derselben, die römischen Ziffern den Cyklus, zu welchem das Septum gehört.

Fig. 9—12 beziehen sich auf nicht bestimmte Hexaktinienlarven (Tealia?), die sich nach dem »zweistrahligem Typus« entwickeln.

Fig. 9 *a*, *b*. Zwei Querschnitte (ZEISS B, Oc. 2) durch die jüngste Larve, welche in

Fig. 10 bei seitlicher Ansicht und durchfallendem Licht gezeichnet ist. ZEISS a, Oc. 2.

Fig. 11. Querschnitt durch die älteste Larve in der Nähe der Fußscheibe. LEITZ III, Oc. 4.

Fig. 12. Querschnitt durch eine Larve, deren Entwicklungszustand zwischen dem Stadium der Fig. 9 und dem der Fig. 11 die Mitte hält, ganz nahe an der Fußscheibe. ZEISS C, Oc. 2.

Fig. 13—15 beziehen sich auf Larven von *Cereactis aurantiaca*.

Fig. 13. Eine der ältesten beobachteten Larven, sehr stark kontrahirt, vom oralen Pol gesehen. Vergr. 40.

Fig. 14 *a* und *b*. Zwei Querschnitte durch eine noch kugelige *Cereactis*larve mit acht Septen. LEITZ III, Oc. 4.

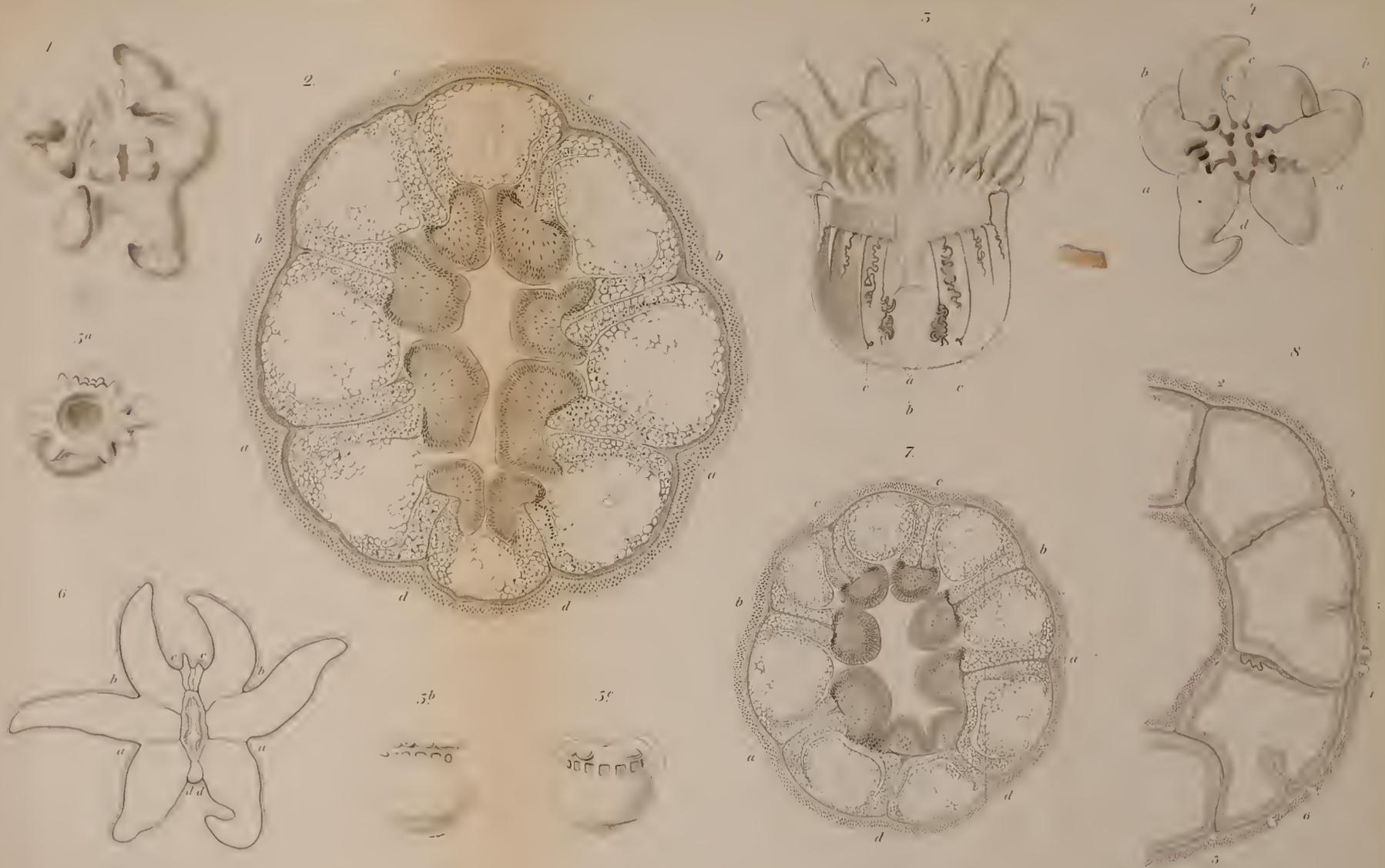
502 Theodor Boveri, Über Entwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien.

Fig. 15. Querschnitt durch eine der ältesten Larven mit den Anlagen des fünften und sechsten Septenpaares. LEITZ III, Oc. 4.

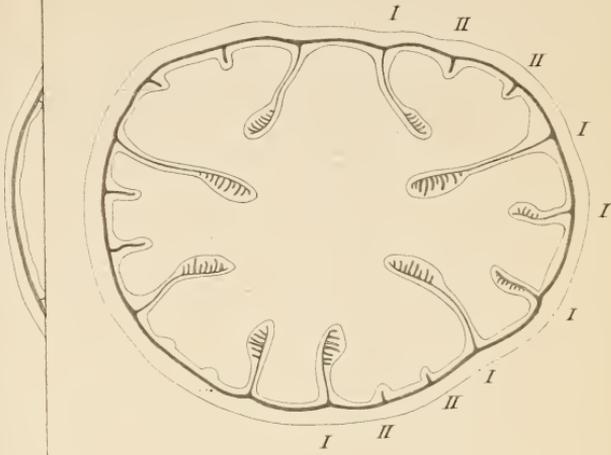
Fig. 16. Edwardsialarve bei durchfallendem Licht vom oralen Pol gesehen. LEITZ III, Oc. 4.

Tafel XXIII.

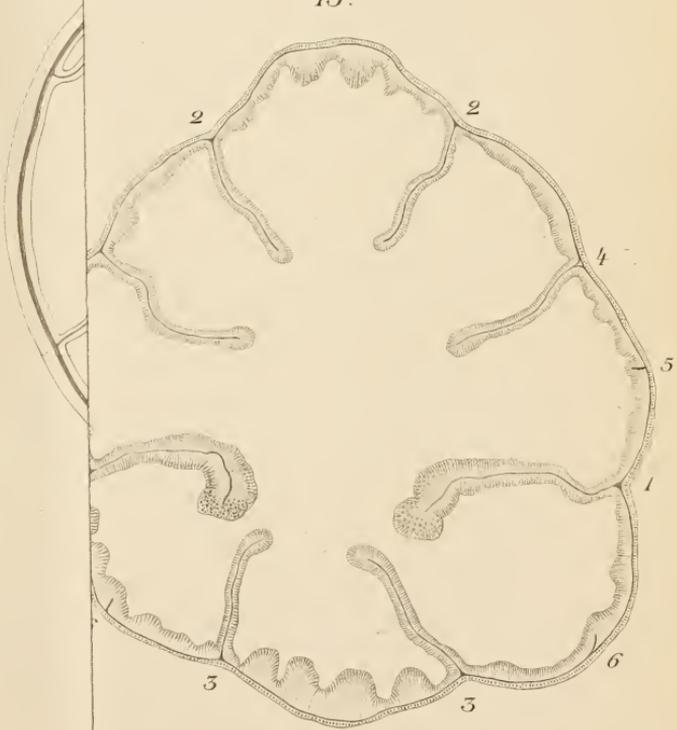
Schematische Querschnitte verschiedener Aktinientypen, um die Ableitung derselben von den Edwardsien zu illustriren. In allen Figuren sind mit schwarzer Farbe die acht Edwardsiassepten gezeichnet, mit rother diejenigen, welche jene zu der spezifischen Anordnung des betreffenden Typus ergänzen. Nur in dem Zoanthusschema (Fig. VI) sind, um nicht nur die Edwardsien als Urform, sondern auch die Hexaktinien (Fig. III) als direkte Vorfahren zu kennzeichnen, drei Farben zur Verwendung gelangt.



12.



15.



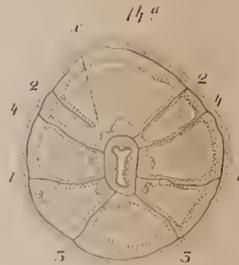
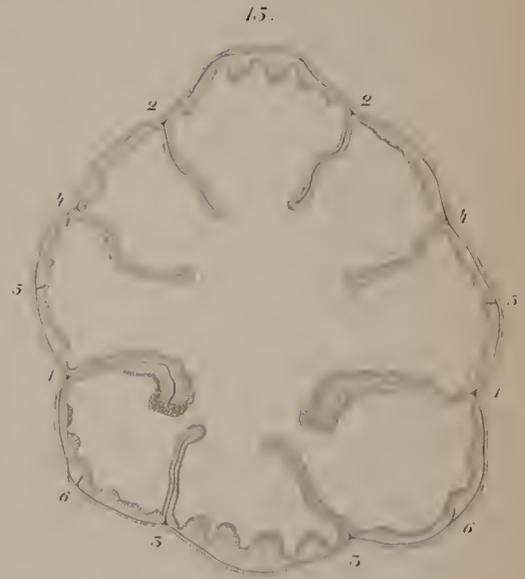
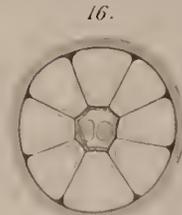
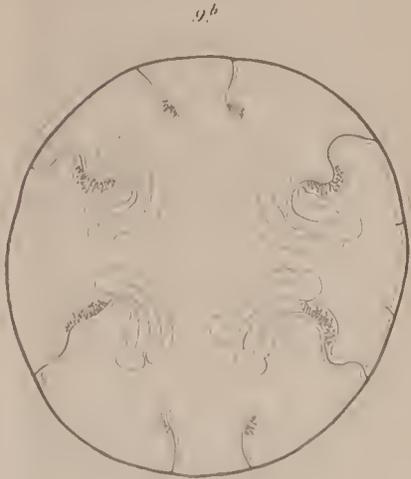
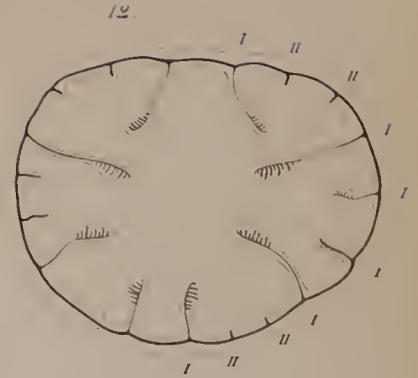
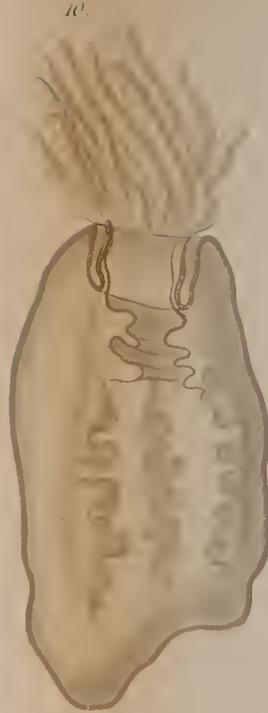
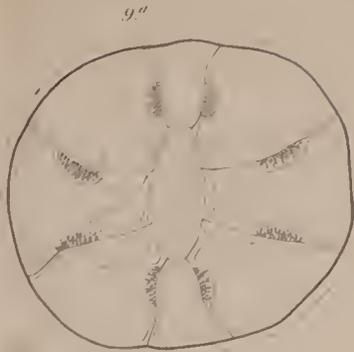


Fig. I Edwardsiae.

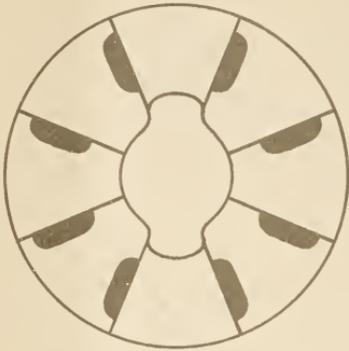


Fig. II Cerianthaeae.

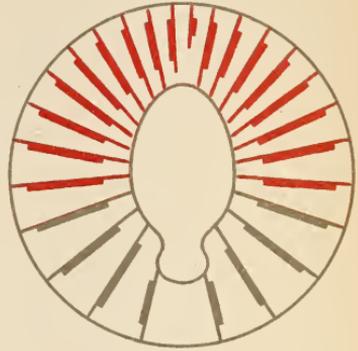


Fig. III Hexactiniae.



Fig. IV Monaulcae.

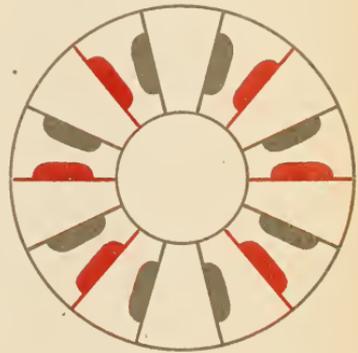
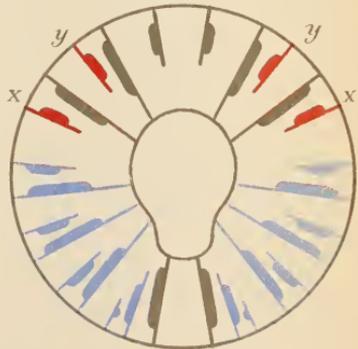


Fig. V Gonactinia.



Fig. VI Zoantheae.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1889-1890

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Boveri Theodor

Artikel/Article: [Über Entwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien. 461-502](#)