

Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen.

Von

A. Goette

(Straßburg).

Mit Tafel XVI—XIX und 25 Figuren im Text.

Als ich zum ersten Mal die Entwicklung der Scyphomedusen untersuchte, stützte ich meine Vergleiche dieser Thiere mit den Scyphopolypen wesentlich auf die Mittheilungen KOWALEWSKY's über *Cereanthus* (23); in der zweiten Abhandlung über denselben Gegenstand erklärte ich zum Schluss, die seither erschienenen Beobachtungen H. WILSON's über die Entwicklung einer Koralle (57) im Sinne jener früheren Vergleiche noch nicht verwerthen zu können und dazu weitere Beobachtungen anstellen zu müssen (24). Meine damaligen Bemühungen, solche entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Aktinien anzustellen, hatten keinen rechten Erfolg, da ich nur vorgeschrittene Larven von *Cereactis aurantiaca*, *Heliactis bellis* und einer unbekanntem Art von Corfu erhielt. Nachdem später mehrere einschlägige Arbeiten von anderer Seite erschienen waren, erhielt ich von Helgoland und Neapel passenderes Material, was mich trotz seiner Unvollständigkeit veranlasste, die Untersuchung aufzunehmen, in der Hoffnung, dass glücklichere Nachuntersucher bald die mancherlei Lücken ausfüllen würden.

I. Die Entwicklung der Cereanthiden.

Es ist bisher selten geglückt, die Brut der Cereanthiden direkt von den geschlechtsreifen Thieren zu erzielen: nur HAIME, KOWALEWSKY und JOURDAN (28, 34, 40) vermochten die Entwicklung von *Cereanthus membranaceus* auf diesem Wege zu verfolgen. Die tentakeltragenden Larven wurden nur pelagisch gefischt und seit SARS unter dem Namen *Arachnactis* beschrieben. Ihre Zugehörigkeit zur

Gattung *Cereanthus* scheint mir sichergestellt, theils durch den unmittelbaren Anschluss der jüngsten Exemplare an die gezüchteten *Cereanthus*larven und anderentheils durch das nur dieser Gattung eigenthümliche Merkmal des vollkommen einseitigen Zuwachses der Septen an einem Ende der Richtungsebene¹. Ob aber alle bisher beschriebenen echten *Arachnactis* zu einer *Cereanthus*art gehören, konnte noch nicht entschieden werden; denn die Unterschiede, die sich in den verschiedenen Beobachtungen herausstellten, betrafen entweder nicht dieselben Altersstufen, wie z. B. das Fehlen oder die Anwesenheit der Septalmuskeln, oder konnten, wie das frühere oder spätere Erscheinen des unpaaren Tentakels an einem Ende der Richtungsebene, als untergeordnete Ausnahmen gelten, so dass aus solchen Erscheinungen auf spezifische Verschiedenheiten nicht geschlossen werden konnte. Zufällig fanden sich nun unter den *Cereanthus*larven, die ich der Biologischen Anstalt in Helgoland verdanke, zwei deutlich getrennte Arten, deren Unterschiede sich sowohl auf mehrere Merkmale, darunter auch den ganzen Habitus erstreckten, als auch auf gleichen Altersstufen zeigten, so dass ihre Zugehörigkeit zu einer Art ausgeschlossen erscheint, obwohl in der Helgoländer Fauna bisher nur *Cereanthus Lloydii* Gosse verzeichnet ist (59). Da eine von den beiden Arten nur durch zwei beinahe gleich alte Exemplare vertreten war, werde ich sie erst am Schlusse dieses Abschnitts beschreiben, in der folgenden Untersuchung mich aber wesentlich an die zahlreich vertretene Art halten. So weit es nöthig ist, soll die letztere als *Cereanthus a*, die andere als *Cereanthus b* bezeichnet werden.

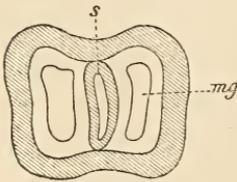
1. Die Entwicklung des Eies bis zur sechszähligen Larve.

Die ersten Entwicklungsstufen von *Cereanthus membranaceus* sind nur von KOWALEWSKY (40) so vollständig verfolgt worden, dass

¹ Die angeblichen *Arachnactis*-Larven BOVERI's (6, Fig. 2, 7) können schon deshalb, weil sie vollständig dem *Edwardsia*-Typus entsprechen, nicht zu den *Cereanthiden* gehören, wie schon E. VAN BENEDEN zeigte (4). Aber auch die von BUSCH pelagisch gefischten und »*Dianthea nobilis*« genannten Larven kann ich als unzweifelhafte *Cereanthus*larven nicht anerkennen. V. BENEDEN glaubt freilich, die einer solchen Deutung widersprechende Stellung des sechsten Tentakels durch ein Versehen des Beobachters erklären zu dürfen (4, p. 127); unerklärt bliebe aber dann noch immer die Lage der Mundtentakel an der Innenseite von zwei diagonal entgegengesetzten Außententakeln, die gelegentliche feste Anheftung des außerordentlich dünnen und langen Körpers mit dem aboralen Pol und manches Andere.

sie für eine vergleichende Betrachtung alle nöthigen Anhaltspunkte bieten. Ich gebe daher seine Beobachtungen hier auszugsweise wieder.

Aus dem Ei unseres Polypen entwickelt sich eine Cöloblastula und daraus durch Einstülpung eine Cölogastrula. Im Grunde der letzteren lösen sich einige der abgeplatteten Entodermzellen aus dem epithelialen Verbande und verwandeln sich in »Fettkugeln«, die den Urdarm mehr oder weniger ausfüllen. Darauf stülpt sich der Prostomarand in das Innere der etwas verlängerten Wimperlarve ein und bildet auf diese Weise den ektodermalen Schlund. Er hängt aber nicht mit einem allseitigen Überzug des Entoderms frei in die Mitte des Urdarms hinein, sondern veranlasst vielmehr von vorn herein eine Zweitheilung desselben. In Folge seiner taschenförmigen Abplattung liegt er an zwei einander gegenüberliegenden Seiten, also an den Enden einer Kreuzachse dem äußeren Ektoderm an, steht aber in der anderen Kreuzachse von ihm weit ab; in der ersten Richtung oder der späteren »Richtungsebene« bildet er daher eine



Textfig. 1.

Cereanthuslarve, Querdurchschnitt nach KOWALEWSKY.
s, Schlund; mg, primäre Magentasche.

Scheidewand zwischen zwei seitlich davon liegenden Räumen, in denen während seiner Einsenkung je ein Blindsack des Urdarms zurückbleibt (Textfig. 1). Jede dieser »Magentaschen« legt sich mit ihrer Innenwand dem Schlund, mit ihrer Außenwand dem äußeren Ektoderm an; die Einstülpungsöffnung des Schlundes wird zum Munde, das stets offene Prostoma im Grunde des Schlundes zur »Schlundpforte«, an deren Rande das Schlundektoderm

sich in die entodermale Innenwand der Magentaschen umschlägt (vgl. Textfig. 3).

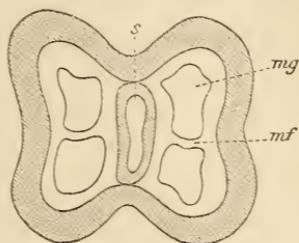
Die strahlige Gliederung des Cereanthus beginnt also, wie ich dies schon früher hervorgehoben habe (23), mit zwei einander entgegengesetzten Magentaschen, die im Umfange des Schlundes nicht zusammenstoßen und folglich auch keine Septen bilden; die Stelle solcher trennenden Zwischenwände vertritt vielmehr der Schlund selbst. Nach einiger Zeit wird jede der beiden Magentaschen rechtwinklig zur Richtungsebene durch ein zwischen der Körperwand und dem Schlunde sich ausspannendes entodermales Septum halbirt (Textfig. 2)¹. Über die Entstehung dieser Septen erfahren wir nichts;

¹ KOWALEWSKY hat nur diesen Zustand mit vier Magentaschen abgebildet, und bemerkt dazu, dass, um sich den früheren Zustand vorzustellen, die beiden Halbierungssepten hinweggedacht werden müssten. Ich erwähne dies, weil keine

wahrscheinlich wachsen sie als freie Falten des parietalen Entoderms zum Schlund hinüber. Ihr unterer freier Rand setzt sich unterhalb der Schlundpforte in eine dicke, in den Darmraum weit vorspringende Falte fort (Magenfalte). In der Nähe des Schlundes entwickelt sich aus dieser Falte ein Filament, das offenbar schon von einer Fortsetzung des Schlundektoderms überzogen ist, da dies an wenig älteren Larven zweifellos der Fall ist (s. u.). Über den vier Magentaschen sind die noch kurzen Anlagen der vier ersten Tentakel hervorgewachsen, und die beiden Seitenränder des Mundes, der gleich dem Schlunde in der Richtungsebene gestreckt ist, erheben sich lippenförmig, woran außer dem Ektoderm auch die darunterliegenden Magentaschen Theil nehmen.

Weitere Stadien hat KOWALEWSKY allerdings gesehen, aber nicht näher untersucht, so dass ihm die Art der späteren Taschenbildung unbekannt blieb. Äußerlich bemerkte er eine Vermehrung der Tentakel, namentlich ein paar Mundtentakel. Ferner giebt er an, schon in den 4zähligen Larven, sowohl in der Körperwand zwischen Ektoderm und Entoderm, wie in den Magenfalten Längsmuskeln angetroffen zu haben, dort in einfacher, hier in doppelter Lage.

An die Beobachtungen von KOWALEWSKY schließen sich diejenigen von VOGT, BOVERI, E. VAN BENEDEN, H. WILSON, McMURRICH, FAUROT (4, 6, 20, 4S, 55, 57) u. A. an, die an pelagisch gefischten Larven angestellt wurden und hauptsächlich die weitere Septenbildung betrafen. Die erste Entstehung der 5. und 6. Magentasche hat nur VAN BENEDEN gesehen; an meinen jüngsten Larven, die jene Taschen bereits besaßen, konnte ich trotzdem VAN BENEDEN's genaue Angaben bestätigen, da das Wachstum dieser Taschen noch nicht abgeschlossen war und daher die dem Munde näher liegenden Querschnitte die früheren Zustände wiedergeben (Fig. 1). Von der Theilung der 5. Tasche an bis zum Stadium der 12strahligen Larve verfolgte ich die Entwicklung an dem eigenen Material. Der Beschreibung muss ich aber einige Worte über die Orientirung unserer



Textfig. 2.

Cereanthuslarve. Querschnitt nach KOWALEWSKY. s, Schlund; mf, Septum; mg, Magentasche.

seiner Figuren den zweizähligen Zustand erkennen lässt, der russische Text aber nur selten gelesen werden dürfte.

Larven und die damit zusammenhängende Terminologie vorausschicken.

Bekanntlich lässt sich bei den meisten Scyphopolyphen eine Richtungsebene unterscheiden, die man nach der Anordnung der einseitigen septalen Muskelfahnen oder -polster bestimmt. Bei den Alcyonarien schneidet die Richtungsebene zwei diametral entgegengesetzte Magentaschen (Richtungstaschen) so, dass die Muskelpolster beider Körperhälften nach einer und derselben Seite gewendet sind. Die Richtungstasche, der die Muskelpolster zugekehrt sind, nannte KÖLLIKER die ventrale, die andere die dorsale (37, p. 301, 418, 419); an die ventrale Tasche grenzt die Flimmerrinne des komprimierten Schlundes. Da nun die Edwardsien und viele eben so gegliederte Aktinien- und Korallenlarven gleichfalls acht Septen besitzen, deren Muskelpolster in der Mehrzahl einer Richtungstasche zugewendet sind, so wurde dieses Merkmal in demselben Sinne zur Orientirung benutzt wie bei den Alcyonarien. Bei *Cereanthus* schienen jedoch septale Längsmuskel ganz zu fehlen; daher hielten die Brüder HERTWIG die Schlundrinne dieser Aktinie für das Merkmal einer ventralen Seite wie bei den Alcyonarien (32), wogegen HAACKE (25) in dem größten Septenpaar von *Cereanthus*, das unter der Schlundrinne liegt, die dorsalen Richtungssepten der Alcyonarien zu erkennen glaubte, so dass die Schlundrinne von *Cereanthus* umgekehrt die dorsale Seite bezeichnete. Endlich hat CARLGRÉN (12) neuerdings gefunden, dass *Cereanthus*, wengleich schwache, doch nachweisbare septale Längsmuskeln besitze, die sämtlich von der Schlundrinne abgekehrt seien; nach diesem sonst allgemein benutzten Merkmal würde also die Schlundrinne dieses Thieres in der That so wie es HAACKE vorschlug, an der Dorsalseite liegen.

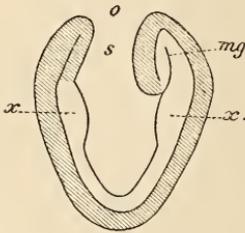
Angesichts dieser verschiedenen Vergleiche muss vor Allem festgestellt werden, dass die Namen »dorsal« und »ventral« nicht physiologisch begründet sind, sondern willkürlich zur Bezeichnung bestimmter Körperseiten der Alcyonarien gewählt wurden. Die Übertragung dieser Namen auf andere Polypen geschah aber, wie man sieht, in der Voraussetzung, dass die gleichbezeichneten Körpertheile auch wirklich homologe sind. Dies ist für die Alcyonarien einerseits und die Hexaktinien (mit Einschluss der Edwardsien) und die Steinkorallen andererseits freilich nicht strikt bewiesen, aber, wie noch besonders erörtert werden soll, doch sehr wahrscheinlich. Die übliche Terminologie wäre also in diesen Gruppen beizubehalten. Dagegen wird sich durch die folgenden Untersuchungen herausstellen, dass der

Gegensatz der beiden Körperseiten, die man die dorsale und die ventrale nennt, bei den eben genannten Polypen und bei den Cereanthiden sich ganz selbständig und verschieden entwickelt hat, so dass eine bezügliche Homologie in beiden Abtheilungen gar nicht besteht. Es kann daher darüber, welche Seite von Cereanthus ventral und welche dorsal genannt werden soll, durch Vergleiche gar nicht entschieden werden, wie denn die verschiedenen Merkmale zu entgegengesetzten Schlüssen geführt haben (s. o.).

Ich habe mir daher die Frage vorgelegt, ob nicht vielleicht eine Rücken- und Bauchseite sich naturgemäß, d. h. physiologisch, bestimmen ließen, indem sich etwa herausstellte, dass die liegenden und kriechenden Formen stets dieselbe Körperseite dem Boden zukehrten. Denn dadurch wäre doch die Willkür und Unsicherheit der fraglichen Terminologie bei diesen Formen und ihren näheren Verwandten beseitigt. Zur Entscheidung habe ich von allen kriechenden oder liegenden Aktinien nur Cereanthus membranaceus benutzen können. v. HEIDER giebt an, dass dieser Polyp in schräger Lage im Boden stecke (31); ich selbst habe ihn häufig ganz flach bogenförmig, also eigentlich liegend eingegraben gesehen. Ich ließ nun in der Zoologischen Station in Rovigno zweimal an je sechs Cereanthus, nachdem sie acht Tage ungestört gelegen hatten, also sich vermuthlich in einer normalen Lage befanden, die nach oben gekehrte Seite durch einen Einschnitt am Tentakelkranz kennzeichnen; dasselbe wiederholte ich selbst an drei Stücken in meinen Aquarien. Die darauf folgende Untersuchung dieser 15 Cereanthus hatte folgendes Ergebnis: bei neun von ihnen lag die Schlundrinne unmittelbar unter dem Einschnitt oder dicht daneben, also an der Oberseite, bei dreien lag sie seitlich und bei den drei letzten Exemplaren an der Unterseite. Ich glaube daraus folgern zu dürfen, dass die Schlundrinne in der Regel die wirkliche, d. h. die physiologische Rücken- und Bauchseite des Thieres bezeichnet, was mit der Bestimmung CARLGREN'S übereinstimmt. Ich werde daher die entsprechende Orientirung bei den Cereanthiden anwenden; aus der Bestimmung einer physiologischen Rücken- und Bauchseite ergibt sich die Berechtigung, von rechts und links zu reden.

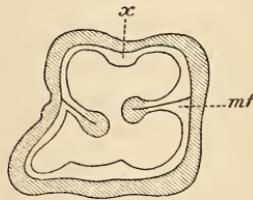
Ich nehme jetzt die Entwicklungsgeschichte von Cereanthus an dem Punkte wieder auf, wo die beschriebenen 4zähligen Larven im Begriff sind, die 5. und 6. Magentasche zu entwickeln. Sie entstehen an den beiden Schmalseiten des Schlundes, zwischen ihm und dem Außenektoderm, also in der Richtungsebene; sie ver-

dienen daher den Namen der Richtungstaschen, ohne jedoch, wie sich zeigen wird, den Richtungstaschen der Alcyonarien, Hexaktinien und Steinkorallen homolog zu sein. Sie erscheinen aber nicht gleichzeitig, sondern nach einander, zuerst die ventrale (5.), etwas später die dorsale (6.); ihre Entwicklung ist jedoch eine durchaus gleiche. Dort wo an den Schmalseiten des Schlundes das Ektoderm der Schlundpforte in das Entoderm übergeht, zeigt sich zuerst eine plattenförmige Verdickung des letzteren, die gerade abwärts zieht und gewissermaßen die Wurzel der neuen Tasche darstellt (Textfig. 3, 4 x). Aus ihrem oberen Ende, an der angegebenen Grenze, wächst ein



Textfig. 3.

Cereanthuslarve in der Richtungsebene nach VAN BENEDEN. *o*, Mund; *s*, Schlund; *mg*, Magentasche (ventral); *x*, Entodermplatte.



Textfig. 4.

Cereanthuslarve, Querschnitt nach VAN BENEDEN. *mf*, Magenfalte; *x*, Entodermplatte.

solider Fortsatz zwischen Schlund- und Außenektoderm in die Höhe, so dass er ihre Verbindung vollständig löst und gleichzeitig an die rechte und linke Magentasche anstößt. In dem Maße als der Fortsatz vorrückt, wird er von unten auf hohl und verwandelt sich so

in eine Anfangs noch enge, allmählich aber sich erweiternde und bis zum Munde reichende Magentasche (Fig. 2—4). Durch ihre Anlagerung an die beiden seitlichen Magentaschen entstehen zwischen den drei Hohlräumen zwei neue entodermale Septen, die von der Schlundpforte abwärts sich in zwei niedrige Leisten längs der Ränder der beschriebenen Entodermplatte fortsetzen (Fig. 5). Aus diesen Leisten entwickeln sich später die entodermalen Magenfaltten.

An der dorsalen Richtungstasche wächst die ganze Schmalseite des Schlundektoderms, woraus die Schlundrinne hervorgeht, bis unter die Schlundpforte hinab (Fig. 8, 13). Dies geschieht an der ventralen Richtungstasche nicht oder in einem viel geringeren Grade; dafür fängt sie sehr bald nach ihrer Entstehung, noch bevor die dorsale Tasche vollendet ist, sich zu theilen an. Nach VAN BENEDEN erscheint das Septum, das diese Theilung in der Richtungsebene ausführt, an der Decke der Richtungstasche und wächst von dort abwärts. An den jüngsten meiner Larven reicht es noch nicht bis zur Schlundpforte und hört am Schlunde früher auf als an der Außenwand, so dass es noch innerhalb der ursprünglichen Tasche in eine

wandständige freie Falte ausläuft (Fig. 4). Ehe ich aber die weitere Entwicklung dieses neuen Septums und der sich daran schließenden Neubildungen verfolge, soll hier der übrige Bau derselben Larven beschrieben werden.

Sie haben durchweg eine eiförmige bis kugelige Gestalt und tragen über den vier ersten, seitlichen Magentaschen je einen kurzen Tentakel; die wulstigen Lippen des in der Richtungsebene gestreckten Mundes ragen über das Peristom hervor (Fig. 6). Die Körperwand ist im Allgemeinen bis zur Durchsichtigkeit verdünnt, ihr Ektoderm aus kubischen Zellen¹, das Entoderm aus breiten Plattenzellen zusammengesetzt. Nur am aboralen Pol (Afterpol), an den Lippen und den Tentakeln ist das Außenektoderm, unter Verlängerung seiner Zellen zu langen Cylindern, verdickt; in den späteren Stadien ließ sich feststellen, dass dort, wo ein Tentakel entstehen soll, die Ektodermverdickung seiner Erhebung vorausgeht. Am Afterpol bildet die Verdickung eine kreisrunde Platte mit allmählichem Übergang in das dünnere Körperektoderm (Fig. 6); diese Platte enthält außer zahlreichen Nesselkapseln große annähernd kugelförmige Zellen mit netzförmigem Protoplasma (Drüsenzellen?), die ich sonst nirgends antraf. An der Basis des Ektoderms entwickeln sich Längsmuskeln, die aber an der Leibeswand außerordentlich spärlich, viel dichter an den Tentakeln vorkommen. In den Septen der Larven *a* habe ich eben so wie VAN BENEDEN bei seinen Larven die Muskeln vermisst, obgleich KOWALEWSKY solche schon an den viel jüngeren Larven von *Cereanthus membranaceus* gesehen hat. Dies halte ich für ein sicheres Zeichen, dass meine Larven einer anderen Art angehören.

Das verdickte Ektoderm der Lippen setzt sich unverändert in den Schlund fort. Dieser ist in der Mitte etwas weiter als an den Schmalseiten, wo er beiderseits in gleicher Weise rinnenförmig verengt ist (Fig. 1—3); an der Schlundpforte schlägt sich sein Seitenrand jederseits in Gestalt eines dreieckigen Lappens nach außen um, der mit dem unteren Rand des seitlichen Septums zusammenhängt, so dass die Spitze des Dreiecks in die das Septum fortsetzende Magenfalte ausläuft (Fig. 3, 4). Auf der Oberseite ist der dreieckige Ektodermappen von einer Fortsetzung des septalen Entoderms überzogen, so dass man die ganze Bildung als zwei Flügel des Septen-

¹ Die Wimpern dieser Zellen konnte ich am konservierten Material nur spurenweise erkennen.

randes betrachten kann (Fig. 11). Wo sie an der Magenfalte aufhören, setzt sich ihr Ektoderm in Gestalt eines wulstigen Saumes an der Magenfalte fort (Fig. 4, 5); längs dieses Randwulstes oder des Filaments ist auch das Entoderm der Magenfalte verdickt, an ihrer Basis und in den eigentlichen Septen jedoch so dünn, dass es an Durchschnitten nicht leicht ist ihre beiden Blätter aus einander zu halten und eine Stützlamelle zu unterscheiden. Von der Fläche gesehen zeigt das septale Entoderm ziemlich langgestreckte und schräg gerichtete Zellen.

Das mit dem seitlichen Septum bogenförmig hinabziehende Filament bildet erst in der Nähe der Außenwand jene bekannten Windungen, die im zusammengezogenen Zustande immer wieder den Vergleich mit einem, an einem Mesenterium befestigten Darm hervorrufen (Fig. 6). Da nach KOWALEWSKY die jüngsten Filamentauswüchse unter dem Rande der Schlundpforte sitzen, so muss das Schlundepithel seinen weiten Umschlag in verhältnismäßig kurzer Zeit ausgeführt, sich also sehr schnell ausgebreitet haben.

Nachdem AGASSIZ für seine *Arachnactis*-Larven angegeben hatte, dass ihr Darmraum mit großen polygonalen »Dotterzellen« angefüllt gewesen sei (1), hat nur noch KOWALEWSKY Ähnliches gesehen, während VOGT, BOVERI und VAN BENEDEN ausdrücklich das Fehlen eines solchen Darminhalts hervorheben. Ich habe jene Masse bei meinen Helgoländer Larven nicht nur durchweg wiedergefunden, sondern kann auch KOWALEWSKY's Beobachtung über ihren Ursprung bestätigen, da ich denselben noch in meinen jüngsten Larven verfolgen konnte. Im Grunde des Urdarmes wird ein Theil der entodermalen Pflasterzellen vacuolisirt, dabei schwellen sie an und springen weit in die Darmhöhle vor, während ihre Kerne an die Wand gedrängt und platt werden (Fig. 6). Zuletzt lösen sich diese metamorphosirten Zellen aus ihrem Verbande und treten frei in die Darmhöhle ein, wo sie sich zu einem großen Klumpen zusammenballen (Fig. 5, 6); zuweilen erstrecken sich Fortsätze dieses Klumpens in die Magentaschen und den Schlund. In den 12strahligen Larven sah ich diese Zellen bereits in Rückbildung begriffen; es kann daher nicht zweifelhaft sein, dass sie dem Nahrungsdotter anderer Aktinien- und der Korallenlarven homolog sind, wenngleich ihre Bildung etwas anders verläuft. In der Regel entsteht dort der Nahrungsdotter in der Weise, dass an dem indifferenten massigen Entoderm einer *Sterrogastrula* sich eine peripherische Epithelschicht, das bleibende Entoderm, von der centralen Masse absondert, die allmählich ihren

zelligen Charakter verliert und als eine Detritusmasse den zelligen Darmsack ausfüllt (s. u.); bei *Cereanthus* lösen sich dagegen einige Zellen von dem fertigen epithelialen Darmsack ab, und zwar nicht nur in der Coelogastrula (KOWALEWSKY), sondern, wie ich finde, auch später, um den Nahrungsdotter herzustellen.

Ich erinnere mich nicht, die von mir zuerst ausgesprochene Ansicht, dass jede Art von Nahrungsdotter auf ein abgelöstes Stück Entoderm zurückzuführen sei (21 u. 22I), besser illustriert gefunden zu haben als bei *Cereanthus*.

2. Die weitere Entwicklung der sechszähligen Larven.

Diese Entwicklung betrifft namentlich die fortgesetzte Vermehrung der Septen und Taschen und andererseits der Tentakel. Da die neuen Taschen immer ventral in der Richtungsebene oder neben ihr entstehen¹, drängen sie die vorher entstandenen rechts und links zur Seite; dabei wird auch das Stück des Schlundes, an das sie anstoßen, seitlich umgelegt, während er ventral so viel Zuwachs erhält, als die Breite der neuen Taschen beträgt (Fig. 12—16). Dasselbe geschieht natürlich auch am anstoßenden Ektoderm und weiter unten an der ganzen Körperwand. Auf diese Weise bleibt der Zuwachs an neuen Taschen und Septen auf die Ventralseite beschränkt. Das Wachstum überhaupt erstreckt sich aber natürlich auf die ganze Larve und ist, abgesehen von seiner Unregelmäßigkeit, ein recht ansehnliches. Sie streckt sich dabei und wird walzenförmig.

Sowohl BOVERI wie VAN BENEDEN sprechen von einer paarweisen Entstehung der neuen Septen in der jeweiligen unpaaren ventralen Magentasche. Dies trifft aber nach meinen Erfahrungen an zwei verschiedenen *Cereanthus*-Arten nicht zu und geht auch aus keiner der bisher publicirten Abbildungen hervor; richtig ist nur, dass die

¹ Diese bereits so vielfach bestätigte Thatsache wurde neuerdings von VANHÖFFEN (54) für irrig erklärt, indem er aus der Länge der Septen einer bereits 19zähligen *Arachnactis* die zeitliche Reihenfolge der ersteren so konstruirte, dass, wenn man von der dorsalen Seite zu zählen anfängt, nach einander erschienen die Septenpaare: 4, 6, 5, 3, 2, 1, 7, 8 etc. Die »einfache Lösung« des Widerspruchs zwischen diesen Angaben und den Beobachtungen von VOGT, BOVERI, VAN BENEDEN u. A. findet VANHÖFFEN darin, dass diese Forscher fortgesetzt vorn und hinten mit einander verwechselt hätten. — Wenn es überhaupt nöthig ist, wird die folgende Darstellung der wirklichen Entwicklungsgeschichte von *Cereanthus* beweisen, dass VANHÖFFEN mit seiner so zuversichtlich vorgetragenen bloßen Vermuthung hinsichtlich dieses Vorganges sich selbst gründlich geirrt hat.

schon zur Seite gedrängten kürzlich entstandenen Taschen und Septen sich rechts und links zu symmetrischen Gegenstücken anordnen. Alle neuen Septen entstehen hoch oben in der zu theilenden Tasche und wachsen dann längs der Körperwand abwärts, dringen aber viel langsamer gegen den Schlund vor; deshalb erscheinen sie Anfangs neben ihm als freie Falten und erreichen ihn successiv von oben nach unten fortschreitend. So wird die Theilung einer Tasche oft erst abgeschlossen, nachdem daneben schon ein neues Septum angelegt ist. — Sobald ein Septum den Rand des Schlundektoderms an der Schlundpforte erreicht und sich mit ihm verbunden hat, zieht es von ihm eben so wie es von den zwei ersten Septen angegeben wurde, beim weiteren Wachsthum einen Ektodermstreifen (Filament) mit sich hervor. Längs den in Entstehung begriffenen Taschen ist das Ektoderm stets etwas verdickt; über ihnen bedeutet dies die Anlage des zugehörigen Tentakels.

In der folgenden Einzelbeschreibung werde ich zur leichteren Übersicht die verschiedenen Taschen durch Zahlen bezeichnen: die unpaar bleibende dorsale Richtungstasche mit 1, das sie rechts und links begrenzende Paar von Taschen mit 2, das folgende mit 3 u. s. f., wobei das rechte und das linke Stück jedes Paares durch r und l unterschieden werden. Jede unpaare ventrale Tasche erhält dieselbe Ziffer wie das durch Theilung aus ihm hervorgehende Paar. Die 6zählige Larve, von der wir ausgehen (vgl. Fig. 4), enthält also die Taschen: 1 (die dorsale, nach der zeitlichen Reihenfolge 6. Tasche), die Paare 2^r-2^l und 3^r-3^l (die vier ersten Taschen) und die ventrale Tasche 4 (nach der zeitlichen Reihenfolge die 5. Tasche).

Das erste neu hinzukommende Septum entsteht, wie wir sahen, in 4, die dadurch Anfangs genau halbirt erscheint; 4^r und 4^l umfassen dann schon die anstoßende Schmalseite des Schlundes (Fig. 2, 3). Aber bevor noch dieses Septum die Schlundpforte erreicht hat, ja meist schon im ersten Anfange der Septenbildung, wölbt sich die linke Taschenhälfte (4^l) unter entsprechender Verdickung des Ektoderms stärker nach außen vor, so dass, wenn durch die Halbierung ein diametraler Gegensatz in der Richtungsebene (unpaare 1, paarige 4), also eine Bilateralsymmetrie mit einer Medianebene gegeben erscheint, auf der anderen Seite anerkannt werden muss, dass das Übergewicht von 4^l die spiegelbildliche Gleichheit bis zu einem gewissen Grade wieder aufhebt. Dies steigert sich bald darauf durch das Auftauchen eines neuen Septums, das wie ein seit-

licher Auswuchs des vorhergehenden in die kleinere Tasche 4^r hineinragt (Fig. 8, 9). Je weiter dieses neue Septum auswächst, desto mehr entfernt es sich vom vorausgehenden, so dass zwischen beiden eine unpaare Tasche 5 hervortritt, die allmählich ganz in die Richtungsebene rückt, wobei auch 4^r und 4^l sich ausgleichen (Fig. 10). Diese neueste Theilung ist also, ungleich der früheren Halbierung von 4 in 4^r und 4^l , vielmehr eine Abspaltung einer unpaaren 5 von 4^r , merkwürdigerweise gerade des kleineren Paarlings. Die Folge davon ist ein Szähliger Bau der Larve, der nicht nur die vorher bestandene Asymmetrie von rechts und links, sondern, so weit es sich um Zahl und Lage der Taschen handelt, auch die frühere Bilateralsymmetrie beseitigt und gewissermaßen einen richtigen (biradialen) Strahltypus wieder hergestellt hat (Fig. 12, 13).

Für die folgenden Stufen kann ich mich kurz fassen, da sie in der That nur eine Wiederholung des beschriebenen Überganges vom 6zähligen zum Szähligen Bau, mit den entsprechend veränderten Zahlen, sind. Während der Halbierung von 5 wächst die linke Hälfte schneller (Fig. 14), und die Egalisirung von 5^r und 5^l ist auch nach dem Erscheinen von 6 (in 5^r) noch nicht erreicht, so dass 5^r noch immer hinter 5^l zurücksteht (Fig. 15, 16). Bei der Theilung von 6 ist die linke Hälfte bereits so weit über die rechte Hälfte hinausgewachsen, dass in den höheren Querdurchschnitten, die 6^l schon voll treffen, 6^r noch gar nicht zum Vorschein kommt (Fig. 18). Endlich ist auch die Entwicklung von 7 von denselben Erscheinungen begleitet: es wird in 6^r angelegt, bevor die Halbierung von 6 vollendet ist (Fig. 19, 20, 28), und 6^l überwiegt alsdann so sehr, dass es in der Nähe des Mundrandes über dem zurückgebliebenen 6^r wie ein unpaares Stück zwischen 5^r und 5^l erscheint (Fig. 18, 25—28). Mit anderen Worten: die neuen Septen und Taschen entwickeln sich so ungleichmäßig, dass in den verschiedenen Höhen derselben Schlundregion nicht nur ihre Zahl, sondern auch ihre Bedeutung als paarige oder unpaare Bildung, und folglich die ganze Orientirung wechselt.

Diese Entwicklung der Septen habe ich an meinen Larven ohne Ausnahmen angetroffen, auch an den beiden Exemplaren der Art *b*. Die von anderen Forschern (VOGT, BOVERI, WILSON, McMURRICH, VANHÖFFEN) gebrachten Abbildungen einzelner Entwicklungsstufen bestätigen meine Darstellung; nur die von VAN BENEDEN abgebildete Szählige Larve — weiter reichen seine Beobachtungen nicht — lehrt, dass dort das achte Septum nicht in 4^r , sondern in 4^l ent-

standen, und 4^r die größere Hälfte von 4 war. Nach Allem scheint aber eine solche Umkehrung selten zu sein.

Die Tentakelbildung schließt sich in ihrer Zeitfolge durchaus der Taschenbildung an mit der Maßgabe, dass die Tentakeln erst über denjenigen Taschen hervorzuwachsen, die schon bis zu einem gewissen Grade ausgebildet sind. Doch ist schon vorher in der beschriebenen frühzeitigen Verdickung des Ektoderms über den in der Entstehung begriffenen Taschen ein Vorbote der Tentakelbildung nicht zu verkennen. Aus den Bildern KOWALEWSKY's entnehme ich, dass die vier ersten Tentakel über 2^r-2^l und 3^r-3^l gleichzeitig und sofort nach der Bildung dieser Taschen entstehen. Darauf erscheint in der Regel gleichzeitig mit der Tasche 5 der Tentakel 4^l , wodurch die angegebene Asymmetrie gesteigert wird; der Tentakel 4^r folgt bald nach, und um dieselbe Zeit kann nach meinen Beobachtungen schon der Richtungstentakel 1 hervorzuwachsen beginnen, wogegen BOVERI ihn erst bei 12zähligen Larven antraf. Auch die Tentakel 5^l und 6^l gehen ihren rechten Gegenstücken voraus: den Tentakel 6^l sah ich mehrmals in kurzer fingerförmiger Gestalt, während von 6^r noch keine Spur vorhanden war.

Wie regelmäßig das weitere Wachstum der Tentakel mit dem eben beschriebenen Gang ihrer ersten Entstehung übereinstimmt, ersieht man am besten aus einer Reihe von Durchschnitten durch die Tentakel einer 11zähligen Larve von der Art *b*, indem jeder Tentakel ausnahmslos kürzer und schmaler bleibt als der ihm vorausgegangene (Fig. 21—27). In Folge der Parallele zwischen Taschen- und Tentakelbildung spiegeln jene Durchschnitte auch den Verlauf der Taschenbildung wieder, da aber die letztere immer voraus eilt, so stellen im vorliegenden Fall die Tentakel nach Zahl und Stellung — zwei Richtungs- und je vier seitliche Tentakel — einen biradialen Typus dar, die Taschen dagegen — eine unpaare (1) und fünf Paare — einen Bilateraltypus.

Die Mundtentakel entstehen bekanntlich zuerst über 3^r-3^l , worauf diejenigen über 4^r-4^l folgen; von den letzteren eilt ebenfalls das linke Stück voraus und bleibt das rechte Gegenstück oft recht bedeutend zurück. — Eine eigentliche Schlundrinne war an meinen ältesten Larven *a* noch nicht vorhanden; dafür war das Ektoderm am aboralen Pol bereits von einem Entodermzapfen durchbohrt, eine Afteröffnung aber noch nicht vorhanden.

Nach dieser Übersicht der Befunde aus der Entwicklungsgeschichte von *Cereanthus* drängt sich eine Reihe von Schlussfolgerungen auf, die für die Geschichte nicht bloß dieser Form, sondern weiter Kreise des Cnidarierstammes von Bedeutung sind. Als die charakteristischen Merkmale des Baues der Scyphopolypen sind zu nennen: 1) der central ins Innere hineinhängende Schlund, 2) die ihn im Kreise umgebenden Magentaschen mit ihren Septen und den Tentakeln, 3) die Fortsetzungen der Septen oder die Magenfalten mit ihren Filamenten. Schon dieser Bau an sich und gewisse entwicklungsgeschichtliche Befunde an verschiedenen Scyphopolypen machten es früher wahrscheinlich, dass der Schlund durch eine centrale Einstülpung des Prostomarandes oder eines homologen Theiles der Gastrulawand entstände, und dass der ihn alsdann kreisförmig umgebende Darmraum durch centripetal wachsende parietale Entodermfalten radiär eingetheilt werde. *Cereanthus* zeigt uns dagegen einen merklich abweichenden Entwicklungsverlauf.

Eine centrale Einstülpung des ganzen zweischichtigen Prostomarandes findet überhaupt nicht statt, sondern der prostomiale Ekto-dermring senkt sich, indem er sich zugleich in der zukünftigen Richtungsebene streckt, so ins Innere ein, dass seine zwei Schmalseiten am Außenektoderm hingeleiten, seine zwei Breitseiten aber merklich davon abstehen, in welchen beiden Zwischenräumen die zwei primären entodermalen Magentaschen zurückbleiben (Textfig. 1). Das Eigenthümliche dieses Vorganges besteht also darin, dass die ersten Magentaschen ohne Vermittelung von entodermalen Septen und nur im Zusammenhange mit der Schlundbildung entstehen, und dass ferner der Schlund Anfangs nur in einer Kreuzachse vom Außenektoderm absteht, bezw. durch die beiden Magentaschen von ihm getrennt ist.

Eben so bemerkenswerth ist der weitere Entwicklungsverlauf von *Cereanthus*. Die zwei Richtungstaschen, die nach VAN BENEDEN'S Beobachtung, die ich durchaus bestätigen kann, als selbständige Auswüchse des Urdarmes erscheinen, drängen den Schlund in der Richtungsebene vom Außenektoderm ab und schließen den Kreis der ihn umgebenden Magentaschen, indem sie sich rechts und links an die Seitentaschen anlegen. Die aus dieser Berührung hervorgehenden Richtungssepten erweisen sich daher als Folgeerscheinungen der Taschenbildung und nicht als die Urheber der Taschenvermehrung wie die seitlichen und alle folgenden Theilungssepten. Andererseits erhält der Schlund seine definitive centrale Lage wenigstens in der

Richtungsebene durch eine sekundäre passive Verlagerung (vgl. Textfig. 3). Es fragt sich daher, ob nicht auch bei der Entstehung des ersten Magentaschenpaares ganz ähnliche Beziehungen obwalten. Dass diese Taschen passiv durch die zwischen ihnen erfolgende Schlundeinstülpung hervorgerufen werden, ist an sich nicht wahrscheinlicher, als dass sie selbständig in die Höhe wachsen und dadurch den Schlund seitlich vom Außenektoderm abdrängen. Die Entwicklung der Richtungstaschen ist aber ein schwerwiegendes Indicium für das letztere, und die noch zu beschreibende Entwicklung anderer Aktinien (s. u.) wird eine volle Bestätigung dafür liefern.

Dies Alles widerlegt, zunächst für *Cereanthus*, auf das bündigste die vorhin erwähnte ältere Vorstellung, dass der Schlund sich central einstülpt und die Magentaschen von Anfang an durch Theilungssepten in einem kontinuierlichen peripharyngealen Darmraum hergestellt werden. Der gesammte grundlegende Bau unseres Polypen lässt sich vielmehr auf zwei von einander unabhängige, aber in einander greifende Vorgänge zurückführen: die Einstülpung des Schlundes und das entgegengesetzte Wachstum der zwei ersten Magentaschen und beider Richtungstaschen. Ohne diese Taschen würde der Schlund von *Cereanthus*, eben so wie bei anderen, über den Cnidariern stehenden Thieren glatt in den entodermalen Urdarm übergehen; ihr peripherisches Hinaufwachsen zwingt ihn in ihre Mitte und vollendet so den besonderen Bau der Scyphopolypen, dessen allgemeinere Bedeutung sich darin ausspricht, dass er in den jungen Scyphostomen, den Larven der Scyphomedusen, sich genau wiederholt.

In ganz anderer Weise als die vier besprochenen Magentaschen von *Cereanthus* entstehen alle seine übrigen Magentaschen, nämlich durch centripetal einwachsende Entodermfalten in schon vorhandenen Taschen. Dieser Unterschied fällt mit der Thatsache zusammen, dass die vier erstgenannten Taschen sich als die ursprünglichsten ergeben. Für das erste Taschenpaar ist dies selbstverständlich; dass dieses dann durch je ein Theilungsseptum halbirt wird, bevor noch die beiden Richtungstaschen entstanden sind (Textfig. 2), erklärt sich sehr leicht durch eine Verschiebung in der Zeitfolge der Septenbildung, die, wie wir sehen werden, in der Entwicklung der übrigen Zoantharien eine so große Rolle spielt, und kommt ferner gar nicht in Betracht gegenüber der Bedeutung der beiden Richtungstaschen für den allgemeinen Bau des *Cereanthus* und der Scyphopolypen überhaupt. Nachdem durch den Schlund und die zwei ersten Taschen eine bestimmte erste Anordnung hergestellt ist, die aber noch nicht

den Typus des Scyphopolypen wiedergibt, wird durch die Halbierung dieser Taschen daran nichts wesentlich geändert, da die Lagebeziehungen der vier Seitentaschen zur Richtungsebene und zum Schlunde dieselben bleiben wie die Lagebeziehungen der zwei ersten Taschen. Erst mit dem Erscheinen der beiden Richtungstaschen wird jene Anordnung in jene aller Scyphopolypen übergeführt, indem der Schlund in seine definitive centrale Lage innerhalb eines geschlossenen Kreises von peripherischen Darmabschnitten hineinrückt.

Die zwei ersten Magentaschen überhaupt und die zwei kreuzweise zwischen sie sich einkeilenden Richtungstaschen sind nebst dem Schlunde die unentbehrlichen und daher ursprünglichen Grundlagen des Scyphopolypenbaues von *Cereanthus*, wogegen die zwei ersten Halbierungssepten wie alle folgenden Vermehrungen der Septen und Taschen nur sekundäre Sonderungen innerhalb jener Grundform darstellen. Jene vier peripharyngealen Ausstülpungen des Urdarmes (zwei Seiten-, zwei Richtungstaschen) sind daher als primäre Magentaschen zu bezeichnen und grundsätzlich von den übrigen oder sekundären Magentaschen zu trennen, die allein der Vorstellung entsprechen, die bisher für die gesammte radiäre Gliederung der Scyphopolypen maßgebend war. Wie die Magentaschen können auch die zugehörigen Septen als vier primäre (Richtungssepten) und folgende sekundäre unterschieden werden.

Da die Scyphopolypenform erst mit der vollständigen centralen Lage des Schlundes erreicht ist, bezeichnet das Stadium mit vier primären Taschen die älteste Scyphopolypenform in der Stammesentwicklung von *Cereanthus*.

Eine zweite Reihe von Schlussfolgerungen betrifft die Grundform im Sinne der Orientirung, die in der Entwicklung von *Cereanthus* zu Tage tritt. Im Allgemeinen wird angenommen, dass die Scyphopolypen entweder einen radialen, bez. biradialen oder einen bilateralen Bau haben, und dass der letztere namentlich während ihrer Entwicklung vorherrsche. Für *Cereanthus* insbesondere gilt die Bilateralsymmetrie als die ausschließliche Grundform. Dies lässt sich aber mit den angeführten Beobachtungen seiner Entwicklung nicht ohne Weiteres in Einklang bringen.

Dass *Cereanthus* bis zur vollendeten 4zähligen Larvenform, abgesehen von unbedeutenden Größenverschiedenheiten der Taschenpaare 2 und 3, strahlig gebaut ist, unterliegt keinem Zweifel (vgl. Fig. 1). Daran wird auch durch die genauere Bezeichnung dieses

Baues als eines biradialen nichts Wesentliches geändert; denn beide Formen haben dieselbe Art der Orientirung durch kongruente Gegenstücke mit einander gemein (vgl. 22 II, p. 71). Dagegen soll nach VAN BENEDEN mit dem Erscheinen der ventralen Richtungstasche (4), während das dorsale Gegenstück 1 noch fehlt, in den Cereanthuslarven eine Bilateralform geschaffen werden; und während 1 entsteht, beginnt thatsächlich die Theilung von 4, so dass die Ausgleichung jenes ersten Gegensatzes verhindert und die Bilateral-symmetrie gewissermaßen erneut wird (Fig. 2—4). Kaum eingeleitet wird aber diese Orientirung dadurch wieder in Frage gestellt, dass 4^1 stärker wächst und früher einen Tentakel entwickelt als 4^r , in welcher Tasche darauf das neue Septum einen weiteren Unterschied gegen die linke Seite hervorruft (Fig. 8, 9). Und sobald diese Störung durch eine gewisse Egalisirung von 4^r und 4^1 und durch das Einrücken von 5 in die Richtungsebene beseitigt erscheint, hat sich die Bilateralsymmetrie gleichzeitig in eine biradiale Anordnung verwandelt, indem an beiden Enden der Richtungsebene je eine unpaare Tasche (1 und 5) liegt (Fig. 10, 12). Will man dagegen einwenden, dass ja 4^r und 4^1 viel kleiner sind als die anderen seitlichen Taschenpaare 3^r-3^1 , 2^r-2^1 , und dadurch immerhin eine bloß spiegelbildliche Gleichheit beider Körperhälften begründet ist, so erwiedere ich, dass auch die Egalisirung von 4^r und 4^1 noch lange nicht vollkommen erreicht ist, was die Tentakel selbst einer älteren Larve noch beweisen (vgl. Fig. 13, 21), und daher die Bilateral-symmetrie genau genommen eben so wenig zutrifft. Es ist aber nach der vorausgeschickten Beschreibung leicht zu ersehen, dass die angegebenen Störungen jeder regelmäßigen Grundform in der Folge sich noch stärker geltend machen, und dass in Wirklichkeit die Cereanthuslarven die bilaterale Grundform so wenig wie die bilaterale ganz rein wiedergeben.

Es liegt hier natürlich der Einwand sehr nahe, dass eine solche Auffassung zu kleinlich sei, da die aufgezählten Unregelmäßigkeiten stets nur vorübergehende sind und daher unbeachtet bleiben könnten. Ich muss dagegen hervorheben, dass sie keineswegs zufällige, sondern offenbar ererbte und fixirte Erscheinungen sind und durch das ganze Leben des Cereanthus sich erneuern. Auf der anderen Seite zweifle ich nicht daran, dass dieser Unregelmäßigkeit ein durchaus regelmäßiger Entwicklungsverlauf bei den Vorfahren unseres Thieres vorausging. Denkt man sich also die Unregelmäßigkeit aus der gegenwärtigen Einzelentwicklung des Cereanthus eliminirt, so erhält

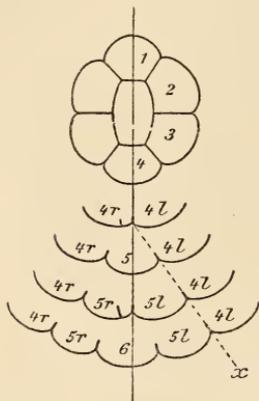
man nicht etwa, wie wenn es sich um unwesentliche Zufälligkeiten handelte, ein klareres Bild dieser selben Entwicklung, sondern jenen ursprünglichen, regelmäßigen Entwicklungsverlauf der nächsten Vorfahren. Und eine solche Untersuchung ist allerdings für die Beurtheilung der Entwicklungserscheinungen der lebenden Cereanthiden ganz unerlässlich.

Ich lege dabei kein sonderliches Gewicht auf die zeitliche Differenz in der Entstehung beider Richtungstaschen: denn dieselbe Differenz zeigt sich auch ganz beständig in der Entwicklung der entsprechenden Magentaschen in der Scyphula, der jüngsten Larvenform der Scyphomedusen, ohne dass Spuren davon in den späteren Stadien zurückbleiben (24, Fig. 23). Ich halte daher diese Erscheinung bei Cereanthus, die zudem von so kurzer Dauer ist, für belanglos, und in Folge dessen für statthaft, von einer radialen 6zähligen Larve als einem Abbild einer gleichen Vorfahrenform zu sprechen. Auch der darauf folgende einseitige, ventrale Zuwachs an Septen und Taschen braucht nicht nothwendig eine wirkliche Bilateralform im Gefolge zu haben, indem die jeweiligen neuen Glieder in ihrer Zahl und Lage, sowie durch rasche Ausgleichung mit den älteren Gliedern sich sehr wohl dem radialen Bau anpassen können (s. u.). Dagegen zeigt der Verlauf dieses Zuwachses bei Cereanthus im Einzelnen unzweifelhaft bilaterale Bilder, die näher zu untersuchen sind.

Dabei sollen, wie bemerkt, vor Allem die beschriebenen quantitativen Ungleichheiten von rechts und links hinweggedacht werden, so dass nur noch Zahl und Lage der Taschen maßgebend bleiben. Unter dieser Voraussetzung würde nach dem biradialen 6zähligen Stadium das 7zählige Stadium mit der halbirtten Richtungstasche 4 gegenüber der ungetheilten dorsalen Richtungstasche 1 eine unverkennbare Bilateralsymmetrie darstellen (Fig. 2, 3). Sobald sich aber die unpaare Tasche 5 zwischen das Paar 4^r-4^l einschiebt, tritt eben so bestimmt an Stelle jener Symmetrie wieder eine biradiale Form (Fig. 12). Und jede weitere Halbirtung der jeweiligen unpaaren ventralen Tasche und Einschiebung einer neuen unpaaren Tasche hat denselben Erfolg: die 6—8—10—12 . . . zähligen Larven müssten daher als biradiale, die 7—9—11 . . . zähligen als bilateral-symmetrische betrachtet werden. Es fehlt also nicht nur eine einheitliche Grundform, sondern der beständige Wechsel zweier entgegengesetzter Grundformen kann auch nicht einen regelmäßigen ursprünglichen Zustand darstellen. Dieser Widerspruch löst

sich aber bei genauerem Hinsehen in einfacher und befriedigender Weise.

Die Tasche 5 und jede folgende unpaare Tasche entsteht nämlich nicht wirklich zwischen dem vorausgehenden Paar, sondern stets in einer Hälfte desselben, in der Regel rechts von der Richtungsebene und dem unpaaren Septum. Daraus folgt, dass von der siebenzähligen Larve mit dem Taschenpaar 4^r-4^l angefangen, der gesamte Zuwachs an Taschen, Septen und Tentakeln ausschließlich auf eine ursprüngliche Hälfte der Larve entfällt¹, also überhaupt nicht als ein ventraler, sondern nur als ein durchaus asymmetrischer aufgefasst werden kann. Dies wird dadurch verdeckt und in eine rein äußerliche Regelmäßigkeit gebracht, dass jede neue unpaare Tasche aus ihrer Lage neben der Richtungsebene sich alsbald in die letztere



Textfig. 5.

Schema der wirklichen Septen- und Taschenvermehrung von *Cereanthus*. x, scheinbare ursprüngliche Richtungsebene.

verschiebt, wobei das unpaare Septum, in dem die Richtungsebene vorher auslief, ebenfalls zur Seite geschoben wird (Textfig. 5). In der That liegt also die Sache so: die unpaaren ventralen Taschen, durch deren Halbierung die eben beschriebenen bilateralen Bilder entstehen, gehen selbst aus asymmetrischen Anlagen hervor, die erst nachträglich zurechtgeschoben werden; jene intermittirenden Bilder sind also die Folge von beständig wiederholten Korrekturen einer eben so oft wiederkehrenden Asymmetrie. Oder mit anderen Worten: die genannte Bilateralsymmetrie in Folge der Halbierungen entwickelte sich erst in asymmetrisch abgeänderten Formen, hat daher mit einem ursprünglichen regelmäßigen Zustand nichts

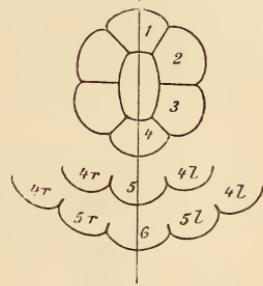
zu thun und stellt, was schon das intermittirende Auftreten andeutete im Grunde bloß eine gelegentliche Begleiterscheinung dar.

Dies ändert sich auch keineswegs, wenn man jene Asymmetrie in der Entstehung der unpaaren ventralen Taschen zu eliminiren, d. h. den ursprünglichen symmetrischen Vorgang zu eruiren sucht. Sie äußert sich darin, dass jede unpaare Tasche rechts von der

¹ Es ist dabei ganz gleichgültig, ob bei der einseitigen Entstehung der unpaaren Taschen ein Wechsel von rechts und links eintritt (s. p. 303); denn die erste derart entstandene Tasche entscheidet, wie man aus der Textfig. 5 leicht verstehen wird, unter allen Umständen für alle folgenden.

Richtungsebene und dem unpaaren Septum entsteht; dabei muss man sich aber erinnern, dass die links vom unpaaren Septum gelegene Tasche Anfangs die rechte an Größe überwiegt, sie also offenbar aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt hat (s. o. und Fig. 8, 9, 18—20). Sobald man sich daher diese sekundär erworbene Ungleichheit hinwegdenkt, rückt natürlich das unpaare Septum nach links hinüber und die erste Anlage der unpaaren Tasche in die Richtungsebene (Textfig. 6). Daraus folgt, dass das unpaare Septum früher gar keine Halbierung ausführte, sondern als linksseitige Bildung in einer symmetrischen Form ein rechtsseitiges Gegenstück haben musste. Dies ist nun zweifellos das in den gegenwärtigen Cereanthuslarven stets später erscheinende rechte Septum der neu entstehenden unpaaren Tasche, das also nur zeitlich vorgerückt gedacht zu werden braucht, um die gesuchte vollständige Symmetrie zu erhalten.

Durch diesen ganz natürlichen Gedankengang kommt man zu der Vorstellung, dass jede gegenwärtig zu beobachtende Halbierung einer ventralen Tasche, die darauf folgende einseitige Bildung einer neuen unpaaren Tasche und ihre nachträgliche Verschiebung in die Richtungsebene ursprünglich in einen Akt zusammenfielen, indem jede unpaare Tasche durch zwei gleichzeitig entstehende Septen sofort in drei neue Taschen zerfiel, 4 in 4^r-5-4^l , 5 in 5^r-6-5^l u. s. f. (Textfig. 6)¹. Dabei blieb ununterbrochen eine unpaare Tasche an der Bauchseite zurück, in die die ursprüngliche Richtungsebene auslief, und die daher eben so beständig ein Gegenstück zur dorsalen Richtungstasche 1 bildete. Unter diesen Umständen fehlte natürlich damals der gegenwärtig stattfindende Wechsel der Grundformen, zugleich aber auch jede bilaterale Anordnung der Taschen und Septen: ihre beständige Grundform bei den nächsten Vorfahren der



Textfig. 6.

Schema der ursprünglichen Septen- und Taschenvermehrung von Cereanthus.

¹ Eine solche Annahme ist nicht gleichbedeutend mit der Angabe einiger meiner Vorgänger, dass die Septen sich stets paarweise in der jeweiligen unpaaren Tasche vermehrten (s. o.). Denn dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall, sondern kann nur für die Vorfahren der heutigen Cereanthiden angenommen werden. Und nur, indem man den gegenwärtigen und den früheren Entwicklungsverlauf aus einander hält, kann man zu einer richtigen Auffassung des ersteren gelangen.

Cereanthiden war eine biradiale, worauf erst in Folge neu erworbener Asymmetrie die beschriebene intermittierende und unvollständige Bilateralordnung hinzukam.

Damit ist allerdings das letzte Wort über die gesammte Grundform der Cereanthiden nicht gesprochen. Wenn nach den obigen Ausführungen die Taschen- und Septenordnung wesentlich eine asymmetrisch abgeänderte biradiale ist, wobei die gelegentlichen bilateralen Bilder nicht in Betracht kommen, so giebt es doch daneben andere ganz unverkennbare und dauernde bilaterale Erscheinungen in der Organisation von *Cereanthus*: die außerordentlich überwiegende dorsale Schlundrinne, wogegen die ventrale ganz unkenntlich bleibt (v. HEIDER), ferner die größeren dorsalen Taschen mit ihrer besonderen Tentakelordnung (vgl. FAUROT u. A.), die einseitigen septalen Längsmuskeln (CARLGREN) und die Verlängerung bloß des zweiten dorsalen Magenfaltpaares bis zum Afterpol. Freilich gehören alle diese Erscheinungen der postlarvalen Zeit an, sind also ein späterer Erwerb, der die beschriebene biradiale Vorfahrenform nicht berührt; sie genügen aber, um den gegenwärtigen Cereanthiden ein durchaus bilaterales Aussehen zu verleihen. Und dennoch ist dadurch ihr bilateraler Bau nicht völlig einwandfrei festgestellt.

In demselben Maße, als sich diese bilateralen Bildungen entwickeln, nimmt die in der ersten Larvenzeit ziemlich vollständige Ausgleichung der ventralen Asymmetrie ab, so dass die neugebildeten rechtsseitigen Taschen sich immer unvollständiger in die Richtungsebene verschieben und endlich ein Überschuss der definitiven rechten Taschen entsteht. In dem von WILSON (57) abgebildeten Exemplar stehen 7 linke Taschen gegen 8 rechte, nach CERFONTAINE (16) 11 gegen 12, nach HEIDER (31) 56 gegen 60, und ich selbst habe ganz ähnliche Verhältniszahlen bei erwachsenen *Cereanthus membranaceus* gefunden.

Diese Asymmetrie beider Körperhälften fällt freilich nicht so in die Augen, wie die vorhin genannten bilateralen Bildungen; es wäre aber willkürlich sie deshalb für belanglos zu erklären. Denn der schwächere Eindruck rührt nicht von einem geringeren Maß der Differenz her, sondern nur von ihrer geringeren Kenntlichkeit für unser Auge, das ja die schwächeren und vollkommener ausgeglichenen Asymmetrien der jungen Larven deutlicher sieht. Es bleibt daher die Thatsache bestehen, dass der Gesamtbau von *Cereanthus* trotz sehr auffälliger einzelner Bilateralbildungen im Grunde genommen ein entschieden asymmetrischer ist.

Die Untersuchung über die Grundform der Cereanthiden lehrt, dass sie eine merkwürdig komplexe ist, und nur in ihrer stammesgeschichtlichen Entstehung richtig gewürdigt werden kann. Ich fasse daher meine Ergebnisse in einer historischen Reihe zusammen.

1) Die Vorfahren der Cereanthiden waren vollkommene Strahlformen, in letzter Linie Scyphopolypen mit vier primären Magentaschen, gleich einem 4zähligen Scyphostoma.

2) Dieser vierzählige Polyp erwarb zunächst die zwei seitlichen Theilungssepten (6zähliger Typus), woran sich wahrscheinlich der einseitige ventrale Zuwachs der Septen, aber ohne eine eigentliche bilaterale Anordnung anschloss.

3) Auch die folgende Abänderung bestand keineswegs in einem direkten und vollständigen Übergang zur Bilateralsymmetrie, sondern in der Fixirung von Asymmetrien, die theils selbst gewisse intermittirende, also nur scheinbare bilaterale Bildungen der Larven hervorriefen (Taschenordnung), theils neben wirklichen bilateralen Bildungen (Schlundrinne, Septalmuskeln etc.) je länger, desto mehr zunahmen.

4) Die Cereanthiden sind folglich asymmetrisch abgeänderte Strahlformen, in denen gewisse unverkennbare Ansätze zur bilateralen Umbildung nicht zur Herrschaft gekommen sind.

Anhang: Über die Cereanthidenlarven *b* und einige Lebenserscheinungen der Art *a*.

Die zwei von mir erwähnten Larven *b* (s. p. 293), die nach ihrem allgemeinen Bau unzweifelhaft einer Cereanthidenart angehören, aber sich in mehreren Stücken ganz präcis von den bisher beschriebenen Cereanthidenlarven *a* unterscheiden, fallen schon äußerlich dadurch auf, dass sie verhältnismäßig viel kleiner und undurchsichtig sind (Fig. 21—28). Ihre schon beschriebenen Tentakel (s. p. 304) waren an den konservirten Thieren gerade aufgerichtet und nicht breit gespreizt wie bei den gewöhnlichen Larven *a*. Beide Körperschichten sind sehr dick, was namentlich am septalen Entoderm ganz ungewöhnlich erscheint. Mund und Schlund sind längs der Septenansätze regelmäßig tief eingekerbt (Fig. 26—28); am Mundrande gehen diese Kerben in die Rinnen zwischen den zusammengedrängten Tentakelbasen über, und da habe ich es einmal beobachtet, dass von einer solchen über einem Septum verlaufenden Peristomrinne sich ein konischer Zapfen zwischen die beiden Blätter des Septum

hinabsenkte, freilich nur bis zu einer geringen Tiefe, aber immerhin mit dem Erfolge, dass er das Septum gegen die angrenzenden Taschen vorwölbte (Fig. 27 *st*). Eine solche Bildung ist für die weitere Entwicklung der Larve sicherlich von keiner Bedeutung, um so mehr aber in einer anderen Richtung, worauf ich später zurückkomme.

Die Anordnung der Septen unserer beiden Larven war dieselbe wie bei den gleich alten 11- und 12zähligen Exemplaren der anderen Art. Die dorsalen Richtungssepten und die jüngeren ventralen Septen hörten an der Schlundpforte auf, setzten sich also in keine Magenfalten fort. Der sogenannte Nahrungsdotter fehlte ganz, dagegen besaß gerade das etwas jüngere, 11zählige Exemplar schon einen After.

Zum Unterschied von den gewöhnlichen Cereanthuslarven *a* sind die Längsmuskeln dieser Larven *b* sehr deutlich entwickelt. Das innere Drittel des Ektoderms besteht aus einer fein granulierten, kernlosen und sich wenig färbenden Masse, an deren Rande sich die Muskulatur befindet, eine dichte Reihe von glänzenden Fibrillen. Von den Tentakeln her setzt sich diese Schicht einmal in die Körperwand fort, und dann in das Peristom, d. h. in die erwähnten Rinnen zwischen den Tentakeln, wo man die Fibrillen von einer Tentakelbasis zur anderen, also horizontal verlaufen sieht. In einem tieferen Niveau beginnt die entodermale Längsmuskulatur der Septen. In jedem der drei ältesten Septenpaare befindet sich eine relativ starke, sich lebhaft färbende Stützlamelle, die auf einer Seite gegen das Entoderm geradlinig abgegrenzt ist, auf der anderen Seite aber einen eben so zackigen Rand besitzt wie die Innenseite des Ektoderms und ebenfalls mit glänzenden Muskeldurchschnitten besetzt ist. Diese septalen Längsmuskeln liegen auf den von der dorsalen Richtungstasche und Schlundrinne abgewandten Seiten der septalen Stützmembranen (s. p. 296).

Trotzdem ich in den gewöhnlichen Cereanthuslarven *a* septale Muskeln weder auf Quer- noch auf Längsdurchschnitten zu erkennen vermochte, ist doch an der aktiven Bewegungsfähigkeit ihrer Septen und Filamente nicht zu zweifeln. Ich schließe dies besonders aus einigen Befunden an solchen Exemplaren, die nicht lange nach der Aufnahme einer Beute abgetötet waren. Eine Szählige Larve hatte einen Copepoden halb verschlungen, so dass er mit dem Hinterkörper noch aus dem übermäßig erweiterten Munde hervorragte, während die andere Hälfte sich im Schlunde und Magen befand

und dort auch schon theilweise zerfallen, aufgelöst war. Der Krebs füllte aber den Schlund nicht aus, sondern daneben lag eines der beiden Hauptfilamente (erstes Paar von Theilungssepten) in der Weise, dass es durch die ganze Breite des Schlundes sich mit konvexer Krümmung in den Krebs hineingedrückt hatte. Dieselbe Lage hatte es auch noch im Magen. Die zweite Magenfalte desselben Paares war von dort an, wo ihre Verdickung gegen den Rand hin beginnt, scharf gegen die Körperwand umgebogen und durchbohrte sie, so dass der größte Theil des Randes mit dem Filament außerhalb der Larve hing (Fig. 17). In dem kleinen Loch der Durchbohrung war das Organ zu einem dünnen Stiel zusammengedrückt.

Ich kann mir nun nicht denken, dass die beiden Magenfalten und Filamente in die beschriebene Lage rein passiv hineingerathen sind, und nehme vielmehr an, dass während des Ergreifens und Schluckens der Beute, wobei die Hauptaktion den Tentakeln und der Körperwand zufällt, auch die zwei großen Magenfalten mit ihren Filamenten in lebhaftere Bewegungen geriethen, worauf die eine sich in den Schlund und zugleich in den Krebs hineinzwängte und die andere genau so wie die Acontien der Aktinien nach außen geschleudert wurde. Die Bedeutung dieses letzteren Vorganges dürfte keine andere sein als bei den erwachsenen Aktinien: es ist eine mehr oder weniger spontane Reaktion auf starke äußere Reize, wobei jedoch die Durchbohrung selbst noch einer Aufklärung bedarf, da mir von ständigen Cincliden bei *Cereanthus* nichts bekannt ist und die kleine Öffnung während der Durchbohrung bedeutend größer gewesen sein muss. Die Bewegung der anderen Magenfalte ist eben so wenig eine ziellose. Denn durch ihre Anlagerung an die abgestorbene und zerfallende Beute wird der eigentliche Ernährungsakt, die Überführung kleiner Brocken in das Epithel, sehr befördert. Dies ersehe ich aus den folgenden Beobachtungen.

An allen mit zerfallender Beute oder mit Nahrungsresten gefüllten Larven ist das Entoderm von dunklen, sich lebhaft färbenden Brocken durchsetzt, die durch ihr homogenes Aussehen, ihre ganz unregelmäßige Größe und Gestalt vollkommen mit dem im Magen befindlichen Detritus übereinstimmen und eben die aufgenommene in Verdauung begriffene Nahrung darstellen. Ich finde diese Einschlüsse an den verschiedensten Stellen des Entoderms, auch in den Tentakeln, aber nirgends in so reichem Maße wie in dem entodermalen Randpolster der großen Magenfalten, das in der angegebenen Weise mit der Beute in Berührung kommt. Es dürfte also dieses

Randpolster in erster Linie dazu bestimmt sein, die Aufnahme der Nahrung mitten im Magen und im Schlunde, von wo sie leicht hinausgespült werden könnte, zu sichern; das Ektoderm der Filamente und des Schlundes betheilt sich an dieser Nahrungsaufnahme nicht, wie dies schon WILLEM (56) angegeben hat.

II. Die Entwicklung von *Cereactis aurantiaca* und anderen Aktinien.

Mein Material umfasste die Entwicklungsstufen der *Cereactis aurantiaca* von der Keimschichtung an bis zum Ende des 8zähligen Stadiums, ferner 8—24zählige Larven von *Heliactis bellis* und *Bunodes gemmacea*, endlich eine Anzahl älterer Larven einer unbestimmten Aktinie von Corfu. Die *Cereactis* und *Heliactis* erhielt ich aus Neapel, *Bunodes* aus Rovigno; diese Embryonen und Larven wurden sämmtlich den Mutterthieren entnommen. Die Larven von Corfu fand ich frei im Wasser. Wie aus dem Gesagten hervorgeht, stellte ich meine Beobachtungen hauptsächlich an *Cereactis* an; die übrigen Aktinien ergänzten sie bloß in den späteren Stadien.

1. Die Gastrula.

Die jüngsten meiner *Cereactis*-Embryonen befanden sich im Stadium einer einfachen Sterrogastrula, die sich aber äußerlich durch kein einziges sicheres Merkmal orientiren ließ. Bei dem Mangel eines offenen oder sonst kenntlichen Prostoma hätte nur noch die Gestalt über die beiden Pole der Gastrula (Scheitel-, Prostomialpol) orientiren können. Aber abgesehen davon, dass unsere Embryonen häufig kugelig sind, fällt in den übrigen ovalen Individuen die Hauptachse der Gastrula, die jene beiden Pole verbindet, nicht etwa stets mit dem längsten Durchmesser des Ovals, sondern eben so oft mit irgend einem queren Durchmesser desselben zusammen, so dass die äußere Gestalt über die einzuhaltende Schnittrichtung keine sichere Auskunft giebt. Erst an den Durchchnittsserien solcher Gastrulae kann man eine Polarität der letzteren daran erkennen, dass die Keimschichten an zwei einander entgegengesetzten Seiten verschieden sind, die sich in der Folge als die apicale oder aborale und die prostomiale oder orale herausstellen. Indem ich nun die Embryonen, so weit es anging, stets rechtwinkelig zum längsten Durchmesser zerlegte, erhielt ich neben etwas schrägen und queren Durchschnitten der Gastrula auch solche, die mehr oder weniger genau parallel zu ihrer Hauptachse verliefen, also ihre beiden verschiedenen Pole gleichzeitig trafen.

Auf solchen Durchschnitten unterscheidet man drei verschiedene Gewebe: das Ektoderm, das Entoderm und den Nahrungsdotter. Das Ektoderm ist von der zweiten Keimschicht scharf gesondert, an der oralen Seite verdickt und gegenüber ein dünnes Plattenepithel (Fig. 29). Die Sonderung des Entoderms vom Nahrungsdotter war ebenfalls überall kenntlich, aber noch nicht bis zu der scharfen Trennung durchgeführt wie zwischen den beiden epithelialen Schichten, wie denn überhaupt die Entwicklung der primären Keimschichten nicht selten über die Gastrulationsperiode hinausgeht. Immerhin wird sie am natürlichsten hier abzuhandeln sein.

Der indifferenteste, also auch ursprünglichste Zustand des Ektoderms unserer Embryonen findet sich in den dünnsten Stellen der äquatorialen und der aboralen Region. Die Zellen dieses Plattenepithels erscheinen, von der Fläche (in Tangentialschnitten) gesehen, polygonal rundlich, mit einer dichten Zone von Dotterkörnern um den Kern (Fig. 30); im senkrechten Durchschnitt zeigen sie in Folge der Verdünnung gegen den Rand hin die bekannte Spindelform (Fig. 31 *el'*). Im Übergange zu der oralen Hälfte werden die Ektodermzellen dicker auf Kosten ihrer Breite, und bis zum Umkreis des Mundpols schreitet diese Formveränderung so weit fort, dass sie dort zu Cylinderzellen geworden sind (Fig. 31, 32). Damit geht die Auflösung und der Schwund der Dottersubstanz und eine Art von Vacuolisierung der Zellen Hand in Hand. In den Vacuolen, die nach innen bis zur Grundfläche der Zellen reichen, nach außen aber und oft auch seitlich eine deutliche Rindenschicht des Protoplasma frei lassen, liegen häufig dieselben großen Kerne wie in den Plattenzellen; zwischen den Vacuolen und in der Außenrinde befinden sich in großer Zahl kleine, sich lebhaft färbende Kerne (Fig. 31 *y*). Später sieht man diese Kerne in dünnen Zellen liegen, die sich durch die ganze Dicke des Ektoderms erstrecken und die Vacuolen mit ihren großen runden Kernen zusammenpressen (Fig. 32). Auch an den ältesten Szähligen Cereactislarven habe ich ein wesentlich anderes Bild des Ektoderms nicht gesehen; über die Entstehung der kleinen Kerne und ihrer Zellen gelang es mir aber nirgends völlige Klarheit zu gewinnen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung breitet sich die eben beschriebene Umbildung des ursprünglichen Ektoderms bis zum aboralen Pol aus, doch so, dass um den Mundpol stets eine verdickte Zone bestehen bleibt (Fig. 33 u. f.) und andererseits am aboralen Pol sich ebenfalls eine kleine hügelartige Ektodermverdickung ent-

wickelt. Nach dem von mir allein benutzten konservierten Material zu urtheilen, entsteht das Wimperkleid dieser Embryonen an den metamorphosirten Zellen ihrer oralen Hälfte, bevor die aborale Hälfte dieselbe Verwandlung erfahren hat; dieser Zustand einer mehr oder weniger halbseitigen Bewimperung dauert aber nicht lange.

Das Entoderm tritt ebenfalls als ein dünnes Plattenepithel auf, dessen Zellen sich darauf verdicken und zusammenschieben, um zuletzt in ein Cylinderepithel überzugehen (Fig. 31, 32). Dieses verdickt sich an denselben Stellen wie das Ektoderm zu einer stärkeren oralen und aboralen Platte und dehnt sich im weiteren Verlauf der Entwicklung so sehr aus, dass es sich in zahlreiche radiär gestellte Falten legt (Fig. 61, 73—75). Neben den großen Kernen des ursprünglichen Plattenepithels entwickeln sich im Entoderm eben so wie im Ektoderm zahlreiche kleine, durchweg chromatische Kerne (Fig. 32). Das Entoderm ist vom Ektoderm Anfangs nur durch einen spaltförmigen Zwischenraum getrennt; an seine Stelle tritt aber noch während des Gastrulastadiums die feste, sich intensiv färbende Stützelamelle.

Die von dem eben beschriebenen Darmblatt umschlossene centrale Masse des primären Entoderms besteht schon in den jüngsten von mir untersuchten Embryonen aus einem Syncytium mit den mehrfach erwähnten großen Kernen und schließt sich dem zweiten Keimblatt eng an (Fig. 31). In einzelnen Fällen sah ich aber dieses Syncytium in der Tiefe des Urdarmes in eine Masse von getrennten kugeligen Embryonalzellen übergehen; und da die nächstfolgende Metamorphose dieses ganzen Nahrungsdotters darin besteht, dass er sich unter Ablösung vom epithelialen Entoderm in eine flockige Masse verwandelt, in der die Kerne verschwinden, so ist das Syncytium nur der Übergang von den vollkommenen Embryonalzellen zu jener späteren Detritusmasse.

Diese Beobachtungen lassen sich mit den Angaben H. WILSON's über die Keimbildung der Koralle *Manicina areolata* (57) nicht wohl vereinigen. Dort entsteht ein im ganzen Umfange des Embryo gleich hohes Cylinderepithel, das unzweifelhaft das Ektoderm darstellt, aber noch bis nach der Einstülpung des Schlundes mit der inneren Keimmasse, einem Syncytium, das Entoderm und Nahrungsdotter ungesondert enthält, kontinuierlich zusammenhängt. Erst nachträglich löst sich das Ektoderm vom Syncytium ab, worauf die oberflächliche Schicht des letzteren sich als Entoderm absondert. Eine

solche den ganzen Embryo umfassende Syncytiumbildung ist zum mindesten sehr auffällig; auch kommt sie nach McMURRICH (47) bei *Rhodactis st. thomae* nicht vor.

2. Die Entwicklung des Schlundes, der ersten Magentaschen und Magenfalten.

Die ersten Anzeichen der Schlundbildung sehe ich schon an der Gastrula. Das Centrum der oralen Ektodermplatte verdünnt sich, so dass die Oberfläche dort ein wenig einsinkt; die Zellen am Rande dieser Delle neigen sich diesen letzteren zu, wie es auch gleich darauf nach der wirklichen Einstülpung des Ektoderms zu sehen ist. In der Durchchnittsserie Fig. 33—38 sind eigentlich alle Stufen dieser Einstülpung und ihres Durchbruchs in den Urdarm zu sehen, da dieser Durchbruch nur an einer Stelle der Einsenkung vollzogen, daneben aber erst vorbereitet ist. Diese ist so flach, dass sie das darunter liegende verdickte Entoderm kaum merklich zurückdrängt, aber keinesfalls wirklich einbuchtet (Fig. 33); ihr Boden breitet sich vielmehr seitlich mit zugeschärftem Rand über das Entoderm aus, worauf beide an einander gepresste Epithelien mit einander verschmelzen (Fig. 34). Der Durchbruch dieser Schlundeinstülpung erfolgt in der Weise, dass die Mitte der verschmolzenen Partie sich in einen Zellenbrei gleich dem Nahrungsdotter auflöst, um darauf zu verschwinden; die im Umkreise dieses Durchbruchs verschmolzenen Ränder des Schlundektoderms und des Entoderms bleiben aber intakt und bilden eine verdickte Ringfalte (Fig. 35). Die von ihr umschlossene Öffnung ist Anfangs ziemlich weit und annähernd kreisförmig (Fig. 55), verengt sich aber sehr bald zu einer äußerlich nicht mehr wahrnehmbaren Spalte (Fig. 49, 54).

Die Verschmelzung beider Keimschichten in der Ringfalte ist derart, dass ihre Ränder unmittelbar in einander übergehen, eine glatt fortlaufende Epithelschicht bilden; eine scharfe gewebliche Grenze zwischen ihnen konnte ich nicht wahrnehmen, sondern nur einen solchen kurzen Übergang, wie er in allen solchen Fällen bei anderen Thieren bekannt ist. In der Folge rückt das Ektoderm über die Ringfalte hinaus vor, indem es an die Stelle des von ihm zurückweichenden, dem Außenektoderm anliegenden »parietalen« Entoderms tritt; keineswegs wächst es aber von der Ringfalte aus gleich als ein frei in den Darmraum hineinragender Cylinder aus. Vielmehr greift nach der ersten Anlage des Schlundes in Form der

beschriebenen Ringfalte die Thätigkeit des Entoderms in seine weitere Bildung ein.

So weit ich sehe, geht der Durchbruch der Schlundeinstülpung bei *Cereactis* in der Regel den besonderen peripharyngealen Bildungen voraus, die aber gleich darauf beginnen¹. Sie bestehen aus den sackförmigen, radiär und aufwärts gerichteten Magentaschen, den sie abwärts fortsetzenden offenen Magenrinnen, den die Taschen trennenden Septen und endlich den die Magenrinnen seitlich begrenzenden Magenfaltten. Die ersten Anlagen dieser Theile sollen hier an einer Serie von Längsdurchschnitten illustriert werden, die der künftigen Richtungsebene² parallel ausgeführt waren (Fig. 39—43). In den mittelsten Schnitten (Richtungsebene) zeigt sich der Schlund noch genau so, wie er schon beschrieben wurde: sein Epithel schlägt sich von der Ringfalte ganz glatt in das parietale Entoderm um, das aber in einigem Abstand vom Faltenrand etwas wulstig verdickt erscheint (Fig. 41). Die fraglichen Anlagen zeigen sich erst in den Schnitten, die sich beiderseits an jene mittleren Schnitte anschließen; sie verlaufen also rechtwinkelig zur Richtungsebene. Der Schnitt Fig. 40 geht tangential durch die Ringfalte, die seitwärts in die erwähnte, hier noch quer getroffene Anschwellung des parietalen Entoderms übergeht. Jenseits der Ringfalte fallen die Durchschnitte tangential durch diese Anschwellung und durch eine meridionale Fortsetzung derselben in Form einer unregelmäßig verdickten Platte (Fig. 39). Über ihren beiden Seitenrändern wächst die Stützlamelle zu einer niedrigen, im Durchschnitt dreieckigen meridionalen Leiste aus, die das Entoderm zu einer eben kenntlichen und in derselben Richtung verlaufenden Falte erhebt. Unzweifelhaft sind dies die Anlagen von zwei Magenfaltten, zwischen denen aber eine Magenrinne kaum angedeutet ist, da das Entoderm dort unregelmäßig aufgewulstet ist. Auf der gegenüberliegenden Körperseite befindet sich ein ebensolches Faltenpaar (Fig. 43); die zwischen ihnen liegende Entodermplatte läuft aber nicht glatt in die Ringfalte aus, sondern entsendet einen soliden zungenförmigen Fortsatz zwischen ihre eigene Fortsetzung zur Ringfalte und das Außenektoderm, wie es außer Fig. 42 der aus den Sagittaldurchschnitten konstruirte Durchschnitt in einer Ebene rechtwinkelig zur Richtungsebene (Fig. 44) zeigt.

¹ Nur ein einziges Mal traf ich die ersten peripharyngealen Entodermbildungen an einem Embryo, an dem eine kenntliche Schlundeinstülpung noch nicht erfolgt war (Fig. 45).

² Über diese Orientirung s. w. u.

Dieser Fortsatz ist die solide Anlage einer Magentasche, die sich später vom Darmraum her aushöhlt; und der Ausgangspunkt dieser Taschenbildung ist eben jener verdickte Entodermstreif zwischen den beiden Magenfalten, der später in Folge der Erhebung der letzteren zu einer Magenrinne einsinkt. Es ist daher nicht zu verkennen, dass diese Taschenbildung von *Cereactis* genau so verläuft, wie die nach v. BENEDEN geschilderte Bildung der Richtungstaschen von *Cereanthus*. Aber auch die Folgen dieses Vorgangs sind in beiden Fällen dieselben. Bei *Cereanthus* wie *Cereactis* wird durch die genannte Taschenbildung der Schlund vom Außenektoderm abgehoben und in eine centrale Lage gerückt. Ein Unterschied besteht nur in der Gestalt des Schlundes, in Folge der verschiedenen mit einander verglichenen Altersstufen. In den 4zähligen *Cereanthus*-Larven verläuft er von seiner äußeren Öffnung oder dem Mund bis zu seinem unteren Rande oder der Schlundpforte schlauchförmig und gerade abwärts, auch in der Richtungsebene, wo er noch dem Außenektoderm anliegt (Textfig. 3); bei den beschriebenen *Cereactis*-Embryonen mit einer Magentasche besteht er dagegen erst aus einer Ringfalte und ihrem Umschlag in das parietale Entoderm in Form eines flachen Ringes (Fig. 44), dessen unterer äußerer Rand von allen Seiten so nach innen zusammengeschoben werden muss, wie an der ersten Magentasche, um zur wirklichen Schlundpforte eines schlauchförmigen centralen Schlundes zu werden. Übrigens muss ich nach dem Aussehen der Zellen der Ringfalte und ihrer nächsten Fortsetzung es bezweifeln, dass das Ektoderm schon in diesem frühen Entwicklungsstadium bis zur Innengrenze des künftigen Schlundes, d. h. bis zu der Stelle reicht, wo er in die Magentaschen umbiegt oder umbiegen wird. Vielmehr scheint es langsamer vorzudringen und das Entoderm zu verdrängen als die Grenzen des Schlundes abgesteckt werden. Dadurch wird bestätigt, was schon aus den bisher aufgeführten Thatsachen hervorgeht, dass das fertige Schlundrohr weder nach seiner Gestalt noch nach seiner Lage eine selbständige, ursprüngliche Bildung ist, sondern beides erst durch die Thätigkeit der Magentaschen erhält. Dies ist bei *Cereactis* um so evidenter, als der in Rede stehende Process dort oft einseitig beginnt und erst allmählich sich auf den ganzen Umkreis des Schlundes ausdehnt (s. w. u.).

Die einseitige erste Taschenanlage lässt noch eine andere Thatsache deutlich hervortreten — den ursprünglichen Mangel der Septen: die scharfen Seitenkanten der Tasche und das Fehlen einer

anstoßenden ähnlichen Anlage schließen die Möglichkeit einer Septembildung ganz aus (Fig. 42). An den ersten, ganz selbständig entwickelten (primären) Magentaschen entstehen die Septen erst nachträglich, und daher hören Anfangs die Magen Falten, wenn sie überhaupt schon hervortreten, am Eingange der Taschen ohne jede Fortsetzung auf, sowie sie andererseits in entgegengesetzter Richtung nach kurzem Verlauf verschwinden. Doch befand sich in dem Embryo Fig. 39—43 in demselben Meridian wie eine jener Falten, nur durch einen Abstand von ca. 25 Schnitten von ihrem Ende entfernt. eine Entodermfalte mit einer blattartig dünnen Stützlamelle, die sich bis gegen den aboralen Pol hinzog. Trotz der ganz unzweifelhaften Trennung gehören natürlich beide Falten zusammen und stellen durchaus keine seltene Abnormität dar; denn ich habe solche Unterbrechungen noch mehrfach an anderen, selbst älteren Embryonen und Larven angetroffen.

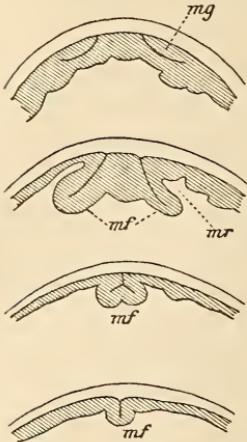
Zur weiteren Erläuterung und Ergänzung dieser Beschreibung schließe ich diejenige einiger Querschnitte eines unerheblich älteren Embryo an (Fig. 55—61). In Fig. 56, einem Durchschnitt ungefähr in halber Höhe des Schlundes, sieht man seine kreisrunde Lichtung von den radiär gestellten Zellen seines ektodermalen Epithels umgeben, an die sich in etwa $\frac{3}{4}$ des Umfangs die indifferenten Zellen des parietalen Entoderms, der glatten Fortsetzung jenes Ektoderms anschließen. In dem übrigen $\frac{1}{4}$ des Umfangs ist das parietale Entoderm durch eine scharf gezeichnete Stützlamelle in Gestalt eines Kreisabschnittes von dem ektodermalen Schlundepithel und dem übrigen Entoderm getrennt. Dieser Abschnitt ist, wie die folgenden Schnitte beweisen, eine solide Magentaschenanlage wie die vorhin geschilderte. In einem etwas tieferen Durchschnitt desselben Embryo (Fig. 57) ist die Stützlamelle in der Mitte unterbrochen, weil der Schnitt dort den Rand der Schlundpforte traf, wo das Schlundepithel sich in die Magentasche umschlägt. Zugleich zeigt sich an einer Seite der letzteren eine zweite Magentasche, deren Stützlamelle an dem einen Ende nicht ganz bis zum Außenektoderm durchgeht; diese Taschenanlage ist also nicht ganz vollständig, indem sie auf einer Seite noch ununterbrochen in das übrige Entoderm übergeht. Da die beiden Magentaschen sich nur mit scharfen Kanten berühren, kann von einem Septum zwischen ihnen nicht die Rede sein. Von diesem Grenzpunkt setzt sich die ektodermale Stützlamelle daher unmittelbar in die beiden den Schlund begrenzenden und winklig divergierenden Stützlamellen fort.

Wenn man nun auch für die erste höher gelegene Magentasche annehmen darf, dass sie wie in dem ersten Embryo bis an die Ringfalte heranreicht, so hört doch die zweite Magentasche etwas tiefer auf, d. h. das Epithel der Ringfalte schlägt sich darüber zuerst ganz an das Außenektoderm um (Fig. 56), und wird erst nach einer kleinen Strecke von ihm abgehoben (Fig. 57), eine Erscheinung, die natürlich nur an Längsdurchschnitten sich in voller Deutlichkeit zeigen kann (s. u.).

In den noch tieferen Durchschnitten (Fig. 58 ff.) zeigt sich schon der Übergang beider Magentaschen unterhalb der Schlundpforte in die entsprechenden Magenrinnen, und zugleich auf der noch freien Seite der ersten Magenrinne eine dritte derartige Bildung, die aber gleich der zweiten Magenrinne noch unvollständig ist, da sie nur einseitig von einer Magenfalte eingefasst ist (Fig. 58 rechts). Bei jenem Übergang öffnet sich jedoch die Scheidewand zwischen Schlund und Magentasche nur je in der Mitte, während über den Seiten der Rinnen Reste der Scheidewand sich noch weiter hinabziehen. Diese an der Grenze zweier Rinnen zusammenstoßenden Reste bilden mit den V-förmig divergierenden Stützlamellen in ihrem Inneren je eine zweiflügelige Falte, die aber mit der einfachen Magenfalte, in die sie tiefer unten ausläuft, nicht ohne Weiteres identisch ist. Denn die beiden Flügel mit der V-förmigen Stützlamelle, d. h. die unmittelbare Fortsetzung der Schlundwand und zugleich die Anlage der ersten Filamente nehmen abwärts sehr bald ab und verschwinden zuletzt vollständig, während in demselben Maße durch die Verdickung der Rinnenränder unter jenen Filamenten eine einfache radiäre Stützlamelle mit einer Entodermduplikatur hervorwächst, was eben zuletzt als die eigentliche Magenfalte zurückbleibt. In dieser Gestalt erstrecken sich beide Falten bis in die Nähe des aboralen Pols.

Dieses Verhältnis der einfachen Falten zu den vom Schlunde hinabziehenden zweiflügeligen Filamenten — dasselbe, was ich bei *Cereanthus* als den halbseitigen Boden der vier ersten Magentaschen beschrieb (s. p. 299, Fig. 11) — wird besonders gut illustriert durch eine Querschnittserie eines anderen Embryo, wo zwei benachbarte Magentaschen und deren Rinnen so weit aus einander stehen, dass auch die bezeichneten Flügel erst nach einem kurzen getrennten Verlauf zusammenstoßen, eine gemeinsame Basis erhalten und dann verschwinden, während die letztere als die einfache Falte zurückbleibt (Textfig. 7).

Eine andere Querschnittreihe von einem Embryo desselben Alters wie der vorige bestätigt und ergänzt die obigen Befunde. In diesem Embryo (Fig. 62—68) sind zwei solide aber wohlabgegrenzte Magentaschen vorhanden, die in verschiedenem Niveau einander schräg gegenüber liegen. Die tiefere von ihnen (Fig. 64, 65) liegt noch vollständig im Bereich des glatten parietalen Entoderms; aber auch die höher befindliche Tasche reicht noch nicht bis in den Grund der Ringfalte, so dass die Bildung der centralen Schlundröhre beiderseits von unten her erfolgt. An den oberen Enden beider Taschen sind Septen noch nicht vorhanden (Fig. 62—64); an ihren unteren Grenzen, wo sich beide Taschen merklich verdicken und neben ihnen sich magenrinnenähnliche Buchten entwickelt haben (Fig. 63, 65), da bestehen auch schon Septen, trotzdem der Schlund noch nicht fertiggestellt ist. In Fortsetzung dieser Septen zeigen sich daher am Tascheneingang ausgesprochene radiäre Magenfalten, theils mit, theils ohne die schrägen Flügel. Die beiden schräg gegenüberliegenden Flügelfalten (*hs*, *hs'*) gehen in der Nähe des aboralen Pols bogenförmig in einander über (Fig. 68), und trennen daher,



Textfig. 7.

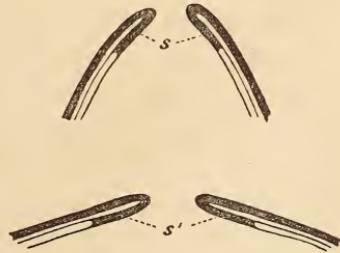
Querdurchschnitte zweier unvollkommener Magentaschen (*mg*) und Magenrinnen (*mr*) mit der sich dazwischen bildenden Flügelfalte *mf*.

wie aus den Abbildungen hervorgeht, die rinnenförmigen Fortsetzungen beider Taschen (*mt* u. *mt'*), die folglich als korrespondirende nicht gelten können. Die einfache zweite Falte der Rinne *mt* verschwindet nach kurzem Verlauf; an der Rinne *mt'* ist eine solche zweite Falte noch gar nicht entwickelt, weil die zugehörige Tasche sich unregelmäßig seitlich öffnet, so dass auch ihre ganze Innenwand in den langen Flügel der einzigen Falte übergeht (Fig. 65, 66).

Endlich sind hier noch die Längsdurchschnitte Fig. 46—53 — parallel zur Richtungsebene wie Fig. 39—43 — eines älteren Embryo zu erläutern, der trotz der bedeutenden Zunahme der Magentaschen, die den Schlund bereits allseitig umschließen, die Bildung des letzteren noch in einem Vorbereitungsstadium zeigt. Denn das Schlundepithel legt sich noch im ganzen Umkreise vom Munde aus an das Außenektoderm um, wie gleich nach dem Durchbruch der Schlundeinstülpung, und erst jenseits dieses Umschlags drängen die Magentaschen die weitere Fortsetzung des Schlundepithels nach

innen und unten, bis es an der Schlundpforte in die Tasche umbiegt. Dies lässt sich nicht nur an den mittelsten Durchschnitten (Richtungsebene) vollständig übersehen (Fig. 49), sondern auch an den von der Richtungsebene sich entfernenden Schnitten successiv feststellen, indem diesseits und jenseits des Mundes nicht gleich die Querschnitte der beiden rechtwinkelig zur Richtungsebene verlaufenden Taschen folgen, sondern vorher der beschriebene Umschlag sichtbar wird. Die vier Magenfallen, die von diesen beiden Taschen ausgehen, und deren Fortsetzungen die Magénrinnen einfassen, sind übrigens ebenfalls noch ungleich wie in den jüngeren Embryonen. Ein beiderseits korrespondirendes Paar ist stärker entwickelt, so dass es an die Schlundwand in ihrer ganzen Höhe bis zur Schlundpforte hinab anstößt und in Folge dessen auch ein Filament von der Schlundpforte mit sich hinabzieht (Fig. 46, 52, 53 *hs*); das andere Faltenpaar (*dl*) erreicht aber diese letztere, und das bis dorthin vorgerückte Schlundektoderm noch nicht, sondern nur die obere Schlundpartie. In derselben Schnittserie sind noch einige unvollständige Falten (*mf*) sichtbar, die schräg zur Richtungsebene liegen.

Diese Befunde bestätigen in präciser Weise, was schon aus den vorhin besprochenen Querschnitten entnommen werden konnte, dass nämlich das Schlundektoderm, wenn es auch selbstthätig und ringförmig geschlossen ins Innere des Embryo einwächst, dabei keineswegs eine selbständige Formbildung verfolgt. Wo und so weit ihm noch keine Magentaschen entgegen treten, da gleitet es, ähnlich wie bei der Schlundbildung anderer Thiere, einfach im Niveau des mit ihm zusammenhängenden parietalen Entoderms hin¹, und erst die heranwachsenden Magentaschen biegen es nach unten und innen um. Erscheinen sie früh und dicht an der Ringfalte, so entfernt sich auch das Schlundektoderm sofort nach der Einstülpung von dem Außenektoderm (Fig. 42, 44); entstehen die Taschen in einiger



Textfig. 8.

s, kegelförmige, *s'*, ringförmige Schlund-einstülpung.

¹ Natürlich hängt es von der Gestalt des ganzen Embryo und namentlich seines oralen Endes ab, ob das Schlundektoderm dabei flach ringförmig oder in der Form eines Kegelmantels auswächst (Textfig. 8). Wesentlich ist nur, dass es bis zur Erscheinung der Magentaschen in der gleichen Flucht mit dem parietalen Entoderm dem Außenektoderm anliegt.

Entfernung vom Munde, so zeigt es eben die stufenförmige Verbindung des parietalen und des nach innen abgebogenen Verlaufs (Fig. 49). Dieser letztere Zustand des Schlundektoderms wird in die glatte Schlundröhre dadurch übergeführt, dass die Magentaschen bis in den Grund der Ringfalte vorrücken und dabei die stufenförmige Ausbiegung des Epithels ausgleichen (Fig. 54). Sobald dies geschehen ist, zeigt die Schlundröhre einen stark umgebogenen unteren Rand (Schlundpforte); dies bedeutet einerseits unzweifelhaft das fortdauernde Vorrücken des Schlundektoderms, andererseits aber nicht minder, dass es dabei eben so wie früher dem vom Entoderm vorgeschriebenen Wege folgt.

Die Schlundbildung unserer Aktinien erreicht ihren Abschluss natürlich erst dann, wenn der Schlund allseitig von den Magentaschen umgeben ist, d. h. wenn in den Zwischenräumen, die die ersten Taschen trennen, und wo das Schlundektoderm noch dem Außenektoderm anliegt, sich ebenfalls solche Taschen eingeschoben haben und alle sich unter einander berühren. Erst durch diese Aneinanderlagerung der Taschen entstehen aus ihren zusammenstoßenden Seitenwänden echte Septen, die vorher an den isolirt erscheinenden Taschen gar nicht vorhanden sein konnten. Bevor ich mich aber über die Zahl und die Reihenfolge dieser Septen und ihrer die Schlundbildung veranlassenden Taschen auslasse, sollen die bisher erzielten Ergebnisse noch in einigen Richtungen etwas näher beleuchtet werden.

Sobald der Schlund in der angegebenen Weise fertiggestellt und der Kreis der ihn umgebenden Taschen geschlossen ist, kann von einer Fortsetzung derselben Taschenbildung nicht mehr die Rede sein; eine Vermehrung der Taschen kann dann nur noch durch Theilungen der schon vorhandenen durch frei aus dem parietalen Entoderm hervorstwachsende Falten stattfinden, wobei die neuen Taschen mit der Schlundbildung nichts mehr zu thun haben. Damit ändert sich natürlich die genetische Bedeutung der Taschenbildung so wesentlich, dass man die zweierlei Arten derselben genau aus einander halten muss. Die an der Schlundbildung beteiligten älteren Magentaschen von *Cereactis* nenne ich, wie bei *Cereanthus*, die primären; sie entstehen theilweise entfernt vom Schlunde (vgl. Fig. 64*mt'*) und gelegentlich selbst vor seiner Einstülpung (Fig. 45), also unabhängig von ihm und eben so unabhängig von ihren Septen, die erst nachträglich durch die zusammenstoßenden Taschen gebildet werden. Die aus Theilungen der primären Taschen hervorgehenden

sekundären Magentaschen sind dagegen rein passive Folgeerscheinungen der selbständig einwachsenden Theilungssepten und als solche an keinerlei Neubildungen (Schlundröhre, Septen) theiligt.

Allerdings stehen auch die primären Taschen mit den paarigen Falten in Verbindung, die von beiden Seiten des Taschenostiums ausgehen und in der Regel vor der Taschenbildung vorhanden sind. Aber da recht häufig eine dieser Falten entweder ganz fehlt (Fig. 57—60, 64—66) oder erst in einigem Abstand von der Tasche beginnt (Fig. 45), so muss davon Abstand genommen werden, die Taschen als eine Art von Fortsetzung der aufwärts wachsenden Faltenpaare oder umgekehrt anzusehen. Bei *Cereanthus* geht überdies die Entwicklung der primären Richtungstaschen derjenigen der Richtungsfalten voraus, so dass dabei eine Abhängigkeit der Taschen von den Falten, wie bei der sekundären Taschenbildung, gar nicht in Frage kommt. Auf der anderen Seite ist aber doch eine gewisse genetische Beziehung zwischen beiden Theilen nicht zu verkennen. Die Falten der primären Taschen entwickeln sich erstens stets in denselben Meridianen wie deren Seitenränder oder die künftigen Septen, so dass beide Theile, Falten und Septen, später eben so einheitlich erscheinen wie die sekundären Bildungen derselben Art, nämlich die Theilungsfalten, die unterhalb des Schlundes freie Falten bleiben, neben ihm aber zu Septen werden. Wenn ferner eine primäre Tasche auf einer Seite in der Entwicklung zurückgeblieben ist, unvollständig erscheint, so wiederholt sich dies regelmäßig an der zugehörigen Falte. Dieser Zusammenhang ihrer Lagebeziehungen und ihres Wachstums weist auf eine gemeinsame Grundursache hin, die ich in der wenigstens im Anfange unverkennbaren und durch die analogen Erscheinungen bei *Cereanthus* bestätigten meridionalen Entodermplatte finde, die zwischen beiden Falten liegt (Fig. 39, 42). Denn indem schon die Verdickung dieses Entodermstreifens auf ein verstärktes Wachstum hindeutet, so versteht es sich, dass das letztere an beiden Seitenrändern die meridionalen Falten, am oberen Ende den zungenförmigen Fortsatz erzeugt, der zur Tasche wird, so dass beiderlei Theile, trotz der gemeinsamen Bildungsursache dennoch unabhängig von einander entstehen und auf der anderen Seite doch wieder gemeinsam in der Entwicklung zurückbleiben, wenn jenes Wachstum sich zuerst einseitig äußert. Weiter folgt daraus, dass die primäre Tasche unter allen Umständen eine einfache einheitliche Bildung ist, und dass die angeschlossenen zwei Falten, als die beiden Ränder

einer und derselben Platte, ein genetisch zusammengehörendes Paar darstellen, auch wenn sie nach einander auftreten.

3. Die Reihenfolge der Magentaschen und -falten bis zum achtzähligen Stadium.

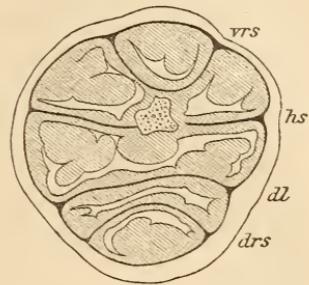
Die Abgrenzung einer solchen Periode bis zum vollendeten Szähligen Stadium ist ganz natürlich, da das letztere in der Regel einen gewissen Ruhepunkt in der Entwicklung der Aktinien und Steinkorallen darstellt. Nach der bisherigen Übung wird die Reihenfolge der Strahlgliederung in dieser Periode durch die Bezeichnung eines 1. bis 4. Paares von Septen oder Falten angegeben. Wie aber schon aus den voranstehenden Beobachtungen hervorgeht, ist eine solche Bezeichnung in mehrfacher Hinsicht nicht angebracht; ich wähle daher für die Beschreibung solche Namen aller peripharyngealen Bildungen, die sich aus der bekannten Orientirung der Szähligen Larven ergeben. Dort bestehen neben den diametral entgegengesetzten zwei Richtungstaschen — eine dorsale und eine ventrale — 3 Paare seitlicher Taschen, die ich als Mitteltaschen, als dorso-laterale und ventrolaterale Taschen unterscheide (s. Textfig. 18). Die Richtungssepten bilden ein dorsales und ein ventrales Paar; von den vier seitlichen Septen werden aber, wie bei den Taschen, die Gegenstücke paarweise zusammengefasst: das in die ventrale Körperhälfte fallende Paar sind die Hauptsepten, das andere die dorso-lateralen Septen. Die zugehörigen Magenfaltten führen, so weit nöthig, dieselben Namen¹. Ihre Korrespondenz von einer Körperseite zur anderen ist in Folge häufiger Unregelmäßigkeiten ihres Erscheinens und ihrer Abstände aus ihrer Lage allein nicht immer sicher zu erkennen. Ganz zweifellos ergibt sie sich aber aus einem Merkmal, das in der Regel schon sehr früh erscheint und sich erst in der fertigen Szähligen Larve oder noch später verwischt und schwindet: die paarig korrespondirenden Falten gehen im Grunde des Magens bogenförmig in einander über (Textfig. 9).

Die Unterscheidung der dorsalen und ventralen Seite stützt sich bekanntlich auf die Anordnung der septalen Längsmuskeln

¹ Es wurde bisher zwischen Septen und Falten wenig Unterschied gemacht, weil jedes Septum für eine mit dem Schlunde nachträglich verbundene Falte galt. Nachdem sich aber gezeigt hat, dass die Septen der primären Taschen mit den Falten genetisch nichts zu thun haben, müssen diese beiderlei Theile, wo Verwechslungen und Missverständnisse drohen, genau aus einander gehalten werden.

(s. o. p. 296). Da diese aber frühestens im fertigen Szähligen Stadium, häufig erst später erscheinen, so fehlte bisher die Möglichkeit, jene beiden Körperseiten auch schon auf früheren Entwicklungsstufen sicher zu bestimmen und danach die ganze jeweilige Gliederung zu orientiren. Nach meinen Befunden giebt es aber ein sehr gutes Kennzeichen dafür in der besonderen Ausbildung der Hauptfalten, die als Fortsetzung der Hauptsepten, gleich diesen der ventralen Körperhälfte angehören. Sie besitzen nämlich bis zum Szähligen Stadium und meist noch darüber hinaus ganz allein an ihrer Wurzel die erwähnten zwei Flügel, Fortsetzungen der angrenzenden Abschnitte des Schlundfortenrandes. Diese alsbald vom Ektoderm überzogenen Flügel oder die Anlagen der Filamente sind bisweilen unregelmäßig krausenförmig und oft allerdings nur oder überwiegend an einer Hauptfalte entwickelt, aber schon von Anfang an vorhanden; ich habe sie kaum einmal vollkommen vermisst. Die anderen Falten erhalten solche Filamente frühestens am Ausgange des Szähligen Stadiums, in der Regel noch später und zuerst gewöhnlich in einfacher Form, als cylindrische Säume, so dass die Hauptfalten noch länger kenntlich bleiben und die Orientirung auch ohne die septalen Längsmuskeln ermöglichen.

Mit Hilfe dieser Orientirung auf den verschiedenen Entwicklungsstufen ist es auch leicht, die zeitliche Reihenfolge der Falten festzustellen, worauf bei der Untersuchung der Gliederung bisher allein Gewicht gelegt wurde, obgleich diese Feststellung in Ermangelung genügender Merkmale der einzelnen Falten unsicher bleiben musste. Die von LACAZE-DUTHIERS (44) für *Actinia mesembrianthemum* angegebene Reihenfolge: 1) Hauptfalten, 2) dorsale Richtungsfalten, 3) ventrale Richtungsfalten, 4) dorsolaterale Falten — wurde von HERTWIG (32) und WILSON (57), denen sich CERFONTAINE (15) speciell für *Cereactis* anschloss, für Hexaktinien und Korallen dahin abgeändert, dass 1) die Hauptfalten, 2) die dorsolateralen Falten, 3) die ventralen Richtungsfalten, 4) die dorsalen Richtungsfalten auf einander folgen sollten. Aber auch diese Reihenfolge ist nach meinen Beobachtungen an *Cereactis* nicht ganz richtig, indem die dorsalen Richtungsfalten



Textfig. 9.

Querdurchschnitt durch die Basis einer Szähligen *Cereactis*larve. *vrs*, *drs*, Richtungsfalten; *hs*, Hauptfalten; *dl*, dorsolaterale Falten; in der Mitte ist eine Einbuchtung der Fußplatte ange-schnitten.

den ventralen vorausgehen. Indessen erleidet diese Regel häufige Ausnahmen, sei es, dass die Paare 1 und 2 nicht nach einander, sondern gleichzeitig auftreten (Fig. 39—43), oder dass umgekehrt die beiden Stücke jedes der vier Paare statt gleichzeitig zu entstehen auf einander folgen. Einen Wechsel in der von mir angegebenen Zeitfolge der Paare 3 und 4, also die HERTWIG'sche Reihenfolge habe ich nur einmal beobachtet. Übrigens ist man sehr leicht Täuschungen über den wahren Sachverhalt ausgesetzt, sobald man nicht die ganzen Schnittserien von der Schlundpforte an abwärts durchmustert; denn da auch gleichzeitig entstandene Falten eine sehr verschiedene Ausdehnung haben und manche Falten unterbrochen angelegt werden (s. o. p. 322), so können einzelne Querdurchschnitte Falten vermissen lassen, die thatsächlich vorhanden sind. Diese Ungleichheit des Wachstums vereinigt sich also mit dem häufigen Wechsel der Reihenfolge zu einer wirklichen Herrschaft der Unregelmäßigkeit in der Bildung der Magenfalten, so dass daraus auf einen bestimmten ursprünglichen Typus zu schließen kaum möglich ist.

Nach einem solchen Typus der Faltenbildung zu suchen, hat aber auch nach meinen oben mitgetheilten Beobachtungen keinen rechten Sinn mehr. So lange alle Magentaschen für Erzeugnisse von frei hervorstehenden Magenfalten angesehen wurden, mussten allerdings die letzteren als die unter allen Umständen frühesten peripharyngealen Theile gelten, die ganz selbständig die gesammte Gliederung bestimmten, so dass ihre Reihenfolge und ihre Lagebeziehungen für die ganze Entwicklung der Polypen maßgebend waren. Nachdem sich aber gezeigt hat, dass bei *Cereactis* eben so wie bei *Cereanthus* die ersten Magentaschen unabhängig von den ersten Magenfalten entstehen (primäre Magentaschen), und dass die letzteren bloß auf die Gegend unterhalb des Schlundes beschränkte Begleiterscheinungen jener Taschenbildung sind, wird natürlich in der Anordnung und Zeitfolge der primären Magentaschen der Ausdruck der ursprünglichen peripharyngealen Gliederung zu suchen sein, der sich die darunter angeschlossenen Magenfalten nicht nach ihrer wechselnden Reihenfolge, sondern nach ihren genetischen Beziehungen, nämlich nach ihrer paarigen Zugehörigkeit zum selben Wachstumsstreifen unterordnen. Erst nach dem Abschluss dieser primären Bildungen beginnt die grundsätzliche Bedeutung der späteren Theilungsfalten als der die weitere Gliederung ausführenden Theile. Es zerfällt daher der Verlauf der gesammten Gliederung

unserer Polypen in zwei natürliche Abschnitte, wovon der erste die Anordnung der primären Magentaschen, der zweite die Reihenfolge der Magenfaltten, die zur Bildung der sekundären Taschen führen, umfasst. Der letztere Abschnitt wird dann durch das 8zählige Stadium in zwei Perioden zerlegt.

Die Reihenfolge der primären Magentaschen von *Cereactis* ist nicht so regelmäßig wie diejenige von *Cereanthus*, sondern erleidet mancherlei Abweichungen; trotz derselben ist freilich eine bestimmte Regel nicht zu verkennen. Nach der Mehrzahl der von mir untersuchten Larven zu schließen, entstehen zuerst zwei einander diametral gegenüberliegende primäre Magentaschen, die durch zwei größere aber ungleiche Zwischenräume von einander getrennt werden (Taf. XVIII); in einem Fall (Fig. 39—43) war eine von den beiden Taschen noch in der Entwicklung zurückgeblieben, aber durch die bis an den Schlund reichende meridionale Entodermplatte deutlich vorgebildet (p. 320). Jeder dieser Taschen schließen sich abwärts in der Regel zwei Magentaschen an, von denen eine bereits durch die Flügelform an ihrem oberen Ende, theils durch ihre Ausdehnung bis zum aboralen Pol, wo sie bereits mit dem Gegenstück zusammenhängen kann, als Hauptfalte gekennzeichnet ist¹. Die ventralen Richtungsfalten, die später auf einer Seite neben den Hauptfaltten liegen, entstehen, wie gesagt, zu allerletzt von den acht Falten; folglich können jene ersten, aber weniger vollständigen Seitenstücke der Hauptfaltten nur die dorsolateralen Falten sein. Die zugehörigen ersten Taschen sind dann natürlich die Mitteltaschen (vgl. Fig. 45). Sie liegen nicht immer genau in einer Kreuzachse, sondern meist der Ventralseite genähert. Die größte Unregelmäßigkeit zeigte sich in einem Embryo (Fig. 55—61), in dem von den Magenfaltten nur die Hauptfaltten vorhanden waren. Es war dort nämlich nur die linke Mitteltasche und neben ihr eine ventrale Tasche angelegt, die rechte Mitteltasche dagegen kaum angedeutet.

Aus der Durchschnittsserie eines etwas älteren Embryo (Fig. 46 bis 53) war zu entnehmen, dass die vorhin erwähnten Zwischenräume zwischen den beiden Mitteltaschen von zwei größeren Taschen, einer dorsalen und einer ventralen, ausgefüllt waren. Unterhalb dieser letzteren waren freilich schon neue Falten sichtbar, die aber die

¹ In einem Embryo (Fig. 62—68) fand sich die schon beschriebene Abnormität, dass die beiden Hauptfaltten diagonal, d. h. die Verbindungsebene der zwei anderen Falten kreuzend, gegenüberlagen und zusammenhingen.

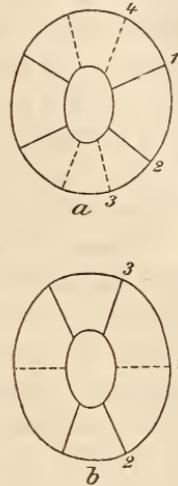
Schlundregion noch nicht erreichten und daher für die Taschenbildung noch von keiner Bedeutung waren. Mehr als die genannten vier primären Taschen, nämlich die beiden Mitteltaschen und die zwei sie trennenden großen Taschen, die dorsale und die ventrale, habe ich niemals gesehen; eben so wenig aber auch zwei oder drei primäre Taschen, die den Schlund allseitig umkreist und daher eine weitere Vermehrung der primären Taschen ausgeschlossen hätten. Wo es weniger als vier primäre Taschen gab, da befanden sich an Stelle der fehlenden die genannten Zwischenräume. Die Embryonen von *Cereactis* entwickeln also normalerweise vier primäre Magentaschen, und zwar zuerst zwei zu beiden Seiten der Richtungsebene, die späteren Mitteltaschen, und dann das kreuzweise dazu sich einschaltende Paar, die dorsale und die ventrale Tasche. Daran wird natürlich durch den Umstand nichts geändert, dass jedes Paar ausnahmsweise oder regelmäßig, was zu entscheiden kaum möglich ist, nicht ganz gleichzeitig entsteht; denn die Hauptsache bleibt die Vierzahl aller primären Taschen und ihre Anordnung in zwei sich kreuzenden und auf einander folgenden Paaren.

Es bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung, dass dieses Verhalten der primären Magentaschen von *Cereactis* genau mit demjenigen von *Cereanthus* übereinstimmt. Denn dass bei *Cereanthus* die seitlichen primären Taschen die Taschen der Richtungsebene an Größe bedeutend übertreffen, während bei *Cereactis* gerade das Gegentheil zutrifft, kommt natürlich für die Homologie nicht in Betracht; und selbst die frühzeitige Halbierung der Seitentaschen von *Cereanthus*, was an den entsprechenden Mitteltaschen von *Cereactis* erst nach dem Szähligen Stadium geschieht, kann die ursprüngliche Übereinstimmung beider Formen nicht berühren. Dagegen hat dieses frühe Auftreten der ersten Theilungssepten von *Cereanthus* und ihre übrige Verschiedenheit von den ersten Theilungssepten der *Cereactis* (zwei Paar Richtungssepten) zur Folge, dass die Reihenfolge aller Septen und Taschen in beiden Fällen von Anfang an mit jener Homologie in Widerspruch steht (Textfig. 10). Homolog sind: die ungetheilten Seitentaschen von *Cereanthus* (erstes Paar) und die Mitteltaschen von *Cereactis* (erstes Paar), dann die beiden Richtungstaschen von *Cereanthus* (drittes Paar) und die dorsoventralen Taschen von *Cereactis* (zweites Paar); homolog sind ferner: die vier Richtungssepten von *Cereanthus* (zweites und drittes Paar) und die Haupt- und dorsolateralen Septen von *Cereactis* (erstes und zweites Paar). Es steht also außer aller Frage,

dass die Zeitfolge der peripharyngealen Bildungen dieser Polypen von keiner Bedeutung für ihre Homologie ist, die sich nicht auf die vier ersten Taschen überhaupt, sondern auf die vier primären Taschen beschränkt.

Bedeutsamer ist dagegen ein anderer Unterschied beider Aktinienformen während der Entwicklung ihrer vier primären Taschen: bei *Cereanthus* entstehen sie ganz regelmäßig, bei *Cereactis* nicht selten unregelmäßig. Ich lege dabei kein Gewicht auf die Ausnahmen von der normalen Reihenfolge dieser Taschen, sondern habe nur ihre häufig unvollkommene Form im Auge. Wie wir sahen (Fig. 45, 58, 65), beginnt die Ausstülpung einer solchen Tasche auf einer Seite höher als auf der anderen; die Stützlamelle der kürzeren Seitenwand hört dann oberhalb der unteren Grenze der anderen Seitenwand und der Innenwand der Tasche auf und lässt das Taschenentoderm dort seitlich mit dem parietalen Entoderm des anstoßenden Darmraums zusammenfließen. Ist die Tasche schon hohl, so erscheint sie auf einer Seite von unten her aufgeschlitzt (Fig. 65, 66). Geht dieser Defekt einer Seitenwand bis zum Scheitel der Tasche, was nach meinen Beobachtungen bei *Cereactis* nur selten geschieht, so hört der Begriff einer wirklichen Magentasche überhaupt auf; denn es bleibt von ihr nur die einseitige Bucht neben der intakten Seitenwand übrig, was eben erst durch die später sich einstellende zweite Seitenwand zur Tasche ergänzt wird; dies dürfte ganz natürlich die Auffassung hervorrufen, dass eine solche Tasche gar keine selbständige und einheitliche Bildung ist, sondern nur durch die unabhängig von einander entwickelten beiden Seitenwände hergestellt wird.

Dieser Eindruck wird dadurch verstärkt, dass ein solcher Defekt einer primären Tasche mit einem entsprechenden Defekt der in demselben Meridian verlaufenden Magenfalte zusammenfällt (s. o. p. 327), so dass die Herstellung jener Tasche irgendwie von der vorausgehenden Entwicklung zweier nicht immer gleichzeitig auftretender Magenfalten abhängig erscheint. Allerdings habe ich die Gründe bereits angegeben, wesshalb diese Ansicht nicht stichhaltig ist; angesichts der Bedeutung des Gegenstandes halte ich es aber nicht für überflüssig, ihn unter einem etwas anderen Gesichtspunkt noch einmal zu erörtern.



Textfig. 10.

Die Reihenfolge der primären Septen (Linien) und der sekundären Septen (Punktreihen) bei *Cereactis* (a) und *Cereanthus* (b).

Die dorsolaterale Falte, um die es sich hier allein handelt, bleibt, wie wir sahen, normalerweise im Wachstum hinter der benachbarten Hauptfalte zurück, deren frühzeitige Filamentanlage schon eine relativ beschleunigte Entwicklung anzeigt. Diese ständige Asymmetrie ist aber der Ausgangspunkt für die spätere Verschiedenheit der dorsalen und ventralen Seite, also für die darin ausgesprochene Bilateral-symmetrie der Aktinienlarven. Häufig verstärkt sich nun jene Asymmetrie bei *Cereactis* in der Weise, dass die schwächere dorsolaterale Falte in der Nähe ihrer Mitteltasche zunächst nur spurenhafte vorhanden oder unterbrochen ist, und gelegentlich fehlt sie selbst ganz (Fig. 60, 61, 66). Und gerade mit dieser äußersten Verspätung der Falte verbindet sich die gleiche Erscheinung an der darüber liegenden dorsalen Seitenwand der Mitteltasche, bis in der Folge die beiden Lücken wieder ausgefüllt werden.

Diese Korrespondenz im Wachstum der primären Taschen und ihrer Magenfalten bedeutet aber, wie ich schon nachwies (s. p. 327), keineswegs einen unmittelbaren Causalzusammenhang beider Theile, sondern ist nur die Folge davon, dass sie neben einander einer gemeinsamen Grundlage entstammen, der meridionalen Entodermplatte, deren Wachstum am Seitenrande die Falte und am oberen Ende die Tasche hervorruft. Daraus folgt weiter, dass eine Verlangsamung in der Entwicklung der dorsolateralen Falte und der korrespondirenden Taschenwand, gegenüber der Hauptfalte und ihrer Taschenwand, nur der Ausdruck für ein entsprechend asymmetrisches Wachstum der Platte ist, so dass endlich auch der besprochene anfängliche aber nur zeitweilige Ausfall jener schwächeren Theile nur eine extreme Steigerung derselben Asymmetrie bedeutet. Diese bei *Cereactis* und wohl auch anderen Aktinien ständige, wenn auch in ihrem Maß schwankende, Asymmetrie der meridionalen Wachstumsstreifen kann aber keine ursprüngliche Eigenthümlichkeit der ersten Scyphopolypen gewesen sein, die doch nur als regelmäßige Strahlformen gedacht werden können. Wurde sie aber erst sekundär erworben, so gilt dies auch für ihre asymmetrischen Folgeerscheinungen: die primären Magentaschen entstanden also ursprünglich ganz symmetrisch, vollständig und einheitlich, und alle abweichenden Erscheinungen, mögen sie noch so häufig auftreten, ja zur Regel werden, so dass die primäre Taschenbildung ganz in Wegfall kommt, können nur als Ausnahme oder doch nur als sekundär abgeänderte Entwicklungsvorgänge aufgefasst werden.

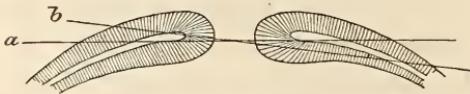
Nach dieser Auseinandersetzung wende ich mich zur Untersuchung darüber, in wie weit die früheren Beobachtungen über die Entwicklung anderer Zoantharien mit meinen Ergebnissen bezüglich der ersten vier Taschen und Falten übereinstimmen. Die von LACAZE-DUTHIERS an *Actinia mesembryanthemum* (44) und von KOWALEWSKY an einer nahe verwandten Aktinie (40) angestellten Untersuchungen ergaben als einzige sichere Thatsache, dass die Hauptfalten allen anderen Falten stets vorangehen; über die eigentlichen Magentaschen und Septen wird nichts mitgetheilt, da sie von den Magenrinnen und Falten gar nicht unterschieden werden. LACAZE-DUTHIERS kennt ferner das 4zählige Stadium, KOWALEWSKY lässt dagegen auf das 2zählige Stadium gleich ein 6zähliges folgen. — An *Rhodactis st. thomae* vermochte McMURRICH (47) in Ermangelung ausreichenden Materials nur andeutungsweise die Beobachtungen H. WILSON's an *Manicina* (s. u.) zu bestätigen. CERFONTAINE giebt an, dass die Falten von *Cereactis aurantiaca* genau in derselben Reihenfolge wie bei *Manicina* erscheinen, nämlich zuerst die Hauptfalten, dann die dorsolateralen Falten (15). Weder sein Text noch seine Abbildungen lassen annehmen, dass er mehr als Querdurchschnitte durch die mittlere Höhe der Embryonen gesehen hat; sonst hätte er finden müssen, dass jene Bilder nicht einmal über die wirkliche Faltenbildung einen vollen Aufschluss geben, für die peripharyngeale Gliederung aber völlig bedeutungslos sind. So habe ich mich auf die Vergleiche mit WILSON's eingehenden Beobachtungen an *Manicina* (57) beschränken müssen¹.

Nach ihm geht die Entwicklung dieser Koralle bis zum 4zähligen Stadium in ganz anderer Weise vor sich als bei *Cereactis*. Der Schlund soll sich in das noch ungesonderte entodermale Syncytium so einsenken, dass er ringsum von dem letzteren, also gewissermaßen von einer noch ganz indifferenten ringförmigen Magentaschenanlage umschlossen ist, die dann durch Septen in die einzelnen Magentaschen getheilt würde. Dies hieße natürlich, dass der Schlund von *Manicina* seine definitive Gestalt und Lage ganz selbständig, unbeeinflusst durch irgend welche Magentaschen erhält, ja die Gesamtanlage der letzteren selbst hervorruft und, wie wir noch sehen werden, ihre zwei ersten Theilungen durch seine eigene Thätigkeit bewirkt. Ein so schroffer Gegensatz zwischen Aktinien

¹ Die Untersuchung v. KOCH's an *Caryophyllia* (36) kann hier nicht in Betracht kommen, da sie erst von dem 4zähligen Stadium ausgeht.

und Korallen wäre an sich sehr auffallend, müsste aber angesichts der bestimmten Angaben H. WILSON's vorläufig zugestanden werden, wenn nicht seine bezüglichen Abbildungen sich ungezwungen im Sinne meiner Darstellung von *Cereactis* erklären ließen.

Die angebliche centrale Einstülpung der Schlundröhre von *Manicina* wird scheinbar am vollkommensten durch WILSON's Fig. 7 illustriert, wo der innerste Ring von radiär gestellten Zellen von dem Syncytium ebenfalls ringförmig umschlossen, also in dasselbe central eingesenkt erscheint. Bei dieser Deutung vermisste ich aber die scharf kontourirte Stützlamelle, die die Schlundröhre als Fortsetzung des äußeren Ektoderms überziehen muss; statt dessen zeigt sich in unserer Figur an der Außengrenze des Schlundektoderms ein unregelmäßiges Ineinandergreifen seiner Zellen und des Syncytiums (vgl. Textfig. 12), was zu einem richtigen Querdurchschnitt der Schlundröhre gar nicht passt. Genau dasselbe Bild bietet dagegen meine Fig. 56 von *Cereactis*, wo der Durchschnitt in der Weise durch eine einfache Ringfalte der Schlundeinstülpung hindurchgeht, dass er ihre radiären Zellen ungefähr nach ihrer Länge, die indifferenten Zellen des sich glatt anschließenden parietalen Entoderms (= dem Syncytium von *Manicina*) dagegen schräg trifft (vgl. Textfig. 11 a).



Textfig. 11.

a, Richtung eines wagerechten, *b*, eines schrägen Querdurchschnittes durch die Ringfalte.

dies sich wirklich so verhält, beweist derselbe Durchschnitt dadurch, dass an einer Seite eine wirkliche und daher durch eine deutliche Stützlamelle vom Schlundepithel getrennte

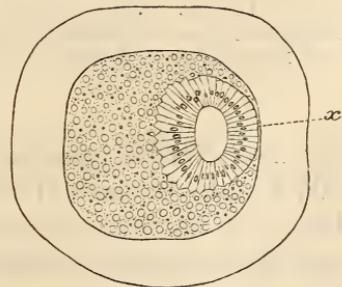
Magentaschenanlage vorliegt; folglich kann dieses Epithel in den übrigen $\frac{3}{4}$ des Umfangs nicht ebenfalls von solchen Anlagen umgeben und vom Außenektoderm abgedrängt sein, sondern sich nur glatt in das parietale Entoderm umschlagen. Daher kann ich auch die angezogene Figur WILSON's nur in demselben Sinn deuten und vermisste auch in seinen übrigen Abbildungen eine einwandfreie Begründung seiner Annahme, dass der Schlund der *Manicina*-Embryonen frei in das entodermale Syncytium eintaucht.

Diese Annahme wird auch durch die Darstellung WILSON's, wie die beiden Hauptfalten und -septen von *Manicina* entstehen, nicht gerade unterstützt. WILSON sah den Schlund gleich nach der Einstülpung an einer oder zwei einander gegenüberliegenden Stellen das Außenektoderm berühren, woraus er schloss, dass der vorher angeblich

central eingesenkte Schlund erst nach einer, dann nach der anderen Seite sich bis zum Außenektoderm verlagerte und dabei das ihn umgebende Entoderm theilte. Indem er sich darauf von der Außenwand wieder entfernte, zöge er von der parietalen Stützmembran eine radiäre Lamelle mit sich, wodurch das ringförmige Entoderm dauernd getheilt und nach der Aushöhlung der getrennten Stücke von unten her in zwei Magentaschen mit ihren Septen verwandelt würde.

Es liegt auf der Hand, dass diese oder eine ähnliche Auffassung von der Bildung der ersten Magentaschen und Septen ganz nothwendig ist, sobald man von der Voraussetzung ausgeht, dass der Schlund sich vorher in einer centralen Lage innerhalb des soliden Entoderms befand. Da jedoch diese Voraussetzung sich als nicht stichhaltig erwiesen hat, so ist auch die bezeichnete Vorstellung von der ersten Taschen- und Septenbildung weder nöthig noch möglich. Und in der That enthalten auch WILSON's Abbildungen nichts, was seine Deutung, namentlich die befremdliche Oscillation des embryonalen Schlundes, evident machte.

Es können hier nur die Querschnitte WILSON's in Betracht kommen, da die einzelnen Längsdurchschnitte über das Verhalten der Theile im ganzen Umkreise des Schlundes keinen Aufschluss geben. Von den bezüglichen Querschnitten stellt nun Fig. 11 einen schrägen Schnitt dar, der auf einer Seite unterhalb des Schlundes hindurchging, also für unsere Zwecke ebenfalls wenig brauchbar ist. In einem vollständigen Querschnitt eines ähnlichen Schlundes (Fig. 9) liegt der letztere auf einer Seite dem Außenektoderm an und ist im übrigen Umfang von ihm scheinbar durch das indifferente massige Entoderm getrennt (Textfig. 12). Aber wiederum zeigt sich dort die unbestimmte undulirende Begrenzung des Schlundektoderms gegen das Entoderm, ohne eine Stützlamelle, die sich erst in der Nähe jener Anlagerung des Schlundes an das Außenektoderm einstellt. Wie aus meiner Besprechung der Fig. 7 (s. o. p. 336) hervorgeht, handelt es sich also in Fig. 9 um einen Durchschnitt, der einerseits nur die Ringfalte selbst, gegenüber aber ihre glatte Fortsetzung in das parietale Entoderm traf (Textfig. 11*b*); d. h. in diesem Embryo von

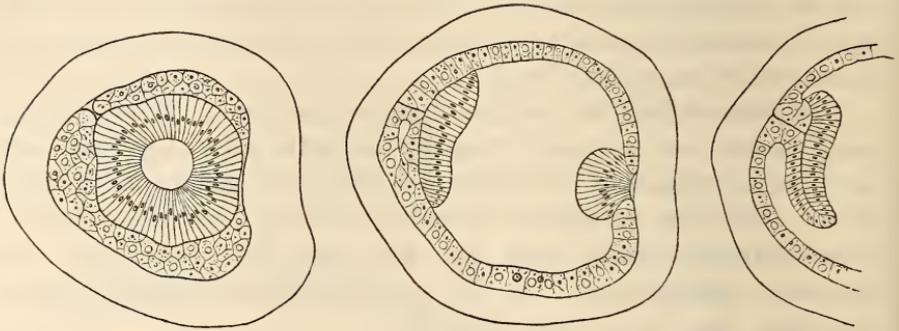


Textfig. 12.

Durchschnitt durch einen Embryo von *Manicina* nach H. WILSON. *x*, Anlagerung des Schlundes an das Außenektoderm.

Manicina ist so wenig wie in den Embryonen von *Cereactis* eine wirkliche, ringförmige Magentaschenanlage um den Schlund vorhanden, der vielmehr vom Munde aus sich glatt in das parietale Entoderm umschlägt. Wenn aber dort, wo die Stützlamelle zu beiden Seiten von x sichtbar wird, das Entoderm vielleicht im Begriff war, zungenförmig zwischen Schlund und Außenektoderm einzuwachsen, so wäre dies eben ein aktiver Entwicklungsvorgang des Entoderms, die erste Anlage von einseitigen primären Magentaschen, wie ich sie vorhin von *Cereactis* beschrieb.

Der WILSON'sche Querschnitt 14 geht, wie die vorher vermisste, jetzt aber vorhandene peripharyngeale Stützlamelle beweist, in der That durch einen central verlagerten, von zwei soliden Magentaschenanlagen umschlossenen Schlund (Textfig. 13); diese Magentaschen stoßen auf einer Seite noch nicht, auf der anderen Seite erst



Textfig. 13.

Durchschnitt durch einen Embryo von *Manicina* nach H. WILSON.

Textfig. 14.

Durchschnitt durch einen Embryo von *Manicina* nach H. WILSON.

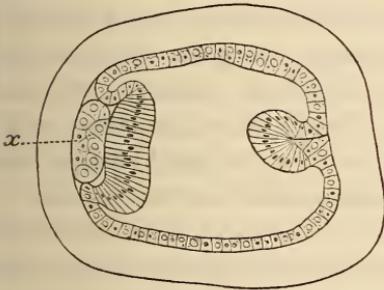
Textfig. 15.

Durchschnitt durch einen Embryo von *Manicina* nach H. WILSON.

mit zwei Kanten zusammen, so dass auch noch keine Septen gebildet sind. Darunter (Textfig. 14, 15) befinden sich aber zwei wirkliche, von Ektoderm überzogene Magenfallen, die nach diesem Befund nur die Hauptfallen sein können. Da eine ringförmige Magentaschenanlage, wie wir sahen, vorher nicht bestand, so können die zwei eben erwähnten Taschen auch nicht als Theilungsprodukte einer solchen Anlage aufgefasst werden (WILSON), sondern müssen als selbständige Auswüchse des Entoderms den Schlund vom Außenektoderm abgehoben haben, d. h. es sind echte primäre Magentaschen in dem von mir erläuterten Sinn. Wegen der vollständigen Umkreisung des Schlundes entsprechen sie aber allen vier primären Taschen von *Cereactis* und *Cereanthus*, so zwar dass, da ihre Grenzen

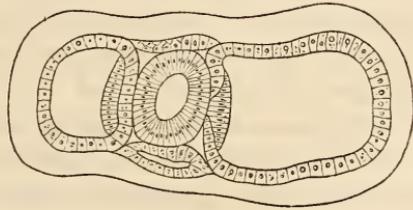
in die Meridiane der beiden Hauptfalten fallen, die kleinere Tasche die ventrale Magentasche darstellt, die größere beide Mitteltaschen und die dorsale Tasche umfasst.

Grundsätzlich ist also durch diese nach meiner Ansicht einzig mögliche Erläuterung der WILSON'schen Beobachtungen bereits eine Übereinstimmung der Korallen mit den Aktinien hinsichtlich der ersten peripharyngealen Bildungen erzielt: in beiden Gruppen ist der Schlund Anfangs an das Außenektoderm umgeschlagen und in gleicher Flucht mit dem parietalen Entoderm, und wird erst in der Folge durch selbständig aus dem Entoderm aufwachsende und ihn umkreisende, d. h. eben primäre Magentaschen in die centrale Lage gebracht. Aber auch der Unterschied, dass es bei den Aktinien vier, bei den Korallen scheinbar nur zwei Taschen von ungleichem Umfang und sehr ungleichem Werth sind, erweist sich nicht als ein ursprünglicher und durchgängiger. Denn schon in dem zuletzt besprochenen Embryo von *Manicina* findet sich unmittelbar unter der Schlundpforte (Textfig. 14, 15) eine Bildung, die durchaus mit den unvollkommenen Mitteltaschen von *Cereactis* (Fig. 65, 66) überein-



Textfig. 16.

Durchschnitt durch einen Embryo von *Manicina*
nach H. WILSON. x, primäre Magentasche.



Textfig. 17.

Durchschnitt durch einen Embryo von *Manicina*
nach H. WILSON.

stimmt; und dies wird dadurch bestätigt, dass in der Durchschnittsreihe Fig. 30—33 von WILSON an derselben Stelle eine vollständige primäre Taschenanlage dargestellt ist (Textfig. 16 x), so dass also neben bloß zwei auch drei primäre Magentaschen vorkommen. Endlich zeigt die Serie Fig. 43—45 einen 4zähligen Embryo mit zwei noch ganz platten Mitteltaschen, von denen eine sogar noch solid war (Textfig. 17); diese letztere konnte daher nur primär entstanden und nicht durch ein Theilungsseptum abgegrenzt sein, da ein solches als freie Ektodermfalte innerhalb einer soliden Entodermmasse ein

Uunding ist¹. Aber auch an der anderen Mitteltasche erscheinen die Septen zu unvollkommen, um eins davon von einer frei hervorgewachsenen Falte abzuleiten, so dass es danach nicht ausgeschlossen ist, dass bei *Manicina* neben zwei und drei primären Magentaschen die typische Vierzahl derselben vorkommt.

WILSON selbst bezeichnet den Befund seiner Fig. 30—33 (Textfig. 16) als eine Ausnahme und versichert auf das Bestimmteste, dass bei *Manicina* alle Septen nach den zwei ersten selbständig entstanden und nicht durch das Zusammenrücken der Taschen, die vielmehr erst durch die Theilungssepten geschaffen würden. Die Richtigkeit dieser Angaben vorausgesetzt, würden sie doch zunächst nichts weiter besagen, als dass die zwei Mitteltaschen bei *Manicina* in der Regel rückgebildet erscheinen. Denn wenn W. weiter annimmt, dass jene Ausnahmen nicht Reste ursprünglicher Zustände, sondern gelegentliche Neubildungen wären, von denen aus erst die primären Magentaschen, wie sie nach meinen Beobachtungen bei *Scyphomedusen* vorkommen — W. kannte damals noch keine anderen Beispiele für solche Taschenbildung — sich herausgebildet hätten, so kann ich ihm darin im Hinblick auf meine Beobachtungen an den Aktinien nicht zustimmen. Denn dass bei *Manicina* die Mitteltaschen, wie es scheint, nur selten vollkommen primär erscheinen, ist ganz untergeordnet gegenüber der Thatsache, die WILSON allerdings entgangen ist, dass die zwei ersten Magentaschen dieser Koralle ohne Ausnahme echte primäre Magentaschen sind und dadurch die für die Aktinien festgestellte normale Entwicklung des Schlundes und der ersten radialen Gliederung auch für die Korallen als die ursprüngliche erweisen. Kommen aber innerhalb dieser grundsätzlich übereinstimmenden Embryonalentwicklung aller Zoantharien bei den Korallen neben der gewöhnlichen 2zähligen primären Taschenbildung alle Übergänge zur 4zähligen vor, die nachweislich die älteste Vorfahrenform der Aktinien ist, aber auch dort einzelne Rückbildungen erfährt, so bedarf es keines weiteren Nachweises mehr, dass dieselbe Rückbildung bei den Korallen eben nur weiter gegangen ist und dadurch eine entsprechend größere Entfernung dieser Gruppe von der gemeinsamen 4zähligen Ausgangsform aller Zoantharien bezeichnet.

¹ Ich nehme als selbstverständlich an, dass WILSON die Theilung nicht durch selbständig auswachsende Stützlamellen erfolgen lässt, denn dafür fehlt jeder empirische Anhaltspunkt.

Die weitere Entwicklung der *Cereactis* und der *Manicina* vom 4zähligen bis zum 8zähligen Stadium lässt sich mit wenigen Worten angeben. Wie schon erwähnt, entstehen alle Taschen nach den vier ersten ausschließlich durch Theilungen der schon vorhandenen vermittels selbständig einwachsender Falten, die, nachdem sie den Schlund erreicht haben, sich in dessen Bereich in Septen verwandeln. Die vier ersten von diesen Falten, die Richtungsfalten, bez. Richtungssepten, entwickeln sich paarweise in der dorsalen und der ventralen primären Tasche, und zwar nach den früheren Beobachtungen zuerst ventral und dann dorsal (s. o. p. 329), nach meinen Beobachtungen an *Cereactis* in der Regel umgekehrt (Fig. 45, 70, 71). Ich sah diese Falten ferner von unten aufwachsen und zuweilen bereits in der Tiefe angelegt, bevor die primäre Tasche, die sie theilen sollten, entstanden war. Mit diesem Aufwachsen aus der Tiefe hängt es offenbar zusammen, dass sowohl die dorsalen wie die ventralen Richtungsfalten gelegentlich — ich traf drei solche Fälle — mit ihren oberen Enden noch unterhalb des Schlundes bogenförmig in einander übergehen, so dass die eigentlich 8zähligen Larven nur sechs Taschen besaßen (Fig. 72, 73). Jene bogenförmige Verbindung der Richtungsfalten scheint mir anzudeuten, dass jedes Paar in einem ähnlichen genetischen Zusammenhange steht wie jede Hauptfalte mit der benachbarten dorsolateralen Falte, d. h. dass jedes Richtungsfaltenpaar zu einem gemeinsamen meridionalen Wachstumsstreifen gehört.

Wenn aber auf diese Weise die paarige Zusammengehörigkeit der beiden dorsalen und der beiden ventralen Richtungsfalten sich als eine ursprüngliche erweist, so muss um so bestimmter gegen eine Gleichstellung dieser Paare mit denen der beiden Hauptfalten und der beiden dorsolateralen Falten Einspruch erhoben werden. Die Aufstellung der beiden letzteren Paare von Gegenstücken hat nur einen praktischen Werth für die jeweilige Orientirung; ihre entsprechende zeitliche Anordnung — erst die beiden Hauptfalten, dann die beiden anderen — beruht aber thatsächlich nur auf der besprochenen Asymmetrie des ursprünglichen Verhaltens, nach welcher letzteren vielmehr die von einer Mitteltasche ausgehenden zwei Falten (eine Hauptfalte und eine dorsolaterale Falte) paarig zusammengehören. Daher können auch phyletische Schlüsse aus jener sekundär entstandenen Reihenfolge der vier ersten Falten nicht gezogen werden; denn so gut wie die zwei ersten (Mittel-) Taschen müssen

auch alle vier zugehörigen Falten als gleichzeitige betrachtet werden¹.

Die Nichtbeachtung des Unterschiedes zwischen den vier primären Falten und den Theilungsfalten, sowie die einseitige Berücksichtigung ihrer gegenwärtigen Reihenfolge hat ferner zu dem Irrthum geführt, dass die gleiche Ordnungszahl unter allen Umständen die Homologie der bezüglichen Stücke bedeute, dass also z. B. ein Szähliger Cereanthus und eine Szählige Hexaktinienlarve dieselbe Strahlordnung besäßen (BOVERI, McMURRICH). Ich zeigte aber schon (s. o. p. 332), dass die Zeitfolge und die Homologie der Septen und Falten in beiden Fällen ganz aus einander gehen: bei den Hexaktinienlarven folgen auf einander vier primäre und vier sekundäre (Theilungs-) Falten, bei Cereanthus zwei Theilungsfalten, vier primäre Falten und die übrigen Theilungsfalten (Textfig. 10).

Die 4- bis Szähligen Larven von *Cereactis* lassen die innere Gliederung äußerlich nicht richtig erkennen. Die Zahl der äußeren meridionalen Einschnürungen und Verfärbungen, sowie der knopfförmigen Tentakelanlagen bleibt stets hinter der Zahl der bereits gebildeten Taschen zurück, und erst in dem vorgeschrittenen Szähligen Stadium lässt sich diese Zahl auch äußerlich feststellen.

4. Die achtzähligen und älteren Aktinienlarven.

Solche Larven habe ich von den drei Arten: *Cereactis aurantiaca*, *Heliactis bellis* und *Bunodes gemmacea* genauer untersuchen können. Den jüngsten Szähligen Larven fehlen die septalen Muskelpolster (Längsmuskeln) durchweg; ihre Orientirung ist daher nicht anders wie an den Embryonen nur durch die Hauptsepten möglich. Am frühesten treten darauf die Muskelpolster bei *Heliactis* auf, bei *Bunodes* und *Cereactis* erst nach dem Überschreiten des Szähligen Stadiums. Bekanntlich sind sie an den Richtungssepten von den Richtungstaschen abgewendet, an den vier seitlichen Septen der ventralen Seite zugewendet (vgl. Textfig. 18a). — Eine eigentliche Mesodermbildung ist an denselben Szähligen Larven nicht wahrzunehmen; auch die Tentakel pflegen erst gegen das Ende dieser Entwicklungsstufe hervorzuwachsen.

Der Fortschritt der Entwicklung ist wesentlich an die Vermeh-

¹ BOVERI glaubte daraus, dass zuerst nur ein Faltenpaar (Hauptfalten) erscheine, auf eine älteste 2zählige Vorfahrenform schließen zu dürfen (6). Die zwei Hauptfalten allein bedeuten aber schon eine Abänderung des ursprünglichen Zustandes.

zung der Septen und Falten geknüpft. Zur Vereinfachung der folgenden Beschreibung bezeichne ich die acht ersten Taschen so, dass ich von der ventralen Richtungstasche als 1 beginnend und rechts (r) und links (l) fortschreitend die symmetrischen Seitentaschen zähle: 2^r-2^l , 3^r-3^l , 4^r-4^l ; 5 ist die dorsale Richtungstasche.

Nach zahlreichen früheren Beobachtungen entwickeln sich die Septen 9—12 gleichzeitig in den Taschen 2^r-2^l , 3^r-3^l , also als Symmetriepaare (Textfig. 18*b*). Sobald aber an diesen vier neuen Septen die Muskelpolster erscheinen, die den Nachbarn zugekehrt sind und dadurch einschließlich der beiden Richtungstaschen die sechs ersten »Binnenfächer« angelegt sind, in denen keine neuen Septen mehr entstehen, müssen die jedes Binnenfach einschließenden zwei Septen durchweg als Paare (Jochpaare) zusammengefasst werden. Diese neue Auffassung hat für die Richtungssepten keine Bedeutung, da sie schon von Anfang an, als Symmetriepaare ihre Binnenfächer, die Richtungstaschen begrenzen; die Hauptsepten und die dorsolateralen Septen werden aber durch die Aufstellung der Binnenfächer ganz neu gepaart (s. o. p. 327).

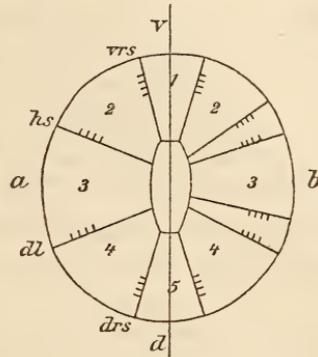
Die Umbildung der 8zähligen jungen Aktinie in eine 12zählige mit der Grundzahl 6 (Hexaktinie) kann ich für *Heliactis* und *Bunodes* bestätigen, aber nicht den angegebenen regelmäßigen Gang der Septenvermehrung; vielmehr begegneten mir nur folgende Kombinationen:

1) 9zählige Form mit einer jungen Septenanlage in 2^l (*Bunodes*);

2) 10zählige Form mit einem nicht mehr ganz jungen Septenpaar in 3^r und 3^l (*Heliactis*);

3) 11zählige Form; zu den genannten ist eine weitere Septenanlage ganz oben in 2^r hinzugekommen (*Heliactis*);

4) 12zählige Form; die Septenanlagen in 3^r , 3^l und 2^l sind gleich stark, diejenige in 2^r ganz schwach und umgekehrt wie im vorigen Fall nur in der Tiefe, weit unter dem Schlunde vorhanden (*Heliactis*). Symmetrische aber weit vorgeschrittene 12zählige Formen (Textfig. 18*b*) traf ich bei *Bunodes*.

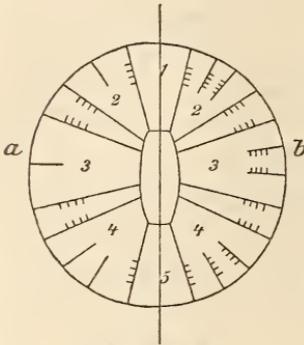


Textfig. 18.

a, 8zählige, *b*, 12zählige Hexaktinienlarve. *hs*, *dl*, *drs*, *vrs*, Haupt-, dorsolaterale Septen, dorsale und ventrale Richtungssepten.

Die vier neuen Septen entstehen also nicht gleichzeitig und beginnen bald in 2, bald in 3, einmal rechts, das andere Mal links; endlich kann dasselbe Septum, bezw. dieselbe Falte entweder ganz hoch oben oder in der Tiefe zuerst erscheinen. Die Unregelmäßigkeit ist nicht geringer als bei der Herstellung der primären Taschen; auch setzt sie sich, so weit meine Beobachtungen reichen, auf den folgenden Stufen fort.

5) 20 zähliges Stadium der Heliactis; die sechs ersten Binnenfächer sind vollständig hergestellt, in jedem dorsalen Zwischenfach ist ein Septenpaar, in den vier übrigen Zwischenfächern je ein Septum angelegt, obgleich dort ebenfalls Septenpaare zu erwarten sind (Textfig. 19 *a* und *b*). Eine weitere Unregelmäßigkeit beruht darin, dass die neuen dorsalen Septen unter dem Schlunde auf eine ansehnliche Strecke verschwinden, um dann in der Tiefe wieder aufzutauchen und gegen den aboralen Pol an Größe zuzunehmen. Dies ist eine Wiederholung der diskontinuierlichen Faltenbildung in den jüngsten Embryonen.



Textfig. 19.

a, 20zählige, *b*, 24zählige Hexaktinienlarve.

6) 21 zähliges Stadium von Heliactis; zu den eben aufgezählten Septen kam noch eins in dem linken seitlichen Zwischenfach hinzu, so dass dort statt des einfachen Septum ebenfalls ein Septenpaar vorhanden war.

7) 24 zähliges Stadium (Textfig. 19 *b*) von Bunodes; in allen sechs Zwischenfächern befinden sich Septenpaare, die beiden ventralen jedoch bloß in der Tiefe, dicht über der Fußscheibe.

Auf Grund dieser und der im vorigen Abschnitt mitgetheilten Beobachtungen über die embryonale und larvale Strahlgliederung der Hexaktinien komme ich zu dem Ergebnis, dass darin durchweg eine vollständige Unregelmäßigkeit herrscht. Allerdings ergibt sie sich in den meisten Fällen ganz unzweideutig als Folge einer zeitlichen Verschiebung, einer vorzeitigen oder verspäteten Entstehung einzelner Strahlglieder in regelmäßigen Formen und kann schon deshalb keine ursprüngliche Erscheinung sein. Um aber jene ursprünglichen Grundformen überall sicher wiederzuerkennen, sind umfassendere Vergleiche nöthig, die noch andere Momente als die zeitliche Verschiebung zu berücksichtigen haben.

Bis zum Szähligen Stadium ist es nicht schwer, als die wirkliche Grundform unserer Aktinien die strahlige herauszufinden (Textfig. 10a). Denn da die beiden (primären) Mitteltaschen und ihre vier Falten als ursprünglich gleichzeitige aufzufassen sind, so ist die erste Strahlgliederung eine biradiale; und durch das Hinzutreten der zwei weiteren primären Taschen und der vier Richtungsfalten wird daran nichts weiter geändert, als dass jene Gliederung in eine einfach radiale übergeht. Allerdings wird in dieser ganzen Periode der Schein einer bilateralen Grundform dadurch hervorgerufen, dass die beiden der Ventralhälfte angehörigen Hauptfalten durch ihre Länge und ihre Filamente einen Gegensatz von Rücken- und Bauchseite bestimmen (Fig. 73). Dies beruht aber ebenfalls nur auf einem zeitlichen Vorsprung der Hauptfalten vor den dorsolateralen, der schon im Szähligen Stadium durch die Entwicklung der Filamente an den dorsolateralen Falten ausgeglichen wird. So bleibt bis zum Szähligen Stadium die strahlige Grundform bestehen, wenn auch aus anderen Gründen die 4zählige Form von allen folgenden scharf zu trennen ist.

Ganz anders steht es mit der Abänderung der strahligen Grundform durch die Entwicklung der einseitigen Muskelpolster in den Septen und Falten der Szähligen Larven. Allerdings besteht die dadurch erzeugte Bilateralsymmetrie (Textfig. 18a) nur sehr kurze Zeit, da durch die Entwicklung der nächsten vier Septen und der seitlichen Binnenfächer wieder eine ausgesprochene biradiale Form geschaffen und jene Bilateralsymmetrie beseitigt wird (Textfig. 18b). Trotzdem darf sie nicht eben so wie im 2- und 6zähligen Stadium aus einer verspäteten Bildung der neunten bis zwölften Falte und deshalb ebenfalls für belanglos erklärt werden. Denn in jenen früheren Stadien sind die nachrückenden Falten ursprüngliche Seiten- und Gegenstücke der vorher gebildeten Falten, die daher gelegentlich oder selbst in der Regel gleichzeitig mit ihnen auftreten; die neunte bis zwölfte Theilungsfalten gehören aber genetisch gar nicht zu den Haupt- und dorsolateralen Falten, deren ursprüngliche Beziehungen sie nur durch die neugebildeten einseitigen Muskelpolster verdecken und durch die neue Beziehung zu den Binnenfächern ersetzen. Mit andern Worten: im ersten Fall ist die Bilateralsymmetrie eine alsbald wieder ausgeglichene Unregelmäßigkeit einer Strahlform; im anderen Fall wird aber die Strahlform durch eine Neubildung (Muskelpolster) bilateral, um durch weitere Neubildungen (neunte bis zwölfte Theilungsfalten) zur ersten Grundform zurückzukehren.

Zu den zwei ersten, schon erwähnten Grundformen unserer Atinien, der 4- und der 8zähligen Strahlform, käme also eine 8zählige Bilateralform hinzu, die alsdann in die 12, 24zählige etc. biradiale Strahlform mit der Grundzahl sechs übergeht¹. Es ist also jene Bilateralform für die meisten recenten Aktinien und Korallen eine bereits überholte Vorfahrenform, die wahrscheinlich unter anderen als den gegenwärtig maßgebenden Lebensbedingungen dieser Thiere entstand.

Über diesen Wechsel der Grundform bei jenen Zoantharien hat ja auch bisher kein Zweifel geherrscht; nur ist man in der Regel bei der allgemeinen Thatsache stehen geblieben, dass der einfachen oder biradialen Strahlform dieser Thiere eine bilaterale vorausging. Daraus lässt sich aber eine ausreichende Vorstellung über ihre nächsten Vorstufen nicht entnehmen, selbst wenn man hinzufügt, dass sie frei lebende waren (ORTMANN 50). Es muss vielmehr versucht werden festzustellen, wie jene Vorstufen beschaffen waren und unter welchen Bedingungen die Bilateralsymmetrie entstand. Ein solcher Versuch wurde von HAAKE unternommen, der die Bilateralsymmetrie durchweg von der Stockbildung ableitete (25); ihm haben sich HEIDER (39) und neuerdings CARLGREN (14) angeschlossen und folgerichtig geschlossen, dass die einzeln lebenden Aktinien aus den stockbildenden Steinkorallen hervorgingen. Nachgewiesen ist jedoch nur der richtende Einfluss des Stockes auf die Stellung der bilateralen Knospen vieler Polypen, keineswegs jedoch der Ursprung der Bilateralsymmetrie selbst aus jenem richtenden Einfluss, was eben zwei grundverschiedene Dinge sind, die nicht verwechselt werden dürfen. Jener angebliche Ursprung der Bilateralsymmetrie lässt sich nicht einmal hypothetisch annehmen, da zahlreiche Thatsachen das Gegentheil beweisen.

Die große Masse der stockbildenden Zoantharia, die Steinkorallen sowie die Antipathiden, haben einen einfach strahligen oder einen biradialen Bau, genau so wie die große Masse der solitären Zoantharia, nämlich die Hexaktinien; und den bilateralen stockbildenden Zoanthen stehen die bilateralen solitären Cereanthiden

¹ Die 8zähligen Larven von *Aiptasia diaphana* (HERTWIG, 32) und *Tealia* sp. (BOVERI, 6) durchlaufen niemals das bilaterale Stadium, indem die beiden seitlichen Septen einander zugekehrte Muskelpolster besitzen (Textfig. 20 b). Die folgende Septenvermehrung dieser Aktinien verläuft daher auch anders als bei den übrigen Hexaktinien. Wahrscheinlich ist die larvale Bilateralsymmetrie bei ihnen nachträglich ganz unterdrückt worden.

und Edwardsien gegenüber¹. Die bilateralen Larven der Steinkorallen und Hexaktinien beweisen aber nichts weiter als die Abstammung beider Gruppen von bilateralen Vorfahren, deren Grundform folglich die stockbildenden Korallen, statt sie zu konserviren oder wieder hervorzurufen, wie es HAACKE's Theorie entspräche, genau eben so wie die solitären Aktinien zurückgebildet haben, so dass sie nur noch auf das Szählige Larvenstadium beschränkt blieb. Wenn aber die Stockbildung diese ererbte Bilateralasymmetrie nicht einmal zu fixiren vermag, so kann ihr vollends nicht die Wirkung zugeschrieben werden, sie zu erzeugen. Und in den übrigen angeführten Gruppen gleicht sich das Für und Wider hinsichtlich der fraglichen Hypothese mindestens aus, so dass sie im Ganzen durch die Thatsachen mehr Widerspruch als Zustimmung erfährt.

Zu den bei einer Untersuchung über den Ursprung der Bilateralasymmetrie zu berücksichtigenden Thatsachen gehört ferner der zuerst von O. und R. HERTWIG hervorgehobene Zusammenhang zwischen den Edwardsien und Hexaktinien. Die Edwardsien sind schon durch die geringste Septenzahl als die älteren Formen gekennzeichnet; als Vorfahren der Aktinien dokumentiren sie sich aber vor Allem durch den Umstand, dass die bestimmt gerichteten acht Muskelpolster in den Szähligen Hexaktinienlarven wiederkehren (vgl. HADDON 26, BOVERI 6 u. A.). Dies wurde neuerdings dadurch bestätigt, dass sich in den Edwardsien neben den acht ursprünglichen Makrosepten acht bis zwölf winzige Mikrosepten gefunden haben (FAUROT), darunter die uns schon bekannten Septen 9 bis 12 der Hexaktinien als unverkennbare Merkmale des Übergangs zu den letzteren, wobei die ebenfalls frei lebenden Ilyanthiden (*Halcampa*, *Ilyanthus*) weitere Zwischenformen darstellen. An die Hexaktinien schließen sich aber ganz natürlich die Steinkorallen an. Denn die Stockbildung, die übrigens schon in der gelegentlichen Knospung an Stolonen bei manchen Hexaktinien vorgebildet und bei den Zoanthen zur Regel geworden ist, und die Skelettbildung, die ja wesentlich nur der durch die Weichtheile hergestellten Architektur folgt, ändern nichts an der bei den Steinkorallen wiederholten Grundform der Aktinien, können also nur als Merkmale einer weiter fortgeschrittenen Entwicklung der letzteren angesehen werden.

¹ Will man als weiteres Beispiel stockbildender Bilateralthiere noch die Alcyonarien anführen, so darf nicht vergessen werden, dass dagegen die stockbildenden Hydropolyphen im Allgemeinen streng radial gebaut sind.

In dieser zusammenhängenden Reihe — Edwardsien, Hexaktinien, Steinkorallen — vollzieht sich der Übergang vom bilateralen zum Strahltypus lediglich dadurch, dass die später entstehenden Muskelpolster nicht mehr wie in dem Szähligen Stadium beinahe sämtlich nach einer und derselben Seite, sondern in ganz regelmäßigem Wechsel dorsal- und ventralwärts schauen. Dieser Unterschied in der Muskulatur der Edwardsien einerseits und der Hexaktinien und Steinkorallen andererseits lenkt die Aufmerksamkeit natürlich auf die verschiedene Lebensweise dieser Thiere. Die frei lebenden Edwardsien und Ilyanthiden bohren sich nicht nur nach Art des *Cereanthus* in den Meeresboden ein, sondern können auch recht gut mit einer Längsseite kriechen (QUATREFAGES 52, p. 75, FAUROT 20, p. 122, 128, 139, 157), während die Hexaktinien in der Regel mit ihrer Fußscheibe fest angeheftet sind. Für *Cereanthus* habe ich auch schon den Nachweis geführt (s. o. p. 297), dass seine Bilateral-symmetrie mit seiner schrägen Lage im Boden¹ in unverkennbarer Beziehung steht, indem die sogenannte Dorsalseite regelmäßig nach oben, die Ventralseite nach unten gekehrt ist. Andererseits sind die mit dem aboralen Ende befestigten Hexaktinien und Korallen auf eine allseitig gleiche Muskelthätigkeit angewiesen, wozu die Vertheilung ihrer Muskulatur aufs beste passt.

Trotzdem gestatten diese Beziehungen zwischen Bau und Lebensweise nicht, daraus den Schluss zu ziehen, dass die veränderte Lebensweise den Bau abänderte. Denn die 9. bis 12. Septen, die den bilateralen Typus in den radialen verwandeln, entstanden keineswegs erst bei den angehefteten Aktinien, sondern in rudimentärer Form schon bei den Edwardsien (s. o.), um bei den ebenfalls kriechenden und sich einbohrenden Ilyanthiden bereits bis zu einer vollkommen radialen Anordnung auszuwachsen. Wenn aber die kriechende und liegende Lebensweise aller dieser Polypen die Verwandlung der Bilateralform in die Strahlform nicht hindert, so ist es auch nicht denkbar, dass sie die Ursache der Bilateral-symmetrie gewesen wäre, so wenig wie die Anheftung der Hexaktinien die Ursache ihrer Strahlform war, die ja schon bei den frei lebenden Ilyanthiden entstand. Die Lebensweise kann also auf keinen Fall eine dieser Grundformen erst hervorgerufen haben.

¹ Eine ähnliche gebogene Lage nimmt nach ANDRES die *Halcampa* im Sandboden ein (2, Taf. IX).

Dagegen ist es wohl zulässig, anzunehmen, dass die Lebensweise den für sie besonders geeigneten Körperbau begünstigte und ausbreitete, sowie andererseits eine Veränderung desselben eine entsprechende Anpassung der Lebensweise begünstigen musste. Es ist daher gewiss kein Zufall, dass die Bilateralsymmetrie, wenn auch nicht ausschließlich, doch am vollkommensten bei den kriechenden Aktinien vorkommt, und dass die Strahlform wiederum bei den fest-sitzenden Aktinien am vollständigsten durchgeführt ist, wie z. B. bei *Gyraetis* (BOVERI 7), wo jede Spur einer Richtungsebene fehlt, oder wie bei *Aiptasia diaphana* (HERTWIG 32) und einer *Tealia* sp. (BOVERI 6), wo die bilaterale Larvenform vollständig ausgefallen ist. Solche allgemeine Beziehungen zwischen Bau und Lebensweise lassen sich aber doch nur in sehr bescheidenem Maße und jedenfalls nur in zweiter Stelle für stammesgeschichtliche Untersuchungen verwerthen; unsere vorläufige Musterung hat uns vielmehr gezeigt, dass die bestimmenden Änderungen der Körperform ganz spontan auftraten und dass dabei vor Allem die Entwicklung den Gang der Metamorphosen aufdeckt.

An die Schilderung der fortschreitenden Gliederung unserer Larven schließe ich hier noch einige Beobachtungen an, die das Mesoderm und gewisse eigenthümliche, rudimentäre Organe derselben Larven betreffen.

Es ist auffallend, wie verschieden das sogenannte Mesoderm in den Larven von gleicher Gliederung aber von verschiedenen Gattungen entwickelt ist. In den Szähligen Larven aller drei Arten ist zwischen den beiden Epithelschichten der Körperwand und der Septen und Falten nichts weiter zu sehen als eine sich lebhaft färbende dünne und strukturlose Lamelle; eine Veränderung dieser Stützlammelle habe ich aber nur in den älteren Larven von *Bunodes* gemm., nicht in denen von *Heliactis bellis* angetroffen. Nachdem sie dicker geworden ist, lassen sich in ihr Faserzüge und Zellen unterscheiden. Die ersteren durchziehen die Körperwand in jeder Richtung, bald mehr glatt, bald wellenförmig gebogen, und dringen an der Basis jedes Septum in dieses ein; die mit Ausläufern versehenen Zellen liegen zwischen den Fasern, meist ihrem Zuge folgend. Das parietale Ektoderm ist alsdann von dieser Stützlammelle nur noch stellenweise scharf getrennt; dazwischen ist die Grenze ganz unbestimmt und der anstoßende basale Theil des Ektoderms völlig aufgelockert, so dass es bei einzelnen Zellen zweifelhaft bleibt, ob sie noch dem Ektoderm oder

schon der Stützlamelle angehören. Ich erblicke darin eine unregelmäßige Einwanderung oder Einverleibung ektodermaler Theile in die parietale Stützlamelle, deren zellige Elemente daher insgesamt auf das Ektoderm zurückzuführen wären, wie es zuerst KOWALEWSKY angegeben hat. In den Septen, wo die Stützlamelle ganz ähnliche Verhältnisse aufweist, wird wohl das Entoderm dieselbe Rolle spielen wie das Ektoderm der Körperwand.

Bei den gleich alten Larven von *Heliactis* habe ich, wie gesagt, von der eben beschriebenen Mesodermbildung nichts gesehen, statt dessen aber eigenthümliche Einwüchse des Ektoderms in die Stützlamelle angetroffen, die wiederum den anderen Larven fehlten. Sie zeigen sich nur in der aboralen Hälfte der Larve und gehen von den scharfkantigen Leisten des Ektoderms aus, die in Folge seiner Einsenkung längs der Septenbasen in diese eindringen. Von diesen Leisten entspringen in den acht ersten Septen solide cylindrische Stränge, die in den Septen hinaufwachsen und unter allmählicher Verschmächtigung nach längerem oder kürzerem Verlauf enden. Gelegentlich spaltet sich ein solcher Strang in zwei oder drei, und bisweilen lässt sich von der äußeren Ektodermbucht her ein feiner Spalt oder Kanal bis in die Basis des Stranges verfolgen¹.

Was aus diesen Strängen wird, habe ich nicht feststellen können. Vielleicht entwickeln sie sich zu solchen Kanälen, wie sie bei den Zoanthen vorkommen (vgl. MÜLLER, 49) und nach HADDON und SHACKLETON vom Ektoderm abstammen sollen (27, vgl. auch 11); andererseits könnten sie mit den Strängen verglichen werden, die bei der von KOROTNEFF beschriebenen *Gastrodes parasitica* in zwei symmetrischen Septen von je einer Ektodermeinstülpung aufwärts wachsen (38). Ich erwähne diese Möglichkeit mit allem Vorbehalt, da diese selben Septen von *Gastrodes* bereits in ganz abweichendem Sinn gedeutet wurden. EHLERS hält sie für rudimentäre Sclerosepten (38, p. 618 Anm.), HEIDER, der *Gastrodes* für eine Ctenophorenlarve erklärt (30), sieht in ihnen die rudimentären Anlagen der Tentakel und Tentakeltaschen der Ctenophoren. KOROTNEFF selbst endlich möchte dieselben Organe von *Gastrodes* mit den von mir aufgefundenen peristomalen Septaltrichtern der Scyphostomen in Beziehung bringen. Ich könnte nun alle diese Deutungen auf sich beruhen lassen, wenn nicht diejenige von KOROTNEFF meine weiteren

¹ Dieselbe Bildung traf ich einmal in einem Septum der noch zu beschreibenden *Tetractis jonica*.

Beobachtungen an den Aktinien unmittelbar berührte. Ich kann nämlich die Ansicht KOROTNEFF's nicht theilen, weil die Stränge von *Gastrodes* den entgegengesetzten Ursprung und Verlauf haben wie die Septaltrichter — aus der Tiefe der Septen hinauf, statt umgekehrt — und dies keineswegs für die Folge einer Rückbildung erklärt werden kann; denn die rudimentären Homologa jener Trichter habe ich bei *Cereanthus*, *Cereactis*, *Bunodes*, *Heliactis* in der normalen Lage wiedergefunden. Dieser meiner Deutung liegen folgende Thatsachen zu Grunde.

Bei zwei Szähligen *Cereactis*larven zeigte sich je eine taschenförmige Einsenkung des peristomalen Ektoderms in ein Richtungsseptum (Fig. 74). Durch die mit einer weiten Lichtung versehene Tasche wurde das Septum gegen eine der angrenzenden Magentaschen vorgewölbt. In geringer Tiefe verliert sich allerdings die Lichtung der Tasche, aber ihr Boden setzt sich noch in einen kurzen soliden Zapfen fort (Fig. 75). In beiden Fällen war die trichterförmige Einsenkung gegen das im Übrigen völlig glatte peristomale Ektoderm ganz scharf abgegrenzt; dies und die solide Fortsetzung schließen jede zufällige Faltenbildung aus. Ganz gleiche peristomale Taschen fand ich bei *Heliactis* und *Bunodes*, aber nicht nur in der Einzahl, sondern mehrfach an demselben Thier und in ganz verschiedenen Septen. Bei den 24zähligen *Bunodes* ließ sich besonders gut beobachten, dass die Taschen nach innen von den Tentakelbasen, also unzweifelhaft im Bereich ihres Peristoms lagen. Auch bei *Cereanthus* *b* traf ich auf eine solche Tasche (Fig. 27); dort könnte sie allerdings als eine zufällige Einbuchtung einer der beschriebenen engen Peristomfurchen zwischen den Tentakeln erscheinen, wenn nicht der Vergleich mit *Cereactis* und *Heliactis*, wo die septalen Einsenkungen des Peristoms noch vor dem Erscheinen der Tentakel sich am vollkommensten präsentiren, die Deutung der homologen Bildungen bei *Cereanthus* als selbständiger Anlagen sicherstellte¹.

Von einer weiteren Ausbildung dieser peristomalen Taschen in den heranwachsenden Aktinien ist mir nichts bekannt; wahrscheinlich verschwinden sie im weiteren Verlauf der Entwicklung und erweisen sich folglich als larvale Bildungen, deren unbeständiges Auftreten ihre Bedeutung als Rudimente vollends bestätigt. Als solche

¹ Bei *Heliactis* beobachtete ich gelegentlich unregelmäßige Peristomfurchen, die sich nicht in septale Einsenkungen fortsetzten und wahrscheinlich durch Kontraktionen erzeugt waren. Damit haben die regelmäßig gebildeten Septaltaschen natürlich nichts gemein.

weisen sie auf eine Vorfahrenform zurück, die mit ähnlichen aber funktionierenden und daher beständigen, regelmäßig angeordneten Organen versehen war. Von solchen Organen wüsste ich nur die schon genannten Septaltrichter der Scyphostomen und der niederen Scyphomedusen (Stauro-, Cubomedusen) zu nennen, die nach Ursprung, Form und Lagebeziehungen mit jenen peristomalen Taschen der Aktinienlarven durchaus übereinstimmen. Dies zwingt uns zur Annahme, dass die beiderlei Organe homologe Bildungen sind, und dass die Stammform der Cereanthiden und Hexaktinien die Septaltrichter der Scyphomedusen besaß. Die natürlichen Folgerungen dieses Ergebnisses werden im nächsten Abschnitt zur Sprache kommen.

5. Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien.

Der Versuch, den stammesgeschichtlichen Zusammenhang der Aktinien unter einander und mit anderen Scyphopolypen festzustellen, begegnet dadurch großen Schwierigkeiten, dass die Entwicklungsgeschichte nur von ganz wenigen dieser Formen bekannt ist, und dass ferner bei ihnen oft eine außerordentliche Variabilität herrscht, die namentlich auf den späteren Stufen den ursprünglichen Typus verdeckt (vgl. PARKER, 51). Es muss sich daher ein solcher Versuch mehr als sonst auf Übereinstimmungen stützen, deren Homologie noch nicht sichergestellt ist.

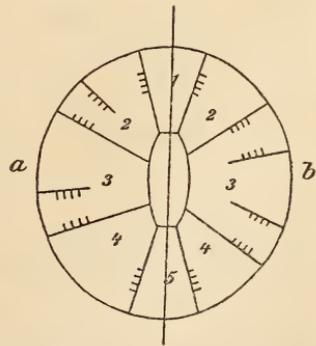
Am besten fügen sich die zwei großen Gruppen der Hexaktinien und der Steinkorallen nach Bau und Entwicklung zusammen; man könnte die Korallen geradezu als skelettbildende Hexaktinien bezeichnen. Aus der Entwicklung dieser Polypen wurde ferner alsbald erkannt, dass sie von Edwardsia-artigen Szähligen Formen abstammten (HADDON, McMURRICH, BOVERI); und wenn man davon absieht, dass schon die Edwardsien selbst durch ihre rudimentären Mikrosepten die Metamorphose in echte Hexaktinien andeuten, so offenbaren doch die Halcampa (12zählige Form — HERTWIG, FAUROT), die Gonaktinien (16zählige Form — BLOCHMANN, BOVERI) und die Protanthea (20zählige Form — CARLGREN, 10) alle einzelnen Stufen jenes Übergangs.

Daneben giebt es aber eine größere Anzahl von Aktinien, deren Beziehungen zu der genannten Reihe Edwardsia-Hexaktinien noch nicht unmittelbar festgestellt werden können. Die *Monauleae* (HERTWIG, 33) mit sieben Binnenfächern (einschließlich ein Richtungsfach) und die Holaktinien (BOVERI, 7) mit lauter gleichen Binnenfächern ohne jedes Richtungsfach glaubte BOVERI vom Szähligen Edwardsia-

typus in der Weise ableiten zu dürfen, dass gleichzeitig mit den Haupt- und dorsolateralen Septen auch die dorsalen Richtungssepten (Monauleae) oder die dorsalen und ventralen Richtungssepten (Holactiniae) durch neue Septen zu Paaren ergänzt würden. Nach dieser Auffassung wären also beide Gruppen als selbständige Ausbildungen des Edwardsiatypus den Hexaktinien, deren Grundzahl 6 bei ihnen fehlt, nur koordinirt. Ich halte es dagegen für wahrscheinlicher, dass auch in diesen Fällen, so wie es sonst die Regel ist, zuerst die vier Septen 9 bis 12 das 12zählige Stadium mit den sechs Binnenfächern, also die einfachste Hexaktinienform herstellen, ehe sie durch weitere Septenbildung wieder aufgehoben wird. Diese Auffassung wird ganz besonders dadurch unterstützt, dass nach PARKER das außerordentlich variable *Metridium marginatum* M. Edw. sehr häufig statt des normalen Hexaktinientypus denjenigen der Monauleae entwickelt, was natürlich nur so zu verstehen ist, dass nach dem 12zähligen Stadium in den Taschen 4^r-4^l statt eines neuen Septenpaares (Gonaktinienform) nur ein neues Septum erscheint, das sich mit dem benachbarten Richtungsseptum paarte. Wenn aber unter diesen Umständen die Monauleae sich als abgeänderte Hexaktinien ergeben, so gilt dies natürlich in gleicher Weise für die Holaktinien.

Für die Paraktinien (HERTWIG) hat BOVERI selbst die Abstammung von echten Hexaktinien angenommen, was mir das Natürlichste scheint. Damit ist aber die Möglichkeit beseitigt, dass die Paraktinien wegen der Grundzahl 4 direkte Beziehungen zu den fossilen Tetracorallien offenbarten (33, p. 86).

Ganz anders gestaltet sich die Entwicklungsgeschichte von *Aiptasia diaphana* (HERTWIG, 32) und von *Tealia* sp. (BOVERI, 7). Auf den weit vorgeschrittenen Stufen sind sie vollkommene Hexaktinien; vorher durchlaufen sie aber kein Edwardsiastadium, da die Muskelpolster beider seitlichen Septen der 8zähligen Larve einander zugekehrt sind und die Septen 9 bis 12 paarweise innerhalb beider Mitteltaschen auftreten (Textfig. 20 b). Die radiale Abordnung wird also zu keiner Zeit durch eine wirkliche Bilateralsymmetrie unter-

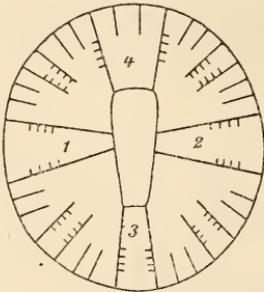


Textfig. 20.

a, normale 12zählige Hexaktinienlarve; *b*, 12zählige Larve von *Aiptasia diaphana* und *Tealia* sp.

brochen. Für diese auffallende Erscheinung weiß ich keine andere Erklärung anzuführen, als dass das Edwardsstadium auch in diesen Fällen einst bestanden hatte, aber durch die Umkehrung eines seitlichen Muskelpolsters beseitigt worden ist, worauf auch die Vertheilung der Septen 9 bis 12 sich entsprechend änderte. Diese Annahme wird dadurch gerechtfertigt, dass solche Umkehrungen der Muskelpolster ausnahmsweise auch bei anderen Hexaktinien vorkommen (PARKER), und dass der ganze Vorgang nur einen weiteren Schritt in der Gesamtentwicklung der Hexaktinien darstellt, die auf die Beseitigung der ererbten Bilateralsymmetrie gerichtet ist, sie aber in der Regel noch in den Larven konservirt hat. *Aiptasia diaphana* und *Tealia* sp. haben auch diesen Rest eingebüßt.

Am unsichersten ist die genealogische Stellung der Zoantheen, deren vorgeschrittene Bildungsstufen einen von allen übrigen Aktinien völlig abweichenden Typus zeigen, während ihre Embryonalentwicklung noch ganz unbekannt ist. Daher ist ihre Ableitung vom Edwardsstypus (MCMURRICH, FAUROT, BOVERI) eine rein hypothetische, während die von v. BENEDEN vertretene Ansicht, dass sie, ganz unabhängig von Edwardsien, von sechszähligen Urformen abstammen (3), durch manche Befunde gestützt wird, ohne doch volle Beweiskraft zu haben.



Textfig. 21.

Tetractis jonica. 1—3, Binnenfächer, 4, Richtungstasche.

Nicht besser steht es mit einer kleinen Aktinie, die ich in verschiedenen Altersstufen an einer seichten, pflanzenreichen Stelle des Meeres bei Corfu fischte. Ihr größter Durchmesser betrug 0,5—1,23 mm, die Farbe war bräunlich; der niedrige Körper verschmälerte sich von der breiten Basis gegen die Mundscheibe zu einer konischen Gestalt, die Tentakel blieben bei der Konservirung gestreckt (Fig. 80).

Die ältesten Exemplare besaßen vier ins Kreuz gestellte Makroseptenpaare, eines davon mit nach außen gekehrten, die drei anderen mit einander zugekehrten Muskelpolstern (Textfig. 21). Jenes erstere Paar umschließt eine breite Richtungstasche (4), mit zwei seitlichen Tentakeln und einem asymmetrisch dazwischen gestellten Mikroseptum (Fig. 81), worin ich eine künftige Dreitheilung der Tasche angedeutet sehe. Die gegenüberliegende Richtungstasche (3) und die

beiden seitlichen Taschen (1, 2) waren schmal und ungetheilt. In den vier Zwischenräumen befanden sich Mikrosepten in einer nicht ganz regelmäßigen Anordnung, doch so, dass man die fortschreitende Dreitheilung durch je ein Septenpaar erkennen konnte (Textfig. 21, Fig. S1, S2). Jede mittlere Abtheilung blieb einfach, während die seitlichen sich wieder in derselben Art und zwar von der Basis theilten. Nach Vervollständigung der eingeleiteten Theilungen mussten 34 Septen vorhanden sein, thatsächlich zählte ich aber erst 28.

Unter dem Tentakelkranz buchten sich beide Seitentaschen so weit aus, dass dadurch ansehnliche äußere Vorsprünge entstehen, an der Unterseite mit kleineren warzenförmigen Ausstülpungen besetzt (Fig. 80, S2). Dicht über der Basis gehen von der einfachen Richtungstasche und den mittleren Abtheilungen jeder Dreitheilung ähnliche Vorsprünge aus. In der Außenwand, namentlich längs der Seitentaschen, liegt eine dünne ektodermale Schicht von Längsmuskeln.

Diese älteren Exemplare waren freilich noch nicht geschlechtsreif, aber nach der Zahl der Septen doch schon so weit ausgewachsen, dass eine spätere grundsätzliche Änderung der Strahlgliederung ausgeschlossen ist. Die jüngeren Thiere dieser Art besitzen die Ausbuchtungen noch nicht, nur Spuren der Muskelpolster und eine sehr unregelmäßige Septenbildung, so dass daraus überhaupt kein bestimmter Typus zu entnehmen war. In einigen Fällen konnte ich zwischen zahlreichen Mikrosepten die drei einfachen Binnenfächer erkennen, aber nicht die getheilte Richtungstasche, so dass ihre Septen nicht zu den ältesten Makrosepten zu gehören scheinen. Jedenfalls fehlt unserer Aktinie das sonst so weit verbreitete Larvenstadium mit acht Makrosepten und die spätere Gliederung nach der Grundzahl 6, sowie andererseits die Merkmale der Zoantheen. Nach ihrer Größe und den Ausbuchtungen gleicht sie der *Bunodeopsis strumosa* Andres (2) oder der *Hoplophoria coralligens* Wilson (58); doch ist die letztere eine regelmäßige Hexaktinie, und von *Bunodeopsis* ist die innere Gliederung unbekannt, so dass ich die beschriebene Form vorläufig noch als eine neue Art betrachten muss, für die ich den Namen *Tetractis jonica* vorschlage. Das Einzige, was *Tetractis* sowie die Zoantheen mit den Hexaktinien und deren nächsten Verwandten gemeinsam haben, sind die Binnenfächer; ob dies aber der Rest einer ursprünglich viel größeren verwandtschaftlichen Übereinstimmung oder nur eine Parallelbildung ist, wird eine spätere Untersuchung zu entscheiden haben.

Sieht man von diesen zweifelhaften Formen ab, so lässt sich die Hauptmasse der Aktinien nebst den Steinkorallen auf die biradiale 12zählige Hexaktinienform, diese auf die bilaterale 8zählige Edwardsienform und in letzter Linie auf die primäre 4zählige Strahlform zurückführen¹. Nur eine Gruppe der Aktinien macht hiervon eine Ausnahme — die Cereanthiden. Allerdings weist auch ihre Entwicklung ganz unzweideutig auf die 4zählige Urform hin; statt aber durch eine Dreitheilung der dorsalen und ventralen Tasche in die 8zählige Edwardsienform überzugehen, wird sie bei Cereanthus durch die einfache Halbierung der Seitentaschen in eine 6zählige Form verwandelt, die durch das vorzeitige Erscheinen und die Lage jener ersten Theilungssepten sich scharf von den folgenden Entwicklungsstufen unterscheidet, die durch die fortgesetzten Theilungen der ventralen Richtungstasche gekennzeichnet sind. Eben deshalb ist das flüchtige 8zählige Stadium der Cereanthiden mit dem Edwardsienstadium gar nicht vergleichbar (p. 332, 342). Ihre Stammesentwicklung divergirte vielmehr schon von der 4zähligen Stammform an mit der Stammesentwicklung der übrigen Aktinien.

In dieser Beziehung schließen sich die Antipathiden durchaus den Cereanthiden an. Sie besitzen unter ihren sechs Tentakeln zwei kleinere Richtungstaschen und vier größere Seitentaschen; die letzteren sind aber durch vier kurze, nicht bis zur Schlundpforte hinabreichende Septen noch einmal getheilt, und bei *A. glaberrima* kommt noch ein sechstes Septenpaar hinzu, wodurch die regelmäßige Strahlform bilateral abgeändert wird. Ich habe diese von KOCH (35) festgestellten Thatsachen bei *A. glaberrima* durchaus bestätigt gefunden. Bei der Untersuchung der jüngeren Individuen bis hinab zu den Knospen, die äußerlich erst durch zwei kleine Höcker (die Richtungstentakel) angedeutet sind, zeigte sich aber, dass jene zwei bis drei kleinen Septenpaare in den großen Seitentaschen nicht gleich Anfangs vorhanden sind, sondern erst später und unregelmäßig auftreten, so dass man auch ohne Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Antipathiden, die wohl nicht so bald bekannt werden dürfte, annehmen darf, dass die sechs ersten Taschen und Septen

¹ Ich gehe dabei von der Voraussetzung aus, dass die Edwardsien selbst sich eben so entwickeln wie die entsprechenden Larven der Hexaktinien. MARK beobachtete allerdings tentakellose Edwardsialarven (46), zeichnet aber von der jüngsten Larve, die übrigens schon 6zählig war, nur einen Querdurchschnitt unterhalb des Schlundes, woraus über die Magentaschen nichts zu entnehmen ist.

die ursprünglichen sind, zu denen auch allein die sechs Tentakel gehören. Ein Blick auf dieses früheste 6zählige Stadium der Antipathiden bezeugt nun die große Übereinstimmung mit der 6zähligen Cereanthuslarve (vgl. Fig. 4 und S3), so dass man vorläufig nicht umhin kann, beide Gruppen in nähere Beziehung zu bringen und vielleicht mit Einschluss der Zoantheen (s. o. p. 354) als Abkömmlinge einer 6zähligen Stammform denen einer 8zähligen Stammform (Edwardsien etc.) entgegenzusetzen¹.

Ich hebe hier ausdrücklich hervor, dass die Abgrenzung dieser zwei Hauptgruppen der Zoantharia in so fern nur eine vorläufige sein kann, als neue Thatsachen, namentlich die Entwicklungsgeschichte der Antipathiden, auch ganz neue verwandtschaftliche Beziehungen aufdecken könnten. Sicher scheint mir aber die angegebene Divergenz zwischen den Cereanthiden und allen übrigen Aktinien nebst den Steinkorallen, und folglich der gemeinsame Ursprung aller dieser Polypen und wahrscheinlich aller Zoantharien von einer 4zähligen Urform zu sein. Mit nicht geringerer Wahrscheinlichkeit dürfte das Letztere auch für die Alcyonarien Geltung finden. Denn obgleich die unvollkommenen Daten ihrer Entwicklungsgeschichte (KOWALEWSKY 40) es nicht erkennen lassen², glaube ich es dennoch aus gewissen anderen Beobachtungen erschließen zu dürfen.

An den allerjüngsten Knospen von *Anthelia glauca*, die einen Schlund noch nicht besitzen, finde ich in den obersten Querschnitten vier ins Kreuz gestellte Magentaschen, die sich im Centrum berühren, aber seitlich entweder gar nicht zusammenstoßen oder doch nur sehr unvollkommene Septen bilden (Fig. 76). Sie können daher nur selbständig entstanden, d. h. primäre Taschen sein. Zwei einander gegenüberliegende von diesen vier primären Taschen erweitern sich abwärts bedeutend (3, 4), die zwei anderen nicht (1, 2); in einer gewissen Tiefe öffnen sie sich centralwärts in einander, d. h. verwandeln sich in offene Rinnen mit Magenfalten im Umkreise eines gemeinsamen Darmraumes (Fig. 78, 79). Die zwei kleineren (1, 2) und eine große Tasche (4) gehen ungetheilt in ihre Rinnen über; die zweite große Tasche (3) wird aber dort, wo sie sich erweitert,

¹ Auf Grund dieses Ergebnisses kann ich den Versuch von BROOK (8), die Aktinien überhaupt von Antipathiden-ähnlichen Vorfahren abzuleiten, nicht zustimmen.

² Übrigens ist hier zu bemerken, dass die eben 8zählig gewordenen Alcyonarienlarven zwei symmetrische größere Taschen besitzen, von denen KOWALEWSKY selbst vermuthet, dass sie die zuerst entstandenen seien.

von einer Falte durchquert (Fig. 77, 78), und ihre Rinne noch von einer zweiten Falte (Fig. 79). Diese beiden Falten sind offenbar sekundäre Theilungsfalten; dies wird dadurch bestätigt, dass die zwei noch ausstehenden Falten, die doch nur als die Gegenstücke der erstgenannten in der anderen großen Tasche 4 zu erwarten sind, eben nur als sekundäre Theilungsfalten entstehen können.

Die in Entwicklung begriffenen Knospen von *Anthelia glauca* zeigen also sehr deutlich eine durch vier primäre Magentaschen hergestellte Gliederung, die durch zwei Dreitheilungen in den beiden größeren Taschen in eine Szählige Form übergeführt wird — eine genaue Wiederholung der Entwicklung einer Szähligen Aktinie. Allerdings bedarf auch dieser Befund noch der Bestätigung durch die Entwicklungsgeschichte. Dafür giebt es aber noch ein zweites zustimmendes Indicium. Zu den häufigsten Varietäten des *Metridium marginatum* gehört nach PARKER diejenige mit acht Makrosepten und acht Muskelpolstern in der für die Alcyonarien typischen Anordnung (51). Darin spricht sich unzweifelhaft eine nähere Verwandtschaft zwischen den Alcyonarien und den Zoantharien des Szähligen Typus aus; beide erscheinen nur als späte Divergenten desselben Stammes, was die geschilderte Entwicklung der *Anthelia* entschieden bestätigt. Daraus folgt, dass die schon charakterisirte Stammform der Zoantharien gleichzeitig diejenige aller Scyphopolypen ist — eine Stammform, die uns auch, wie ich es schon vor Jahren aussprach (23), thatsächlich bekannt ist in dem jüngsten polypoiden Scyphostoma.

Diese Schlussfolgerung lässt sich aber gegenwärtig noch viel bestimmter begründen, nachdem ich in den Larven verschiedener Aktinien rudimentäre Septaltrichter nachgewiesen habe, die folglich in der gemeinsamen Stammform dieser Polypen und daher der Scyphopolypen überhaupt vorhanden gewesen sein müssen¹. Danach steht es fest, dass diese Stammform der Scyphopolypen mit den Scyphostomen nicht nur in der Gliederung, sondern auch in einem

¹ Von der Anwesenheit solcher Rudimente bei anderen Scyphopolypen als den Cereanthiden und einigen Hexaktinien ist freilich noch nichts bekannt; dies kann aber die Annahme, dass jene Organe der Stammform aller Scyphopolypen eigen waren, nicht beeinträchtigen. Denn auch in dem unwahrscheinlichen Fall, dass die fraglichen Rudimente nur auf jene von mir untersuchten Formen beschränkt seien, liegt es auf der Hand, dass, wenn solche Reste schon in der einzelnen Art unbeständig sind, sie in größeren Gruppen ganz in Wegfall gekommen sein können, ohne dass daraus geschlossen werden dürfte, sie hätten vorher nicht existirt.

Merkmal (Septaltrichter) übereinstimmte, das nur noch bei den Scyphomedusen vorkommt; oder dass mit anderen Worten das polypoide Scyphostoma das Abbild einer gemeinsamen Stammform der Scyphopolypen und Scyphomedusen ist. Die Septaltrichter des Scyphostoma bleiben bekanntlich nur bei den niedersten Scyphomedusen (»Scyphostomiden« 23) erhalten und verlieren sich bei den weiter vorgeschrittenen Formen dieser Medusen, so dass ihre Rückbildung in der Stammesgeschichte der Scyphopolypen keineswegs eine Ausnahme bildet.

Diese Bestätigung meiner in Kürze schon früher vertretenen Auffassung von der Stammesverwandtschaft der Scyphomedusen und Scyphopolypen enthält auch die bündigste Widerlegung der seither dagegen erhobenen Einsprüche. H. WILSON erkannte zwar jene Verwandtschaft im Allgemeinen an, hielt aber die Scyphostomaform nicht für den gemeinsamen Ausgangspunkt, sondern war der Ansicht, dass sie und folglich auch die Scyphomedusen allmählich aus den embryonalen Zuständen der Steinkorallen hervorgingen; und zwar wesentlich desshalb, weil jene Form in der Entwicklung der Korallen fehle. Ich zeigte aber schon, dass die Grundform mit den vier primären Magentaschen auch in der Entwicklung der Korallen nicht zu verkennen ist (s. p. 340); und nachdem durch die Entdeckung der Septaltrichter der Aktinien ihre Abstammung von der Scyphostomaform sichergestellt ist, kann für die Korallen erst recht nicht das Gegentheil angenommen werden.

Ferner hat sich HEIDER aus ähnlichen Gründen gegen meine Auffassung ausgesprochen (39, p. 80). Er hob namentlich hervor, »dass die Scyphopolypen (Scyphostomen¹) durch den Besitz von Septaltrichtern und die ektodermale Entstehung der Längsmuskeln von den Anthozoen sich trennen, wozu noch als weitere unterscheidende Merkmale die verschiedene Art der Entstehung der vier

¹ Von dem früheren Gebrauch, ausschließlich das Scyphostoma oder die durch dasselbe repräsentirte Polypenform als »Scyphopolyp« zu bezeichnen, sehe ich nach wie vor ab, und zwar in erster Linie desshalb, weil durch diese Bezeichnung der Irrthum immer von Neuem erregt wird, dass alle Scyphostomen Polypen seien. Nachdem ich schon längst nachgewiesen habe, dass die Scyphostomen nur eine kurze erste Zeit polypoid und in der viel längeren Folgezeit medusoide Formen sind, ist es zur Beseitigung jedes Missverständnisses empfehlenswerther, diesen Medusenlarven ausschließlich ihren ursprünglichen Namen »Scyphostoma« zu belassen. Dann liegt aber kein Grund vor, den Anthozoen den Namen »Scyphopolypi« vorzuenthalten, der die Beziehung zu den Scyphomedusen sehr passend andeutet.

ersten Magentaschen und manche Unterschiede im histiologischen Gesamtcharakter (stärkere Entwicklung des Mesodermgewebes bei den Anthozoen) kommen«. Dies Alles trifft gegenwärtig nicht mehr zu. Denn die Scyphopolypen (Anthozoen) besitzen als Abkömmlinge von scyphostoma-ähnlichen Vorfahren thatsächlich Rudimente der Septaltrichter, nachdem deren Muskelstränge eben so wie bei den Medusen durch andere Muskeln ersetzt sind; ferner habe ich die von mir zuerst bei den Scyphostomen entdeckte »primäre« Bildung der vier ersten Magentaschen und Septen, wenn auch theilweise ebenfalls in rudimentärer Form, bei recht verschiedenen Scyphopolypen nachgewiesen. Endlich ist das von HEIDER bei den letzteren vermisste schwache Mesoderm wenigstens bei den Cereanthiden und Edwardsien vorhanden (HERTWIG 32, Taf. I, VIII), im Übrigen aber ein sehr fragwürdiges Merkmal, da dieses Gewebe erst spät zur Entwicklung kommt und daher bei den jüngsten polypoiden Scyphostomen, den einzigen Vorbildern der eigentlichen Stammform, noch gar nicht ausgebildet sein konnte. Es kann daher von einem grundsätzlichen oder nur wesentlichen Unterschied zwischen jenen Scyphostomen und der Stammform der heutigen Scyphopolypen gar nicht mehr gesprochen werden.

6. Die Scyphozoa.

Nachdem ich die verwandtschaftlichen Beziehungen der Scyphomedusen und Scyphopolypen als divergenter Abkömmlinge einer gemeinsamen Stammform dargelegt habe, ist ihre von mir gleichfalls schon früher vorgeschlagene Zusammenfassung als »Scyphozoa« ganz selbstverständlich. Diese Terminologie ist von einigen Seiten (LANG, HATSCHEK) gebilligt worden, von anderen nicht. Die hauptsächlichsten Einwendungen dagegen stützen sich immer auf den angeblichen, wesentlichen Unterschied zwischen den Scyphostomen und den »Anthozoen« (vgl. HEIDER a. a. O.); nachdem dieser Grund sich als unzutreffend erwiesen hat, ist auch der Widerspruch gegen jene Terminologie gegenstandslos geworden.

Ich bin aber bei der Aufstellung einer gemeinsamen Abstammung der Scyphomedusen und Scyphopolypen von scyphostoma-artigen Formen nicht stehen geblieben, sondern glaubte aus der Entwicklungsgeschichte der Scyphostomen selbst entnehmen zu können, dass eine noch weiter zurückliegende Stammform, die Scyphula, neben jenen Scyphostomaformen auch den Ctenophoren zum Ausgangspunkt diene und sich andererseits unabhängig von den ältesten Hydrozoen

direkt aus planula-ähnlichen Urformen entwickelt habe. Gegen diese Auffassung hat man sich, mit Ausnahme von LANG (45), ablehnend verhalten, indem die ältere Anschauung, dass alle Polypen und Medusen oder die Gesamtheit der eigentlichen Cnidaria von einem hydra-ähnlichen festsitzenden Polyp (Archhydra) abzuleiten seien, maßgebend blieb, und außerdem die neue Auffassung Anklang fand, dass die Ctenophoren von jenen Cnidaria ganz abzulösen und als besonderer Stamm zu behandeln seien. Meines Erachtens geht aber die Archhydra-Theorie in der Centralisirung, die zweite Ansicht umgekehrt in der Trennung zu weit.

Unter der Scyphula verstehe ich die Vorstufe des Scyphostoma, in der der ektodermale Schlund und die vier primären Magentaschen und Septen schon gebildet sind, aber die Tentakel, die Septaltrichter und die festsitzende Lebensweise noch ausstehen (23, p. 14). Sie bewegt sich frei durch Wimpern¹. Die ihr vorausgehende Planula stimmt mit der Planula der Hydropolypen vollkommen überein; ich habe desshalb darin das Abbild einer allen Nesselthieren gemeinsamen Stammform und ferner eben so anerkannt, dass der daraus unmittelbar hervorgehende Hydropolyp, die Archhydra als Stammform aller Hydrozoa anzusehen sei (a. a. O. p. 53). Nun kann man ja a priori die Möglichkeit zugeben, wie ich es selbst gethan habe (p. 54), dass eben dieselbe Archhydra auch der Ausgangspunkt der Scyphopolypen und Scyphomedusen, d. h. also zunächst der Scyphulaform gewesen sei. Die nähere Untersuchung der Scyphula macht jedoch einen solchen Ursprung nicht wahrscheinlich, und dagegen hilft auch das Anrufen der Cänogenie (vgl. HEIDER 39, p. 80) gar nichts; denn dies hieße nur, eine bloße Möglichkeit durch eine andere stützen.

Die Archhydra ist ein einfach schlauchförmiger Polyp, dessen Strahlgliederung allenfalls durch den Tentakelkranz angedeutet ist, und der von der vorausgegangenen Stufe der freischwimmenden Planula vor Allem durch seine Anheftung unter Verlust der Wimpern unterschieden ist. Die Scyphula verliert dagegen ihre Wimpern nicht; und da diese sogar bis weit in das Scyphostomastadium hinein erhalten und funktionsfähig bleiben, kann eine bei gewissen Arten (*Aurelia aur.*) häufige frühere Anheftung der Scyphula sie nicht schlechtweg zu einem sessilen Polyp stempeln. Man muss nur

¹ Bei *Aurelia aurita* befestigt sich allerdings in der Regel schon die Scyphula, bei *Cotylorhiza tuberculata* aber erst das vorgeschrittene Scyphostoma, das übrigens Wimpern und Schwimmfähigkeit noch lange behält.

beobachtet haben, wie leicht selbst ältere Scyphostomen sich ablösen lassen und wie lebhaft sie alsdann herumschwimmen, um zur Überzeugung zu gelangen, dass diese Larven erst den Übergang zur fest-sitzenden Lebensweise vermitteln und dass daher die viel jüngere Scyphula erst recht zu den freien Larven zu rechnen ist. Hand in Hand damit geht die späte Entwicklung der Tentakel der Scyphozoa, die nicht wie bei den Hydropolyten unabhängig von einer inneren Gliederung, sondern im genauen Anschluss an die vorausgegangene Bildung der Magentaschen, gewissermaßen als deren Fortsetzungen entstehen und daher sich erst nach dem Scyphulastadium einstellen.

Mit einem Wort: die Merkmale der Archhydra, die sessile Lebensweise, der Mangel des Wimperkleides und die Tentakelbildung fehlen der Scyphula und stellen sich erst im Scyphostoma ein. Und selbst wenn sie sich schon an der Scyphula zeigten, wäre für die fragliche Archhydra-Theorie nichts gewonnen; denn zweifellos soll doch die mit Schlund und Magentaschen versehene Scyphula selbst nicht ein Abbild der Archhydra sein, sondern dieses ihr vorausgehen. Eine solche Vorstufe der Scyphula fehlt aber natürlich vollends; denn wenn man ihre besonderen Merkmale, den Schlund und die Magentaschen, in Abzug bringt, so bleibt nur eine einfache Planula übrig¹. Die Scyphula geht eben durch die Entwicklung von Schlund und Magentaschen gerade so unmittelbar aus der Planula hervor, wie die Archhydra durch die Entwicklung der ganz anderen Charaktere der Hydropolyten. Die Herbeiziehung der Möglichkeit, dass diese wesentliche Verschiedenheit nur die Folge einer täuschenden cäno-genetischen Abänderung der Entwicklung sei, wäre nur dann statt-haft, wenn dies durch andere Thatsachen nothwendig schiene; eine solche Nöthigung kann ich aber nirgends entdecken. Folgerichtig müssen die Archhydra mit allen sich anschließenden Hydrozoa und andererseits die Scyphula mit ihrer Nachkommenschaft, die ich die Scyphozoa genannt habe, neben und unabhängig von einander aus der ihnen gemeinsamen planula-ähnlichen Stammform hervorgegangen sein. Die beiden Hauptzweige der Nesselthiere divergiren also schon von der Planula aus und nicht erst von der Archhydra.

¹ Die Mundbildung kommt hier nicht in Betracht, weil in Abwesenheit eines Schlundes Mund und Prostoma, sei es ein offenes oder geschlossenes, identisch sind.

Ich komme jetzt zu dem zweiten hier zu erörternden Punkt, nämlich zu dem von mir vorgeschlagenen Anschluss der Ctenophoren an die Scyphozoen, der, wie sich gleich zeigen wird, in innigster Beziehung zu dem eben festgestellten Ergebnis steht. Die Gründe, warum die Ctenophoren von den übrigen Cnidariern bis zur Planulaform rückwärts ganz zu trennen seien, hat HEIDER a. a. O. ausführlich erörtert. Er geht natürlich davon aus, dass alle Cnidarier außer den Ctenophoren von der Archhydra abstammen und unterscheidet unter ihnen nur die festsitzenden Polypen und die freischwimmenden Medusen. Die letzteren, also die einzigen freibeweglichen Cnidarier, ließen sich auf die erstgenannten Polypen zurückführen und entbehrten in Folge dessen ein Wimperkleid als Lokomotionsapparat, wozu vielmehr eine besondere Muskulatur diene. Sie zeigten ferner eine geringe Neigung an der exumbralem Seite, insbesondere am aboralen Pol, der den polypoiden Vorfahren zur Anheftung diene, besondere Organe zu entwickeln. Die Ctenophoren wären im Gegensatz dazu mit einem lokomotorischen Wimperapparat und mit wichtigen aboralen Organen ausgerüstet und bewiesen dadurch eine andere Abstammung als die Medusen, d. h. könnten nicht von festsitzenden Polypen, in letzter Linie von der Archhydra abgeleitet und müssten folglich als ein selbständiger Stamm neben den Cnidariern hingestellt werden.

Alle diese von HEIDER angeführten Gründe gegen einen polypoiden Ursprung der Ctenophoren kann ich um so weniger bestreiten, als ich selbst die letzteren niemals von festsitzenden Polypen, am wenigsten von Hydropolypen (Archhydra), die ich ja grundsätzlich von den Scyphozoen trenne, abzuleiten versuchte, und im Gegentheil als ihre nächste Stammform die Scyphula bezeichnet habe, die ja gerade die bei jenen Polypen vermissten Merkmale, die freie Bewegung durch Wimpern und daher den zu jeder Organbildung geeigneten freien aboralen Pol besitzt. Der Widerspruch in unseren Schlussfolgerungen rührt also ausschließlich daher, dass HEIDER die Scyphula für eine cänogenetisch abgeänderte Archhydra hält, was ich aber für unbegründet erklärte. Thatsächlich ist sie nach ihrem inneren Bau eine Scyphozoenform, die weder ein Polyp noch eine Meduse genannt werden kann. Ihr ausschließlich in Wimpern bestehender Bewegungsapparat steht in direktem Widerspruch mit den muskulösen Bewegungsapparaten eines Polyps und einer Meduse; sie unterscheidet sich von ihnen ferner durch den Mangel der Tentakel, von der Meduse insbesondere durch den Mangel einer

Subumbrella, — beides entsteht erst im polypoiden und medusoiden Scyphostoma.

Diese indifferente Stellung der Scyphula gestattet also auch nach HEIDER's Forderungen für die Stammform der Ctenophoren den Vergleich dieser beiden Formen. Ihre wesentliche Übereinstimmung finde ich. 1) in der freien Bewegung durch einen Wimperapparat, 2) in dem Besitz eines ektodermalen Schlundes und der ihn umgebenden Magendivertikel (Taschen oder Kanäle). Allerdings findet sich in dem letztgenannten Punkt auch ein Unterschied: die vier Magentaschen der Scyphula und eines Ctenophorenembryo (vgl. CHUN 17 p. 114) sind nicht vollständig homolog. Die Einstülpung des Schlundes trennt freilich in beiden Fällen das Entoderm oder den Urdarm in zwei Hälften, die zwei ersten einander gegenüberliegenden Magentaschen (vgl. Textfigur 1). Darauf entwickelt die Scyphula das zweite Taschenpaar in den Zwischenräumen des ersten, in der Richtungsebene; im Ctenophoren-Embryo werden statt dessen die beiden schon vorhandenen Entodermhälften rechtwinklig zur Richtungsebene (Magenebene) getheilt, genau so wie es bei Cereanthus geschieht, wogegen die Bildung der Richtungstaschen unterbleibt (vgl. Textfigur 2). Dieser Unterschied kann aber nur als ein verhältnismäßig untergeordneter gelten, weil er sich erst sekundär, nach der Entwicklung des Schlundes und der ersten primären Magentaschen einstellt, und der Ctenophorenembryo daher immerhin als das Abbild eines früheren Entwicklungszustandes der Scyphula oder eines solchen Abkömmlings derselben wie die erwähnte Cereanthuslarve aufgefasst werden kann¹. Ja, ich sehe selbst gar keine Schwierigkeit darin, von der 4zähligen Scyphula ihre thatsächlich vorausgehende 2zählige Vorstufe zu trennen, von der aus die ältesten und einfachsten Ctenophoren direkt, die Scyphopolypen und Scyphomedusen erst nach der Herstellung der 4zähligen Stufe abzuleiten wären. Unter allen Umständen bliebe die Scyphula die gemeinsame Stammform dieser drei Cnidarierzweige,

¹ Der merkwürdigen Gastrodes fehlen die Taschen der Richtungsebene ebenfalls, und daraufhin könnte sie mit größerem Recht als in Folge der räthselhaften Ektodermeinwüchse (s. o. p. 350) für eine Ctenophorenlarve erklärt werden. Auf der anderen Seite ist aber auch die Möglichkeit zu betonen, dass unter den Scyphopolypen Formen wie die 4zählige Cereanthuslarve fixirt und u. A. zum Ausgangspunkt für Gastrodes wurden. Das Hauptinteresse bietet also die letztere dadurch, dass auf gewissen mehr indifferenten Entwicklungsstufen eine grundsätzliche Unterscheidung von Scyphopolypen und Ctenophoren unmöglich ist.

die, wie ich zeigte, sämmtlich von den Hydrozoa zu trennen sind und daher als Scyphozoa zusammengefasst werden können.

7. Geschichte und Systematik.

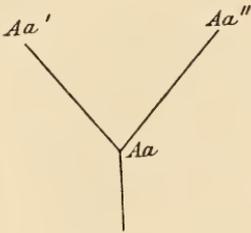
Bei der Untersuchung über den genetischen Zusammenhang der Cnidarier und insbesondere der Scyphozoa habe ich gewisse Gruppen enger zusammengefasst, andere strenger gesondert als es bisher üblich war; dadurch soll aber keineswegs ohne Weiteres eine Entscheidung über die systematische Anordnung dieser Thiere getroffen sein. Ich betone dies besonders desshalb, weil, wie mir scheint, häufig die Bedeutung der Genealogie der Thiere für die Systematik übertrieben wird.

Früher classificirte man rein deskriptiv, woraus sich das sogenannte künstliche System ergab, das auch die einzige Übersicht über das gesammte Thierreich darbot. Nachdem aber die Vorstellung von einer wirklichen Geschichte der Thiere Platz gegriffen hat, erwachte auch das Verlangen nach einem prägnanten Ausdruck dieser Geschichte in einem genetischen oder genealogischen System. Dazu dienen und werden auch fernerhin dienen die zahlreichen Stammbäume der einzelnen Gruppen, die sich zuletzt ganz naturgemäß zu einem einzigen Stammbaum des gesammten Thierreichs zusammenfügen müssen. Zweifellos ist ein solcher allgemeine Stammbaum ein durchaus natürliches System; wenn aber nun verlangt wird, dass dieses natürliche System an Stelle des vorhin genannten künstlichen Systems treten, oder diesem die Klassifikation vorschreiben solle, oder endlich beide irgendwie verschmelzen sollen, so wird eben Wesen und Zweck beider Systeme vollkommen verkannt.

Der Zweck des künstlichen Systems, das in der Regel als System schlechtweg bezeichnet wird, ist eine geordnete Übersicht aller uns bekannten Thiere, worin vermittels passender Diagnosen jede Einzelform identificirt werden kann. Dazu dient die Klassifikation nach Neben- und Unterordnung, so zwar, dass jede Kategorie sich als die Summe aller ihr untergeordneten Kategorien und jede Einzelform sich als eine letzte Kategorie (Art, Varietät) darstellt. — Das genealogische System oder der Stammbaum als Schema der wirklichen Geschichte muss grundsätzlich alle Formen umfassen, die je existirten und in ununterbrochenem Fluss in einander übergingen, mögen sie uns nun bekannt oder bloß hypothetisch angenommen sein. Da der Stammbaum nur den Zweck verfolgt, die Zeitfolge

der stammesgeschichtlichen Metamorphose zu veranschaulichen, so fehlen ihm die Diagnosen, deren Kenntniss er vielmehr voraussetzt. Seine genetischen Kategorien, die jeweilige Stammform und die von ihr ausgehenden Zweigformen stehen auch in einem ganz anderen Verhältnis zu einander als die deskriptiven Kategorien; jede höhere Kategorie (Stammform) ist nicht die Summe aller ihrer Zweigformen, sondern selbst eine Einzelform, eine systematische Art gleich jenen, ihnen aber zeitlich nothwendigerweise vorgesetzt und nur dadurch als höhere Kategorie von ihnen geschieden.

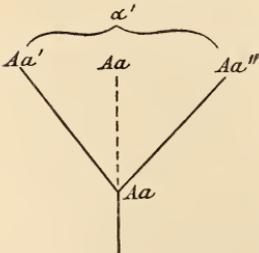
Auf Grund dieser Definition beider Systeme lässt sich verstehen, dass der Stammbaum das deskriptive System nicht ersetzen kann; dazu fehlen ihm nicht nur die zur Artbestimmung nothwendigen Diagnosen, sondern vor Allem die Klassifikation. Der Versuch aber, ihm beides einzufügen, muss an dem grundsätzlichen Unterschied beider Systeme scheitern, wie die folgenden Beispiele erläutern werden.



Textfig. 22.

In dem Stammbaum Textfig. 22 ist Aa als Stammform die Oberkategorie zu den Zweigformen Aa' , Aa'' ; klassifikatorisch müsste, wenn Aa' , Aa'' zwei Arten darstellen, die Oberkategorie Aa deren Gattung bezeichnen, Aa ist aber weder die Summe von Aa' und Aa'' , noch überhaupt von einem anderen deskriptiv systematischen Werth wie diese Arten, sondern ebenfalls bloß eine Art.

Denkt man sich ferner Aa neben den daraus entsprungenen Aa' und Aa'' fortexistierend, so bilden sie insgesamt drei Arten mit der Grundform A und dem variablen Element a , d. h. drei Arten derselben Gattung. Die zwei Kategorien des Stammbaums, Stammform und Zweigformen, vereinigen sich also zu den koordinirten Elementen der deskriptiven Kategorie »Gattung«; dann hat auch die Form der Verzweigung im Stammbaum überhaupt keinen Werth für die Klassifikation, sondern müsste durch den graphischen Ausdruck der Koordinirung und Verbindung ersetzt werden,



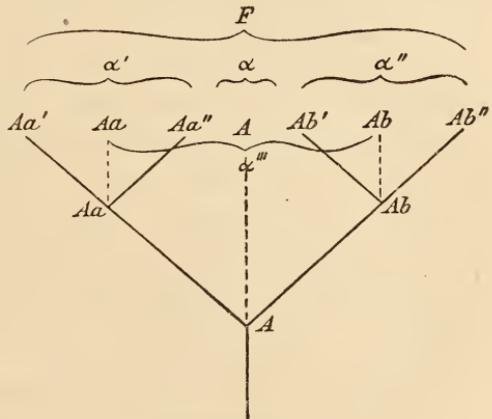
Textfig. 23.

etwa durch das Einrücken von Aa zwischen Aa' und Aa'' und eine sie verbindende Klammer (Textfig. 23).

Diese Konsequenz des Versuchs, den Stammbaum klassifikatorisch zu verwerthen, tritt noch prägnanter hervor, wenn man sich

zu der Gattung α' (Aa , Aa' , Aa'') eine ähnliche zweite Gattung α'' (Ab , Ab' , Ab'') und ihre Verbindung durch eine gemeinsame Stammform A hinzudenkt (Textfig. 24). Denn nun schiebt sich, nach Analogie des ersten Beispiels, die gleichfalls einfache Art A als dritte Gattung α zwischen die zwei ersten Gattungen α' und α'' ein, um mit ihnen eine Familie (F) zu bilden u. s. f. Es wäre aber eine arge Täuschung zu glauben, dass durch solche Schemata die gewünschte Vereinigung von Stammbaum und Klassifikation oder die Verwandlung des künstlichen Systems in ein natürliches, genetisches erreicht wäre. Der Stammbaum ist in unserem Beispiel vollständig und erreicht seinen Zweck, den genetischen Zusammenhang der als bekannt vorausgesetzten hypothetischen oder empirischen Formen übersichtlich darzustellen. Die

durch die Klammern ange-deutete Klassifikation ist aber weder richtig noch überhaupt brauchbar. Aa und Ab sind nicht nur Glieder ihrer zwei Gattungen, sondern nach unserem ersten Beispiel mit A zu koordiniren, das schon wegen seines Einrückens zwischen α' und α'' als eine diesen gleichwerthige Gattung α erscheint. Folgerichtig müssen die drei Arten A , Aa , Ab , die unter



Textfig. 24.

sich eben so nahe verwandt sind, wie die Arten der Gattungen α' und α'' , eine neue Gattung α''' bilden. Dann gehören sie aber nothwendig zu verschiedenen Kategorien, die zuerst völlig getrennt erschienen: A als Gattung α innerhalb der ganzen Familie ist zugleich eine Art innerhalb der Gattung α''' , Aa gehört als Art zu den beiden Gattungen α' und α''' , Ab eben so zu den Gattungen α'' und α''' .

Oder mit anderen Worten: jede Gattung ist mit den anderen Gattungen derselben Familie unmittelbar verknüpft, geht in sie über. Dies wiederholt sich natürlich im weiteren Ausbau unseres Stammbaums, so dass auch alle Familien, Ordnungen, Klassen etc. an gewissen Punkten, nämlich da, wo die Stammformen in die Reihe der letzten Zweigformen eintreten, nur durch Artunterschiede von einander getrennt werden, also nach systematischen Grundsätzen zu einer einzigen Kategorie zu vereinigen sind, in der schließlich an-

dere als Artgrenzen zu bestimmen nicht möglich ist. Damit ist aber die versuchte Klassifikation ad absurdum geführt¹. Die scheinbar so leichte Verwandlung des künstlichen Systems in ein natürliches auf der Grundlage eines Stammbaums beruht eben in der That auf einer Täuschung.

Sobald man aber hier den Einspruch erhebt, dass dieser Misserfolg nur daher rühre, dass in dem gewählten Beispiel alle Stammformen in die Reihe der zu klassificirenden Arten hineingerückt seien, wohin sie nach ihrer Mehrzahl, nämlich so weit sie bloß hypothetische Formen sind, gar nicht gehören, so wird dadurch eben auf den springenden Punkt des Konflikts hingewiesen. Als Abbild des stammesgeschichtlichen Zusammenhangs muss der Stammbaum alle Divergenzpunkte der Zweigformen, auf die sich die Untersuchung gerade richtet, angeben, also alle bezüglichen Stammformen enthalten, mögen sie nun hypothetische oder empirische sein; eine Klassifikation ist aber, wie wir sahen, nur dann möglich, wenn die unmittelbaren genetischen Verbindungen benachbarter Kategorien, also mindestens die Mehrzahl der Stammformen fortfallen, d. h. wenn gerade die Grundlage des Stammbaums aufgegeben wird. In diesem Sinne sind und bleiben Genealogie und Klassifikation Gegensätze, die sich im Allgemeinen ausschließen; und dieser Gegensatz steigert sich natürlich, je weiter Geschichte und Genealogie der Thiere ausgearbeitet und vervollkommnet werden.

Trotzdem hebt die historische Untersuchung und Darstellung des Tierreichs die Möglichkeit der künstlichen Klassifikation nicht auf. Denn die genealogisch zu postulirenden kontinuierlichen Reihen der Thierformen sind in der Empirie durch mehr oder weniger große Lücken unterbrochen, da im Laufe der Stammesentwicklung in erster Linie gerade die für die Klassifikation hinderlichen älteren Stamm-

¹ Man darf damit natürlich nicht die häufig benutzten ähnlichen Schemata verwechseln, die den allgemeinen genetischen Zusammenhang bloß der größeren Gruppen veranschaulichen sollen, und daher nur Stammbäume der letzteren mit Beifügung ihrer systematischen Namen sind, aber keineswegs eine wirkliche »genetische Klassifikation« darstellen. Denn das deskriptive System erreicht seinen Zweck der Identificirung der Arten natürlich erst nach seiner Vollendung bis zu den letzteren, und ist überhaupt ohne die Kenntnis der Arten nicht denkbar, da sie als die einzigen natürlichen, konkreten Kategorien das Material liefern, aus welchem allein alle übrigen künstlichen Kategorien abstrahirt werden. Jede auf irgend welche Oberkategorien beschränkte Übersicht kann verschiedenen Zwecken erfolgreich dienen, ist aber nicht das gekennzeichnete deskriptive System, dessen Verhältnis zum Stammbaum hier zur Diskussion steht.

formen ausgemerzt wurden; und diese allerdings nur in unserem Wissen bestehenden Lücken bilden die nothwendigen systematischen Grenzen zwischen den benachbarten Kategorien, um so bestimmter, je breiter sie sind. In dem Maße, als sie sich durch neue Funde ausfüllen, nimmt umgekehrt die Sicherheit der Klassifikation ab; und theoretisch könnte man sich vorstellen, dass durch eine vollständige Ausfüllung aller Lücken die Ausübung der Klassifikation, nach der Analogie unseres Beispiels, unmöglich würde. Sie würde aber dann weder bloß ihren Charakter ändern, aus einem künstlichen ein natürliches System werden, noch durch das genealogische System ersetzt werden können; sondern sie würde einfach aufhören — zum größten Nachtheil der historischen Arbeit, die zu ihren nothwendigen Voraussetzungen auch eine möglichst vollkommene Klassifikation zählt. Da jedoch jener hypothetische Zustand auch nur in erheblichem Umfang nie eintreten kann, so wird die Klassifikation im Ganzen bleiben, was sie bisher war. Bezeichnet man also das genealogische System als das natürliche, die deskriptive Klassifikation als das künstliche System, so wird sie oder die Systematik der Thiere stets eine künstliche bleiben.

Eine ganz andere Frage ist die, ob denn die Klassifikation ohne jede Beziehung zur Genealogie bestehen könne? — Ganz gewiss nicht; aber nicht deshalb, weil sie nach ihrem Wesen und Zweck auf die Genealogie angewiesen ist, was eben widerlegt wurde, sondern weil beide Aufstellungen zum großen Theil aus demselben Material abgeleitet werden und daher ihre Kategorien häufig bis zu einem gewissen Grade zusammenfallen. Dieses Material ist die Formverwandtschaft der verschiedenen Arten, woraus die historische Untersuchung deren Zusammenhang in Divergenz und Aufeinanderfolge, die Klassifikation die Neben- und Unterordnung feststellt. Wie weit dabei die Parallele zwischen den beiderlei Kategorien gehen kann, haben wir an den besprochenen Beispielen gesehen. Die historische Untersuchung wird ferner oft in der Lage sein, auf Grund ihrer besonderen genealogischen Aufschlüsse der Systematik zu Hilfe zu kommen, sie zu dirigiren, so dass beide Untersuchungen vielfach Hand in Hand gehen. Diese Umstände haben sicher dazu beigetragen, dass die Begriffe der Geschichte und der Systematik der Thiere nicht immer in wünschenswerthem Maß aus einander gehalten wurden, und die Verwandlung unserer Klassifikation, unseres künstlichen Systems in ein genetisches ins Auge gefasst wurde. In der That bleiben aber trotz aller oft sehr innigen Beziehungen zu

einander beide Disciplinen durchaus selbständig; und dies wird vollends evident, wenn man sich klar macht, wie weit unter Umständen ihre Aufstellungen aus einander gehen können und müssen.

Diese gelegentlichen Divergenzen beider Disciplinen sind die ganz natürlichen Folgen ihres verschiedenen Vorgehens. Die Genealogie als abgekürzter Ausdruck der Stammesentwicklung kennt keine trennenden Grenzen, sondern in den ununterbrochenen Formenreihen nur das eine Verhältnis von Stammform und Zweigformen, das je nach den ins Auge gefassten Formen seinen Platz wechselt¹. Die Klassifikation bedarf dagegen sicherer und fixer Grenzen ihrer zahlreichen Kategorien und findet sie in den bezeichneten empirischen Unterbrechungen der ursprünglich kontinuierlichen Formenreihen; aus der wechselnden Weite dieser Lücken leitet sie ferner nach subjektivem Werthmaß die zahlreichen verschiedenen Grade der Formverwandtschaft ab, aus denen sich das System aufbaut. Daher muss der Systematiker je nach Umständen eine Stammform mit ihren Zweigformen koordiniren oder sie vollständig trennen, um dann wieder Zweigformen verschiedener Abstammung und von ihren Ursprüngen gelöst mit einander zu verbinden, so dass dadurch das Bild des Stammbaums ganz verdeckt wird; dies Alles auf Grund der von ihm festgestellten systematischen Verwandtschaftsgrade und zum besonderen Zweck der Klassifikation, der im System nicht zu Gunsten der Genealogie geschädigt werden kann.

Natürlich ist ein solches Verfahren nicht der reinen Willkür preisgegeben, sondern davon abhängig, dass der Systematiker das Gewicht der theils genealogisch, theils klassifikatorisch bedeutsamen Formverwandtschaft nach beiden Seiten mit richtigem Takt abschätzt. Die Inkongruenzen zwischen Genealogie und Systematik sind aber überhaupt gar nicht zu vermeiden und bestätigen die oben erörterte Thatsache, dass beide Disciplinen grundsätzlich verschieden sind, und dass ihr beständiges Ineinandergreifen niemals auf eine Identificirung beider hinauslaufen kann.

Diese Auffassung von der Selbständigkeit der Systematik gegenüber den Hinweisen auf einen abweichenden genealogischen Zusammenhang ist übrigens keineswegs neu; selbst in unserem besonderen, die Cnidaria betreffenden Fall finde ich bei einem nächstbetheiligten Forscher, bei CHUN, Bemerkungen, die mit den letzten Ergebnissen meiner Untersuchung in der Hauptsache übereinstimmen. CHUN

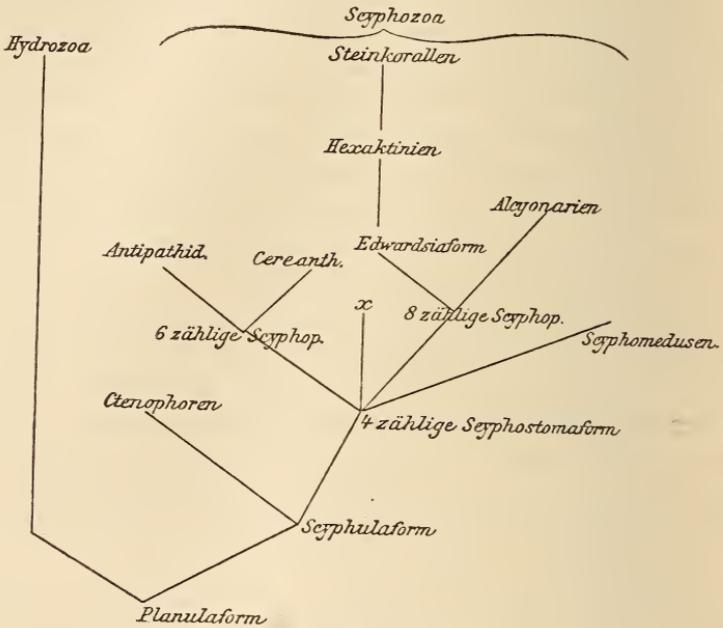
¹ Jede Stammform ist selbst eine Zweigform früherer Stammformen, und jede Zweigform umgekehrt die Stammform späterer Zweigformen.

erklärt nämlich, dass obgleich sich entwicklungsgeschichtliche Anknüpfungspunkte zwischen den Ctenophoren einerseits und den Scyphopolypen und -medusen andererseits gewinnen ließen, er im Hinblick auf die Divergenz dieser Gruppen in ihrer weiteren Entwicklung davon Abstand nehme, sie in einer Kategorie zu vereinigen (18, p. 172). Grundsätzlich ist ein solcher Standpunkt ganz korrekt; nur ist es nicht überflüssig hinzuzufügen, dass dieses Recht der Systematik nicht so gehandhabt werden darf, als wenn die mehr oder weniger selbständige und künstliche Klassifikation die namentlich auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage gewonnenen genealogischen Ergebnisse, besonders unter Berufung auf die sogenannte Cänogenie, desavouiren könnte. Denn indem jene Selbständigkeit der Systematik gerade darauf beruht, dass sie auf Grund der für sie unentbehrlichen empirischen Unterbrechungen des genealogischen Zusammenhangs diesen bis zu einem gewissen Grade vernachlässigen darf, kann sie am wenigsten den Anspruch erheben, in die genealogische Forschung bestimmend einzugreifen.

Dennoch dürften solche Missverständnisse eben so wie die entgegengesetzten, dass die deskriptive künstliche Klassifikation in das natürliche genealogische System überzugehen habe, schon vorgekommen sein und noch vorkommen. Ich wiederhole daher, dass Geschichte und Systematik der Thiere nur als selbständige Disciplinen bestehen können, wenn auch vielleicht gerade in Folge dieser Selbständigkeit Irrthümer hüben und drüben unvermeidlich sind.

Um nun das, was eben erläutert wurde, auf die Cnidarier anzuwenden, muss zunächst ihr Stammbaum ausgeführt werden, der aber Angesichts der bescheidenen Zahl der entwicklungsgeschichtlich untersuchten Formen sich nur auf gewisse Grundzüge beschränken muss (Textfig. 25). — Von der planula-ähnlichen gemeinsamen Stammform aller Cnidarier gingen zuerst die beiden Zweigformen der Archydra und der Scyphula aus, jene der Ausgangspunkt aller Hydrozoen, diese der Scyphozoen. Von der Scyphula divergiren wieder zwei Zweige, von denen der eine zu den Ctenophoren, der andere zu den 4zähligen scyphostoma-ähnlichen Polypen hinführt, der Stammform aller Scyphopolypen und Scyphomedusen. Es sind folglich die Ctenophoren, Scyphopolypen und Scyphomedusen nicht koordinirte Ausläufer der Scyphula, sondern die Ctenophoren der Gesammtheit der übrigen Scyphozoen entgegengesetzt. Dies könnte ganz wohl auch systematisch zum Ausdruck kommen, nur nicht in

der Koordinirung: Hydrozoa-Scyphozoa-Ctenophorae, oder gar in dem vollständigen Ausschluss der letzteren und dem Stamm der Cnidarier: Cnidaria-Ctenophorae. Denn der ektodermale Schlund und die ihn umgebenden primären Magentaschen bilden einen so prägnanten Charakter der von mir so genannten Scyphozoa, der den Hydrozoa völlig fehlt, dass er eine entsprechende systematische Eintheilung: Hydrozoa-Scyphozoa und andererseits die Einordnung der Ctenophoren in die letztere Gruppe nothwendig macht.



Textfig. 25.

Unter dieser Voraussetzung lässt sich auch der allseitig anerkannten Forderung, den Ctenophoren eine Sonderstellung zuzuerkennen, in genügendem Maße nachkommen, wenn man ihnen gegenüber die Scyphopolypen und Scyphomedusen unter einem neuen Namen zusammenfasste. Dann fragt es sich aber noch, ob dieses an sich korrekte Vorgehen für die Klassifikation zweckmäßig wäre, oder ob nicht unter diesen Umständen die Koordinirung: Scyphopolypen, Scyphomedusen, Ctenophoren- vorzuziehen sei; eine Frage, deren Entscheidung ich dem Takt zuständiger Systematiker überlasse.

Die Hauptmasse der Scyphozoen geht von der 4zähligen scyphostoma-ähnlichen Polypenform aus und zwar in den drei koordinirten Zweigen der Medusen, der 6- und der 8zähligen Polypen,

Trotzdem ist es systematisch ganz selbstverständlich, jene zweierlei Polyphen als eine Gruppe den Medusen entgegenzusetzen. — Wichtiger als diese unerhebliche Inkongruenz zwischen Genealogie und System ist der Widerstreit beider Darstellungen im Gebiet der Scyphopolyphen. Systematisch werden sie noch immer zunächst in die Aleyonaria und die Zoantharia eingetheilt, jene mit gefiederten, diese mit glatten Tentakeln; die Zoantharia zerfallen ferner in die Antipathiden, Malacodermen (Aktinien) und Sklerodermen (Steinkorallen). Eine entsprechende genealogische Verzweigung ist aber nach den bisher vorliegenden Thatsachen ausgeschlossen. Die 6zählige Stammform, von der die Cereanthiden und Antipathiden ausgingen und die 8zählige Stammform, die den übrigen Aktinien, den Steinkorallen und den Aleyonarien zum Ursprung diente, divergiren durch die Art ihrer Entwicklung (Halbirung der zwei Seitentaschen — Dreitheilung der dorsalen und der ventralen Tasche) schon von der 4zähligen Urform an (Textfig. 10). Die Edwardsien nebst den sich anschließenden Hexaktinien und Steinkorallen erscheinen daher mit den Aleyonarien weit näher verwandt als mit den Cereanthiden und Antipathiden¹. Endlich ist es nicht unmöglich, dass neben den 6- und 8zähligen noch andere Zweigformen aus der 4zähligen Urform hervorgingen, z. B. solche mit der Grundzahl 4 (im Stammbaum durch x angedeutet), wie vielleicht *Tetractis jonica*, die dann eben so wie die Cereanthiden von den übrigen Aktinien zu trennen wären.

Wie man sieht, gehen also Genealogie und Klassifikation der Scyphopolyphen noch vollständig aus einander; und es ist nicht leicht zu sagen, wie weit eine Annäherung zwischen ihnen, oder was daselbe ist, eine Anpassung des Systems an die Genealogie möglich und geboten ist. Denn so wenig sich auch die Mängel des gegenwärtigen Systems verkennen lassen, so bleibt es andererseits doch fraglich, ob gerade die Genealogie bessere Anhaltspunkte für die praktische Klassifikation liefern kann.

Jene Mängel beruhen vor Allem in der Aufstellung der Ordnung »Zoantharia« und der Unterordnung der »Malacodermata«. Die Cereanthiden, Antipathiden, Zoantheen, Hexaktinien und Steinkorallen sind zweifellos wohlumgrenzte und systematisch eben so gut definirbare Gruppen wie die Aleyonarien; warum werden sie aber insgesamt als Zoantharien den Aleyonarien entgegengesetzt? Von ihren Unterscheidungsmerkmalen: glatte, nicht gefiederte Tentakel,

¹ Auf die Ähnlichkeit zwischen Edwardsien und Aleyonarien hat schon HERTWIG hingewiesen.

Besitz von Binnenfächern mit der Grundzahl 6 — stimmt keins ausnahmslos, am wenigsten die Binnenfächer und ihre Grundzahl; gemeinsam ist ihnen nicht einmal der Mangel der besonderen Kennzeichen der Alcyonarien (acht gefiederte Tentakel, keine seitlichen Binnenfächer), da die Thalassianthinen gefiederte Tentakel, die Edwardsien, Cereanthiden und Zoantheen ebenfalls keine seitlichen Binnenfächer besitzen. Ist aber die Ordnung der Zoantharien hinfällig, so ist es natürlich auch die Unterordnung der Malakodermen, und es müssen daher, wenn man nicht alle aufgezählten Gruppen einfach koordiniren will, passendere Verbindungen zwischen ihnen gesucht werden.

Genealogisch präsentiren sich als zwei natürliche Abtheilungen 1) die nach ihrem Ursprung 6zähligen Scyphopolypen, die man daher füglich Hexacorallia nennen kann¹, nämlich die Cereanthiden und Antipathiden, 2) die in demselben Sinn Szähligen Alcyonarien, Hexaktinien mit allen ihren Abkömmlingen und die Steinkorallen (Octocorallia); die Stellung der Zoantheen und einiger anderer Formen bleibt zunächst noch zweifelhaft. Um diese zwei Gruppen in systematische Ordnungen zu verwandeln, müssten aber allerdings embryologische Merkmale für sie verwendet werden: die 6zählige und die Szählige Grundform, jene mit zwei lateralen, diese mit vier dorsoventralen Theilungssepten zwischen vier primären Septen (Textfig. 10). Die beiden Unterordnungen der Hexacorallien, die Cereanthiden und die Anthipathiden, sind natürlich leicht zu trennen; unter den Octocorallien ständen zunächst die Alcyonarien mit ihren acht Tentakeln und den ungepaarten seitlichen Septenden mit 16 oder mehr Tentakeln und in der Regel mit seitlichen Binnenfächern versehenen Aktinien und Steinkorallen (Polyactinia) gegenüber, deren gegenseitige Abgrenzung wiederum auf der Hand liegt.

Dieses System wäre jedoch zunächst bloß ein provisorisches; denn die definitive Einreihung der erwähnten zweifelhaften Formen könnte nicht nur neue Merkmale verlangen, sondern vielleicht selbst an dem einen oder anderen Punkt solche nähere Verbindungen verschiedener Gruppen aufdecken, dass dadurch eine brauchbare Klassifikation

¹ Der Name Hexacorallia kann nur so lange unzutürlich erscheinen, als man an dem Namen der Hexaktinien festhält, der aber gegenwärtig am besten ganz aufgegeben wird. Die Grundzahl 6 der Binnenfächer, auf die er sich bezieht, ist ein selbst in der einzelnen Art sehr variabler Charakter, also am wenigsten zum Merkmal einer Familie geeignet, besonders da durch dasselbe die nächsten Verwandten in unnatürlicher Weise in verschiedene Familien getrennt werden.

unmöglich würde, so wie es in dem Beispiel auf p. 367 gezeigt wurde. Auch braucht man sich nur vorzustellen, dass die von PARKER beschriebene Variabilität von *Metridium marginatum* auch bei anderen Scyphopolypen nachgewiesen würde, um zu verstehen, wie schwankend die Systematik dieser Klasse werden kann. Unter solchen Umständen bleibt freilich das einzige bestimmte Ziel einer ordnenden Untersuchung die Genealogie, die ja bei jeder solchen Variabilität wie die genannte ohne Weiteres an die Stelle der Klassifikation tritt, indem die Varianten einer Species nicht mehr als Repräsentanten verschiedener systematischer Kategorien, sondern nur noch als zwar unbeständige Zweigformen einer Stammform gelten können.

Straßburg, im August 1897.

Litteraturverzeichnis.

1. AL. AGASSIZ. On *Arachnactis brachiolata*, a Species of Floating Actinia. Boston Journal of Nat. Hist. VII. 1863.
2. ANDRES, Le Attinie. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. IX. 1884.
3. ED. VAN BENEDEN, Une Larve voisine de la Larve de SEMPER. Arch. Biol. X. 1890.
4. — Recherches sur le développement des *Arachnactis*. Arch. Biol. XI. 1891.
5. BLOCHMANN u. HILGER, Über *Gonaetinia prolifera* Sars, eine durch Querteilung sich vermehrende Aktinie. Morphol. Jahrb. XIII. 1888.
6. BOVERI, Über Entwicklung und Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1890.
7. — Das Genus *Gyractis*. Zool. Jahrb. Abth. Syst. VII. 1894.
8. BROOK, Preliminary remarks on the homologies of the mesenteries in *Anthozoa* and other *Anthozoa*. Proc. R. Soc. Edinburgh. XV. 1889.
9. BUSCH, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. 1851.
10. CARLGREN, *Protanthea simplex* n. g. n. sp., eine eigenthümliche Aktinie. Öfvers. K. Vetensk. Akad. Förh. 1891. Stockholm.
11. — Über das Vorkommen von Bruträumen bei Aktinien. Ebenda. 1893.
12. — Zur Kenntnis der Septenmuskulatur bei *Ceriantheen* und der Schlundrinne bei *Anthozoen*. Ebenda.
13. CARLGREN, Studien über nordische Aktinien. K. Svenska Akad. Handlingar. XXV. 1893—1894.
14. — Beobachtungen über die Mesenterienstellung der *Zoantharien* etc. Festschrift für LILLJEBORG. Upsala 1896.
15. CERFONTAINE, Notes préliminaires sur l'organisation et le développement de différentes formes d'*Anthozoaires*. I. Bull. Acad. R. Belg. LXI. 1891. T. XXI.
16. — Dasselbe. II. Ebenda T. XXII.
17. CHUN, Die *Ctenophoren* des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. I. 1880.

15. CHUN, Cölenteraten. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. II, 2. 1889—1894.
19. ERDMANN, Über einige neue Zoantheen. Jen. Zeitschr. Naturw. XIX. 1886.
20. FAUROT, Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies. Arch. Zool. expériment. 1895.
21. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
22. — Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. I. Beschreibender Theil. p. 49. 1882. II. Vergleichender Theil. 1884.
23. — Entwicklungsgeschichte der Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata. 1887.
24. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Pelagia noctiluca. Diese Zeitschr. LV. 1893.
25. HAAKE, Zur Blastologie der Korallen. Jen. Zeitschr. XIII. 1879.
26. HADDON, Revision of the British Actiniae. Trans. R. Dublin Soc. IV. 1889.
27. — u. SHACKLETON, A Revision of the British Actiniae. Part. 2. Ebenda. IV. 1891.
28. HAIME, Mémoire sur le Cérianthe. Ann. sc. nat. Zoologie. 1854.
29. HATSCHEK, Lehrbuch der Zoologie. I—III. 1888—1891.
30. HEIDER, Über Gastrodes, eine parasitische Ctenophore. Sitzungber. Gesell. naturf. Freunde. Berlin 1893.
31. v. HEIDER, Cerianthus membranaceus Haime. Sitzungsber. k. Akad. Wien. 1879.
32. O. u. R. HERTWIG, Die Aktinien. 1879.
33. R. HERTWIG, Die Aktinien der Challenger-Expedition. 1882.
34. JOURDAN, Recherches zoologiques et histologiques sur les Zoanthaires du Golfe de Marseille. Ann. sc. nat. Zool. X. 1879—1880.
35. v. KOCH, Die Antipathiden des Golfes von Neapel. Mitth. Zool. Station Neapel. IX. 1889—1891.
36. — Entwicklung von Caryophyllia cyathus. Ebenda. XII. 1897.
37. KÖLLIKER, Die Pennatuliden. 1872.
38. KOROTNEFF, Zoologische Paradoxen. Diese Zeitschr. Bd. LI. 1891.
39. KORSCHULT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. 1890.
40. KOWALEWSKY, Beobachtungen über die Entwicklung der Cölenteraten. (Russisch.) Nachrichten der K. Gesellsch. der Freunde der Naturkunde. Moskau 1873. Französ. in: Revue des sciences naturelles. IV. 1875.
41. — et MARION, Documents pour l'histoire embryologique des Alcyonaires. Ann. Mus. d'Hist. nat. Marseille. Zool. I. 1883.
42. KWIETNIEWSKY, Actinaria von Ternate etc. Zool. Anz. 1896. Nr. 512.
43. KWIETNIEWSKY, Revision der Aktinien etc. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XXIII. 1896.
44. LACAZE-DUTHIERS, Développement des Coralliaires. Arch. zool. exper. I. 1872.
45. LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. 1894.
46. E. L. MARK, Polyps. Selections from embryological Monographs by A. AGASSIZ, FAXON and E. L. MARK. III. 1884. Taf. XII. Edwardsia sp.
47. McMURRICH, Contributions on the Morphology of the Actinozoa. II. Journal of Morphology. IV. 1891.
48. — Dasselbe. III. Ebenda. V. 1891.
49. G. MÜLLER, Zur Morphologie der Scheidewände bei einigen Palythoa und Zoanthus. Diss. Marburg 1883.

50. ORTMANN, Über bilaterale Anordnung der Septen von *Cylicia tenella* Dana etc. Zool. Anz. XII. 1889.
51. PARKER, The Mesenteries and Siphonoglyphs in *Metridium marginatum* M. Edw. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XXX. 1897.
52. QUATREFAGES, Mémoire sur les Edwardsies, nouveau genre de la famille des Actinies. Ann. sc. nat. 2. sér. XVIII. 1842.
53. SARS, Über *Arachnactis albida*, einen schwimmenden Polypen. Fauna littoralis Norvegiae. I. 1846.
54. VANHÖFFEN, Untersuchungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Arachnactis albida* Sars. Bibliotheca zoologica von LEUCKART und CHUN. Heft 20. 1895.
55. VOGT, Des genres *Arachnactis* et *Cerianthus*. Arch. Biol. VIII. 1888.
56. WILLEM, La digestion chez les Actinies. Bull. Soc. Méd. Gand 1892.
57. H. WILSON, On the development of *Manicina areolata*. Journ. Morph. 1889.
58. — On a new Actinia, *Hoplophoria coralligens*. Stud. Biol. Lab. Johns Hopkins University. IV. 1889.
59. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere etc. Neue Folge. I, 1. 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

ab, aboraler Pol; *d*, dorsal; *dl*, dorsolaterales Septum (-Falte); *dmg*, dorsale Magentasche; *drs*, dorsales Richtungsseptum (-Falte); *en*, Entoderm; *ek*, Ektoderm; *f*, Filament; *hs*, Hauptseptum (-Falte); *l*, linke Körperseite; *lp*, Mundlippe; *lt*, Mundtentakel; *mf*, Magenfalte, Septum; *mg*, primäre Magentasche; *mt*, Mitteltasche; *nd*, Nahrungsdotter; *o*, Mund; *or*, oraler Pol; *r*, rechte Körperseite; *rf*, Ringfalte; *rs*, Richtungsseptum (-Falte); *s*, Schlund; *sp*, Schlundpforte; *st*, Septaltrichter; *u*, Umschlag des Schlundpfortenepithels; *v*, ventral; *vmg*, ventrale Magentasche; *vs*, ventrales Richtungsseptum; *x*, meridionale Entodermplatte.

Tafel XVI.

Fig. 1—5. Querdurchschnitte einer jungen *Cereanthus*larve *a*. Das Ektoderm dunkel, das Entoderm hell; 1 und 4 die Richtungstaschen, 2, 3 die Seitentaschen.

Fig. 6. Senkrechter Durchschnitt einer gleichen Larve längs den Theilungssepten *mf*.

Fig. 7. Schlund dicht neben dem vorigen Durchschnitt.

Fig. 8, 9. Querdurchschnitte der ventralen Richtungstasche und ihrer Rinne mit den Anfängen ihrer Halbiringe und der Bildung der Tasche 5 in 4^r.

Fig. 10. Ähnlicher Durchschnitt einer etwas älteren Larve.

Fig. 11. Das erste Theilungsseptum im Bereich des dreieckigen Umschlages des Schlundes (s. Fig. 4) senkrecht und rechtwinkelig durchschnitten.

Fig. 12, 13. Querdurchschnitte einer 8zähligen *Cereanthus*larve *a*. *s*, dorsale Fortsetzung des Schlundes.

Fig. 14. Querdurchschnitt einer 9zähligen *Cereanthus*larve *a*.

Fig. 15, 16. Dasselbe von einer 10zähligen Larve.

Fig. 17. Die von einem Filament durchbohrte Leibeswand einer Cereanthuslarve *a*.

Tafel XVII.

Fig. 18—20. Querdurchschnitte einer 11- bis 12zähligen Cereanthuslarve *a*, in 6^r beginnt die Bildung von 7.

Fig. 21—27. Querdurchschnitte durch die Tentakel und den Schlund einer 11zähligen Cereanthuslarve *b*.

Fig. 28. Querdurchschnitt einer 12zähligen Cereanthuslarve *b*. 6^r ist schon geteilt, 7 hergestellt.

Fig. 29. Senkrechter Durchschnitt durch einen Embryo (Gastrula) von *Cereactis aurantiaca*.

Fig. 30. Dasselbe. Ektodermzellen von der Fläche gesehen.

Fig. 31. Dasselbe. Keimschichten im Durchschnitt in der Nähe des oralen Pols. *ek'*, Plattenepithel; *y*, kleine Kerne.

Fig. 32. Dasselbe. Weiteres Stadium.

Fig. 33—38. Senkrechte Durchschnitte durch einen Embryo von *Cereactis aurantiaca*, der Nahrungsdotter ist fortgelassen.

Tafel XVIII.

Embryonen von *Cereactis aurantiaca* (in den Durchschnitten ist der Nahrungsdotter fortgelassen).

Fig. 39—43. Durchschnitte parallel zur Richtungsebene.

Fig. 44. Aus der voranstehenden Serie konstruierter Durchschnitt rechtwinkelig zur Richtungsebene.

Fig. 45. Äußere Ansicht des Entoderms mit Taschen und Falten eines 6zähligen Embryo aus einer vollständigen Durchschnitsserie rekonstruiert, vom oralen Pol gesehen; der Schlund fehlt, die Mitteltaschen sind dorsalwärts noch offen, die dorsalen Richtungsfalten erst in der Tiefe angelegt, die ventralen fehlen noch.

Fig. 46—53. Senkrechte Durchschnitte eines älteren Embryo, parallel zur Richtungsebene.

Fig. 54. Senkrechter Durchschnitt eines etwas älteren Embryo.

Fig. 55—61. Querdurchschnitte eines jungen Embryo. Fig. 55—57 im Bereich des Schlundes, Fig. 58 durch die Schlundpforte, Fig. 59—61 unterhalb derselben.

Fig. 62—68. Querdurchschnitte eines ähnlichen Embryo unterhalb des Schlundes. *hs'* eine abnorm gelagerte Hauptfalte.

Tafel XIX.

Fig. 69—71. Querdurchschnitte durch einen 8zähligen Embryo von *Cereactis aurantiaca*, die ventralen Richtungssepten sind erst in der Nähe des aboralen Pols angelegt und daher in diesen Figuren nicht sichtbar.

Fig. 72, 73. Querdurchschnitte durch eine ältere 8zählige Larve von *Cereactis aurantiaca*, die dorsalen Richtungsfalten vereinigen sich unterhalb des Schlundes.

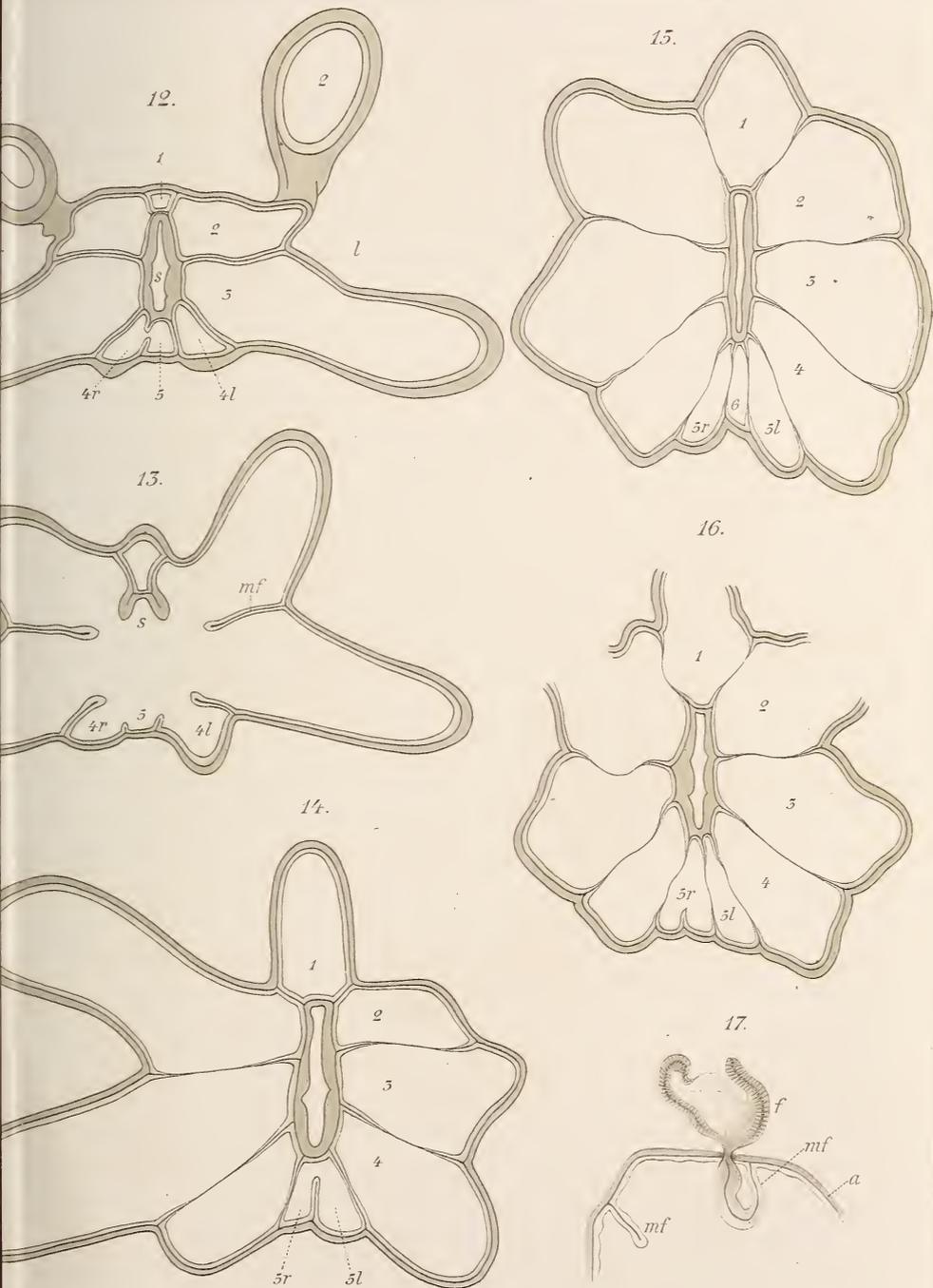
Fig. 74, 75. Querdurchschnitte durch eine 8zählige *Cereactis*larve.

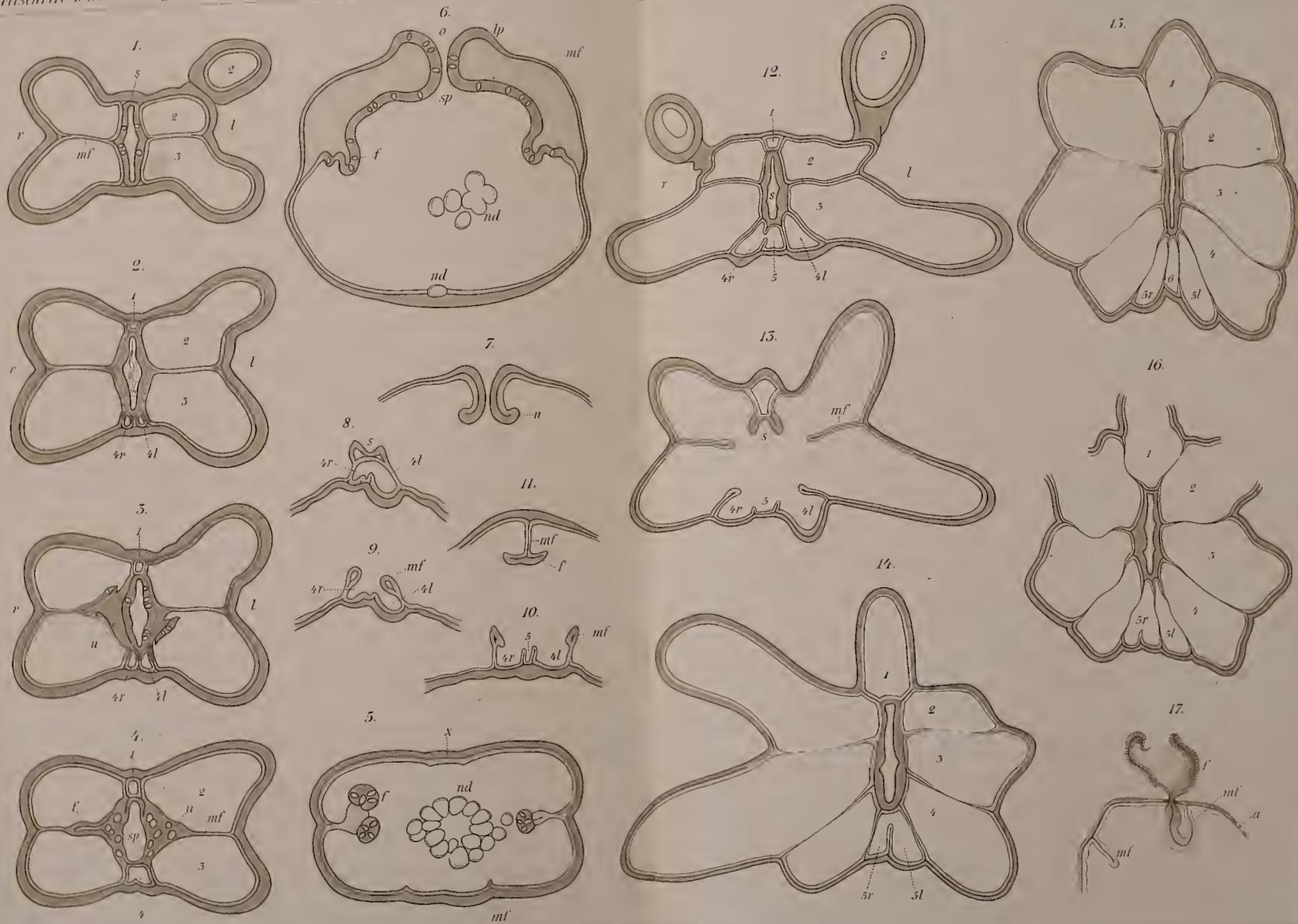
Fig. 76—79. Querdurchschnitte durch eine junge Knospe von *Anthelia glauca* vor der Schlundbildung; das Ektoderm ist weiß gelassen, 1—4 die vier primären Taschen.

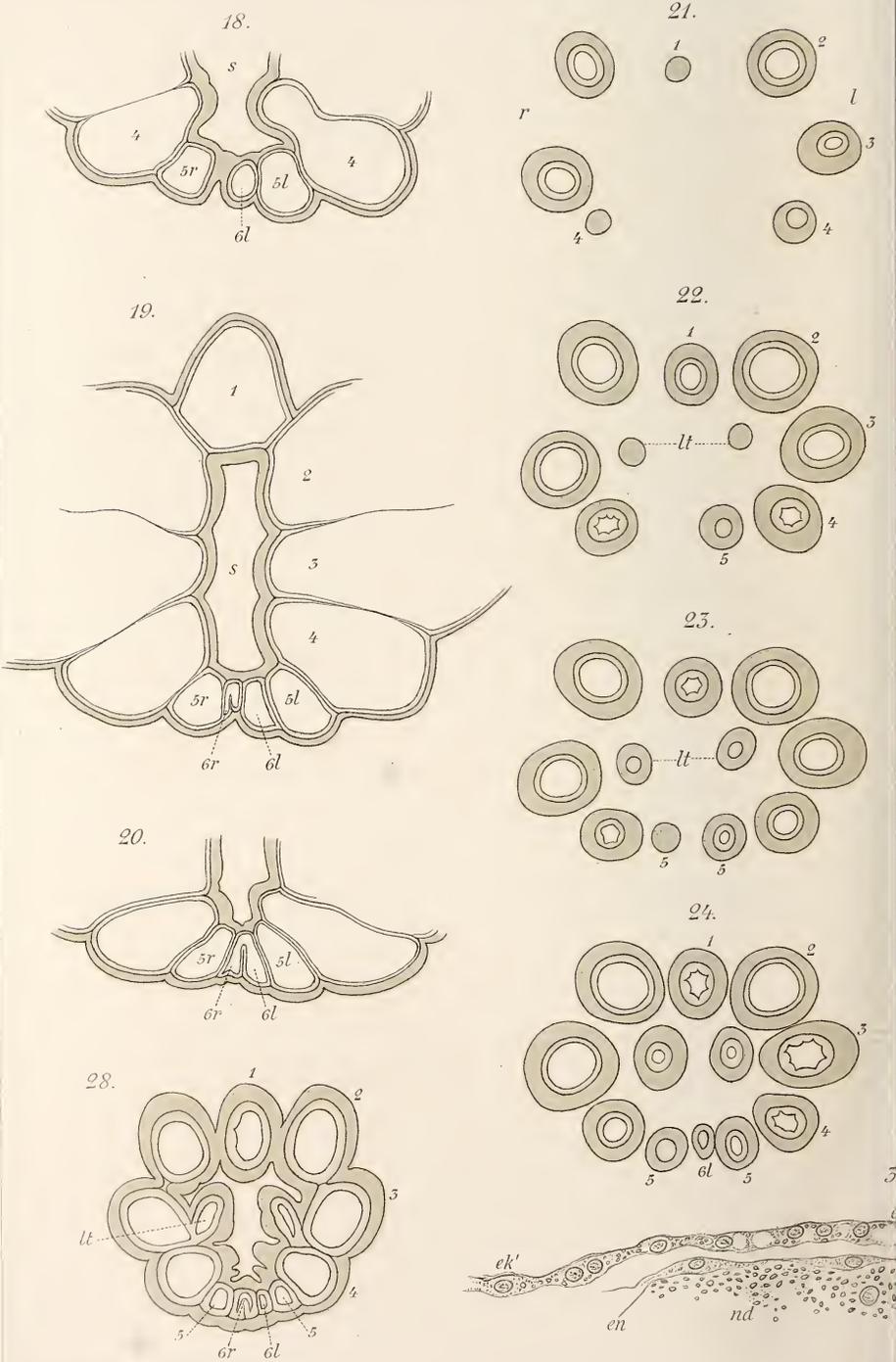
Fig. 80. *Tetractis jonica* n. g., n. sp., vergrößert.

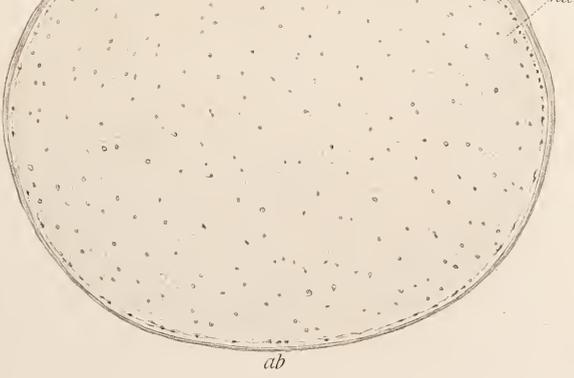
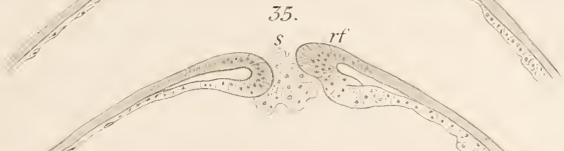
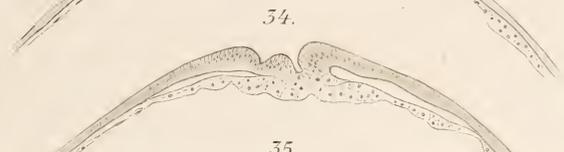
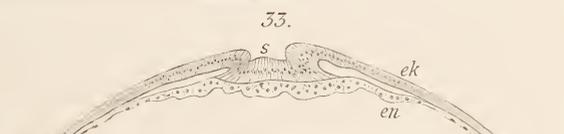
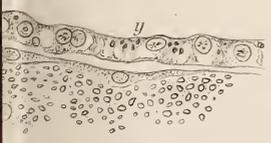
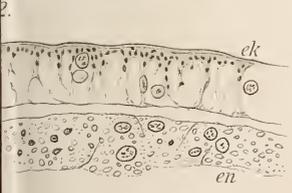
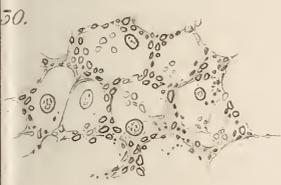
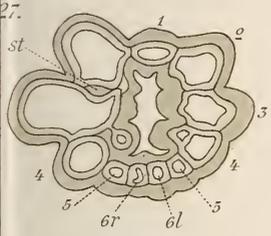
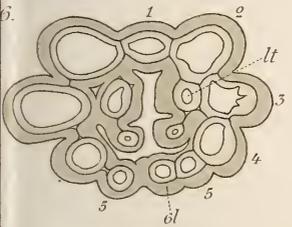
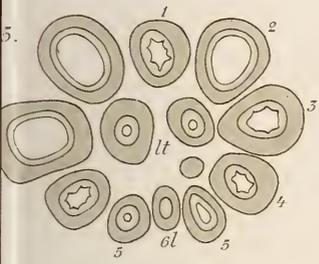
Fig. 81, 82. Dasselbe. Querdurchschnitte durch den Schlund und unterhalb desselben (vgl. Textfig. 21), 1—3 die ungetheilten Innenfächer, 4 die getheilte Richtungstasche.

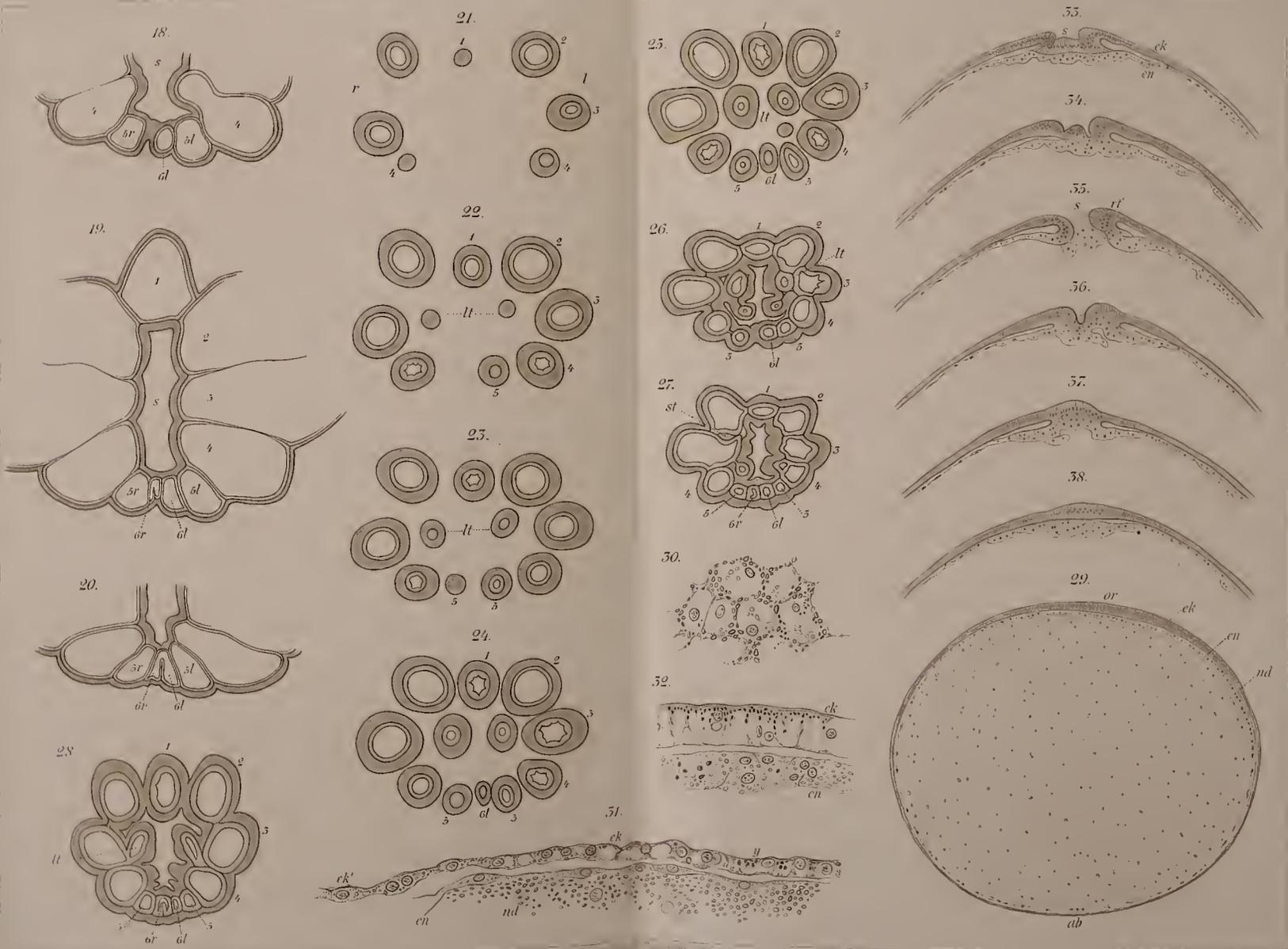
Fig. 83. Querdurchschnitt durch eine junge Knospe von *Antipathes glaberima*. 1, 2 Richtungstaschen mit Tentakelbasen, 3, 4 Seitentaschen.

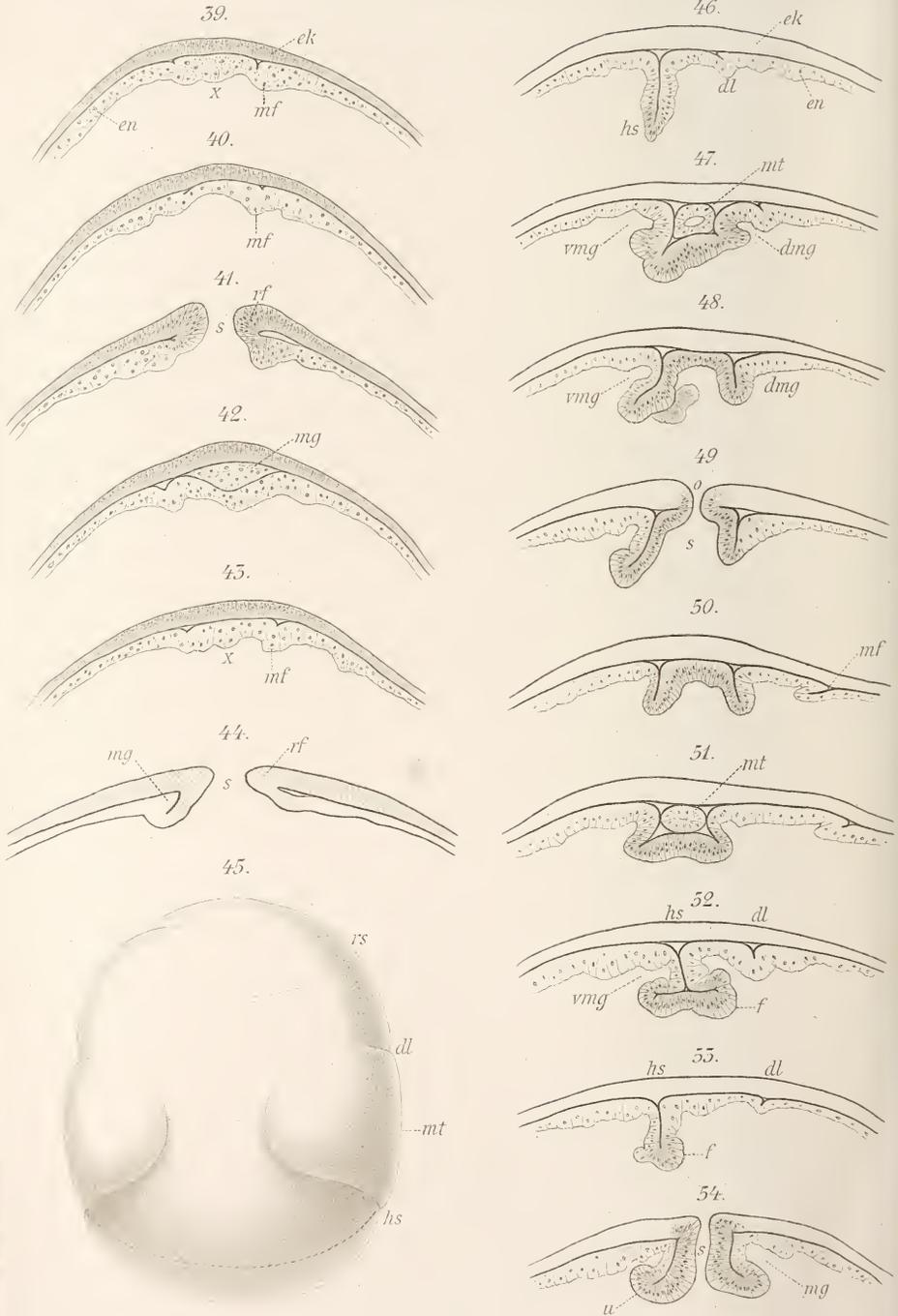


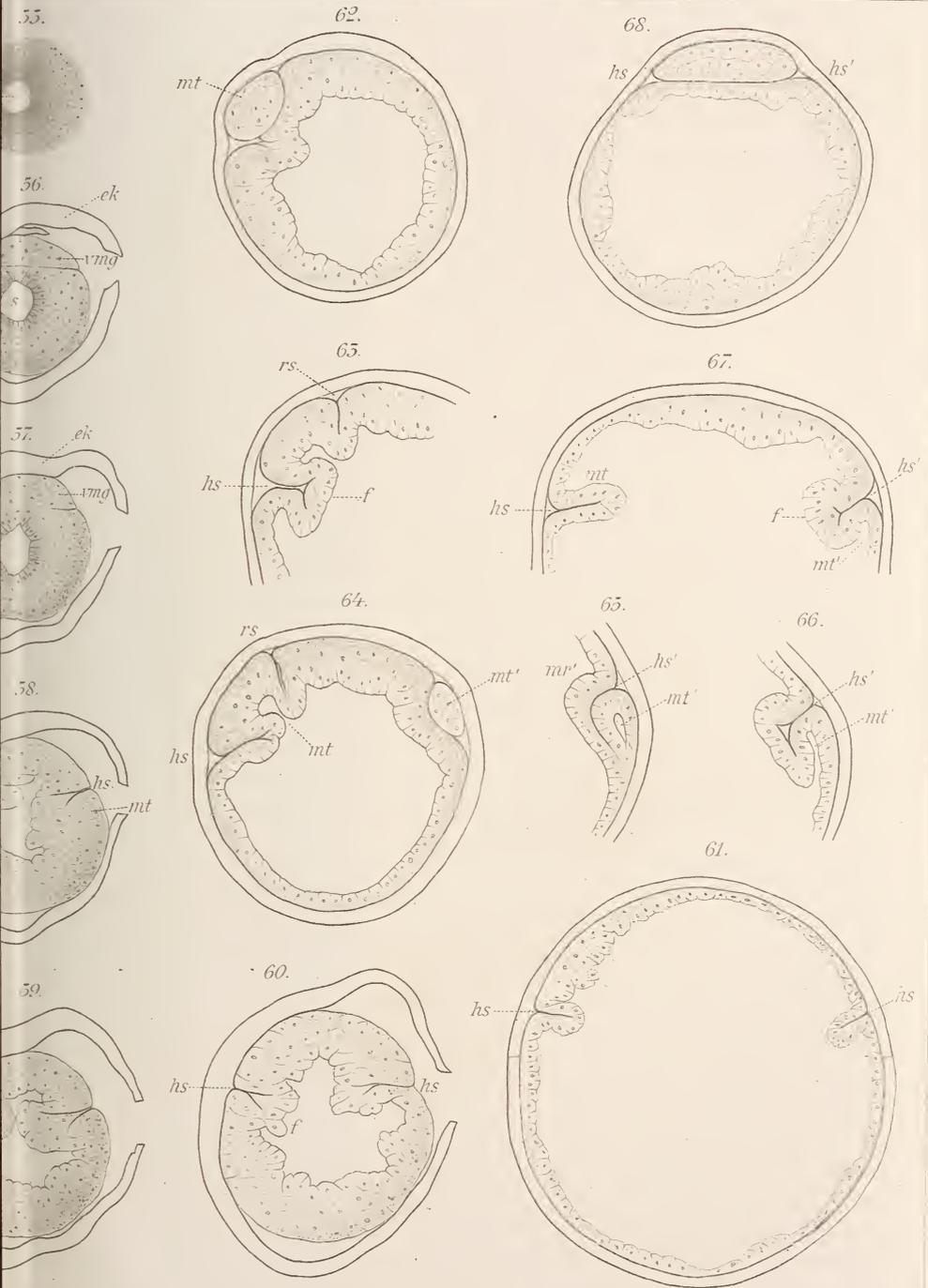


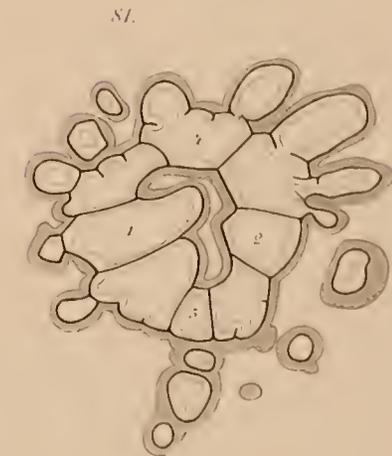
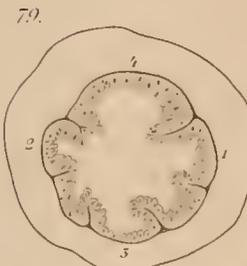
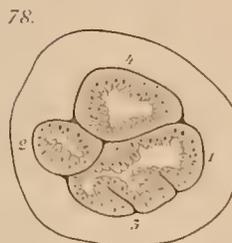
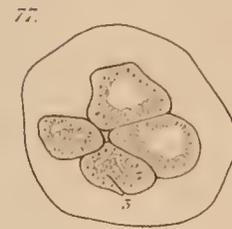
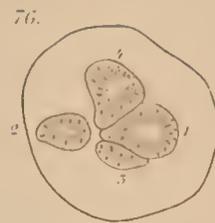
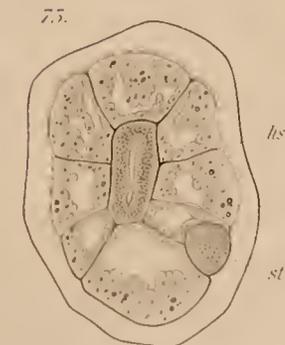
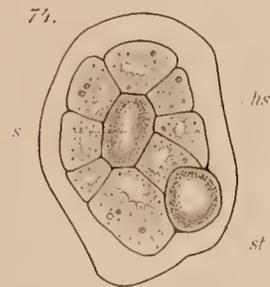
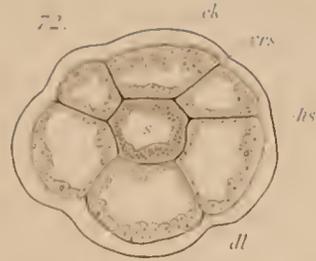
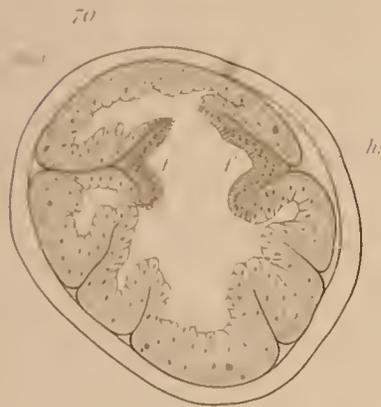
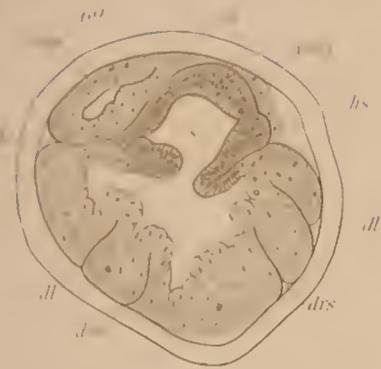












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1897-1898

Band/Volume: [63](#)

Autor(en)/Author(s): Goette A.

Artikel/Article: [Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen. 292-378](#)