

Sonderabdruck aus der
Palaeontologischen Zeitschrift
2. Band 1918

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

O. JAEKEL:
Über die Organisation der Anthozoen

Über die Organisation der Anthozoen

Die Sessilität und ihre Bedeutung für den Körperbau ist in neuerer Zeit in mehreren palaeontologischen Arbeiten gestreift worden, so in einer von biologischem Verständnis geleiteten, leider wenig beachteten Schrift von Ad. Kemna: Morphologie des Coelenterés (Ann. Soc. roy. Zool. et Malacologique de Belgique, T. XLIII, pag. 220, T. XLIV, pag. 143), weiter in Arbeiten über die Organisation der Tetrakorallen

(Yakowlew: Die Entstehung der charakteristischen Eigentümlichkeiten der Korallen *Rugosa* (Mem. Com. Géol.; Nouv. Ser. 66, Petersburg 1910).

Man ist wohl darüber einig, daß die palaeozoischen *Tetracoralla* (*Rugosa*, *Pterocorallia*) eine ancestrale oder mindestens primitive Stellung gegenüber den jüngeren heute so verbreiteten Hexakorallen einnehmen. Während in dem Kelchbau dieser Abteilung der radiäre Bau in der Septen- bzw. Tentakelstellung streng durchgeführt ist und sich auf eine sechsteilige Ordnung zurückführen läßt, wurde allgemein bei den *Tetracoralla* eine eigenartig ausgeprägte Symmetrie in der Anlage der Septen festgestellt.

Über die Anlage der ersten Septen, die ja durch Anschleifen unverletzter Spitzen relativ leicht festgestellt werden kann, gingen indes die Angaben auseinander. Während ein Teil der Autoren, besonders eingehend Duerden am Anfang schon drei Septenpaare angab und darin eine Harmonie mit der Ontogenie der lebenden Hexakorallen erweisen zu können glaubte, zeigte T. C. Brown, daß bei Tetrakorallen zuerst vier Septen erscheinen, von denen zwei in der Medianebene liegen und dem Haupt- und Gegenseptum entsprechen, während die beiden andern, die „Alarsepten“, zu diesen schräg gestellt sind (vgl. Fig. 13). Hierdurch würde also nicht nur die Bilateralität scharf ausgeprägt sein, sondern auch ein Gegensatz zweier, in sich symmetrisch gebauter, aber voneinander verschiedener Kelchhälften gegeben sein. Auch der weitere Verlauf der Septenanlage erfolgt in diesen beiden Antimeren verschieden.

Es gab ein falsches Bild, wenn Pompeckj noch kürzlich³⁾ die Ergebnisse der Studien über die Septenbildung dahin resümierte, daß der tetrameren Septenanlage der *Tetracoralla* Hexamerie vorausgehe; und wenn er von der Ontogenie der Hexakorallen sagt: „Die Septenanlage der *Hexacoralla* zeigt normal auch zuerst drei primäre Septenpaare; sie stehen aber regelmäßig radiär und bilden sechs gleiche Septen eines ersten Zyklus“. Diese nicht ganz einfachen Verhältnisse liegen tatsächlich gerade umgekehrt. Über die Hexakorallen schrieben schon 1890 Korschelt und Heider in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere S. 55: „Zunächst entsteht ein Septenpaar, das zur langgestreckten Mundspalte, durch welche die Symmetrieebene gekenn-

¹⁾ Thom. C. Brown, Studies on the Morphology and Development of certain Rugose Corals (Ann. New York Ac. of Sciences, Vol. XIX 3, 1909).

²⁾ Development Stages in *Streptelasma rectum* Hall. Amer. Journ. of Science 1907, Bd. XXIII, S. 277.

³⁾ Sond.-Abdr. a. d. Handwörterbuch d. Naturwiss. Bd. II, S. 711, 1912.

zeichnet erscheint, ungefähr senkrecht gestellt ist (Fig. 10). Dieses Septenpaar bildet sich als eine längs verlaufende Falte des Entoderms, in deren Inneres sich ein Fortsatz der gallertartigen Stützlamelle erstreckt. Durch die Ausbildung dieses ersten Septenpaares, das dem einen Mundwinkel mehr genähert erscheint, wird der periphere Teil der Gastralhöhle in zwei Magentaschen getrennt, von denen die eine kleiner ist, als die andere. Durch das zweite Septenpaar (Fig. 10) wird die größere der beiden Magentaschen in drei Teile geteilt. Das dritte Septenpaar entwickelt sich in der kleineren der beiden primären Magentaschen und teilt diese in ähnlicher Weise in drei Teile, während das vierte Septenpaar in jener unpaaren Tasche sich ausbildet, welche von den Septen Nr. 2 eingeschlossen wird“. Man kann sonach sagen, daß auch bei den Hexakorallen ein tetrameres Stadium vorangehe, da die primären Septen nicht nur vorübergehend vier Magentaschen bilden, sondern die weitere Septenbildung innerhalb dieser vier Taschen gesondert und unabhängig vor sich geht.

Während die Hexakorallen, die am Ende des Palaeozoikums an die Stelle der älteren Tetrakorallen (*Rugosa*, *Pterocorallia*) treten, den radiären Bau in der Stellung ihrer Septen von der Anlage des vierten Septenpaares an scharf ausgeprägt zeigen, fand man bei den Tetrakorallen Eigentümlichkeiten in der Septenanlage und dem Wachstum, die aus dem physiologischen Verhältnis der gegenwärtigen Teile im Korallenkörper nicht ohne weiteres verständlich waren. Schon lange erregte die eigenartige Septenstellung Verwunderung. Kunth, der als hoffnungsvoller junger Palaeontologe im Kriege 1870 fiel, hatte festgestellt, daß sich die Septen der einen Seite zu dem Hauptseptum fiederstellig anordnen, die der andern Kelchseite aber jederseits fiederstellig von einer Seitenlinie ausgehen, die man als Seiten- oder Alarseptum bezeichnete. Frech gründete darauf später die Bezeichnung *Pterocorallia*.

Yakowlew glaubt nun, daß die Ursache dieser sonderbaren Anlage, die im späteren Wachstum auch bei den Tetrakorallen oft undeutlich wird, darauf beruhe, daß diese Formen nicht wie die Hexakorallen mit der Spitze aufwachsen, sondern seitlich von derselben in der Regel mit der konkaven Seite befestigt sind. Er meint, daß bei dieser Stellung des Kelches und seiner Tendenz, sich aufzurichten, das fiederstellige Wachstum der Septen das einzige Zweckmäßige sei und dadurch seine Erklärung fände.

Nun scheint mir aber, daß mit jener Feststellung von Yakowlew, von deren Richtigkeit man sich vielfach überzeugen kann, kein primäres

physiologisches Moment in Rechnung gestellt wird, sondern nur ein weiterer höchst bemerkenswerter Umstand für das eigentümliche Wachstum der Tetrakorallen angegeben wird. Mir scheint daraus zunächst nur das hervorzugehen, daß sich das Tier nicht zuerst seine Kelchform gebildet haben kann und dann an einer bestimmten Stelle seiner Seitenfläche anheftete, sondern erst nach der Festsetzung zu der Kelchform übergang.

Die tatsächlichen Angaben Yakowlews besonders betreffs der Anheftung und des Wachstums der Rugosa kann ich durchaus bestätigen. Bei einem kleinen hornförmigen Cyathophylliden von Wisby finde ich z. B. fast alle Exemplare mit der konvexen Seite nahe der Spitze auf kleinen Bryozoenstöcken einer Ptilodictya so aufgewachsen, daß die Koralle deren Achse parallel läuft und ihre gerundete Spitze freiliegt. Andererseits scheint mir aber die genannte Befestigung schon deshalb keine Erklärung für die Septenstellung zu bieten, weil diese auch dann beibehalten wird, wenn die Koralle ausnahmsweise mit der konkaven Seite angewachsen ist.

Im einzelnen bedarf die Septenstellung, vor allem die allgemein verbreitete, auf Ferd. Römer zurückgehende, auch von Yakowlew und Pompeckj wiedergegebene Außenansicht von Streptelasma einer kleinen aber nicht unwichtigen Korrektur. Indem man irrtümlich die äußeren Leisten des Kelches ohne weiteres den inneren Septen gleichstellte, zeichnete man bei Außenansichten eine Leiste da, wo innen das primäre Hauptseptum liegt. Das ist aber nicht zutreffend. Die Leisten, die an der Außenwand vortreten, entsprechen natürlich nicht den Septen, sondern den Furchen oder Taschen zwischen diesen, denn die Septen sind nur die verkalkten Scheidewände von Mesenterialfalten, die oben in einen Tentakel auslaufen. Die Außenleisten (Rugae) entsprechen also den Tentakeln bzw. deren Mesenterialfalten und nicht deren Trennungswänden, den Septen, die außen durch die Furchen zwischen den Leisten angedeutet sind. Eine Folge dieser Verwechslung oder Unklarheit kam darin zum Ausdruck, daß an der Außenseite des Hauptseptums immer nur eine Hauptleiste gezeichnet wurde. Es sind deren aber zwei vorhanden, entsprechend den beiden Gruben, die zusammen die „Fossula“ bilden und durch das Hauptseptum geteilt werden. In Fig. 1 habe ich alle Außenleisten eines kleinen Cyathophylliden aus dem Obersilur von Wisby genau gezeichnet und in eine Ebene projiziert, wobei die mittelste Furche dem Hauptseptum entspricht, zu dem alle Seitenteile des Kelches symmetrisch gestellt sind. Neben der Medianfurche des Hauptseptums ist also jederseits eine Hauptleiste vorhanden. Erst an diese

stoßen links, bezw. rechts die Leisten des anliegenden Feldes fiederförmig an.

Die Einschaltung neuer Septen erfolgt, wie es scheint, ganz regelmäßig an den queren Einschnürungen des Kelches. Diese bedeuten also nicht nur eine gleichgültige Periodizität des Wachstums, sondern haben offenbar ihre physiologische Bedeutung darin, daß sich der Weichkörper vor einer Vergrößerung basal zusammenzieht, und erklärt sich wohl daraus, daß die Bildung neuer Tentakeln dem Wachstum Schwierigkeiten

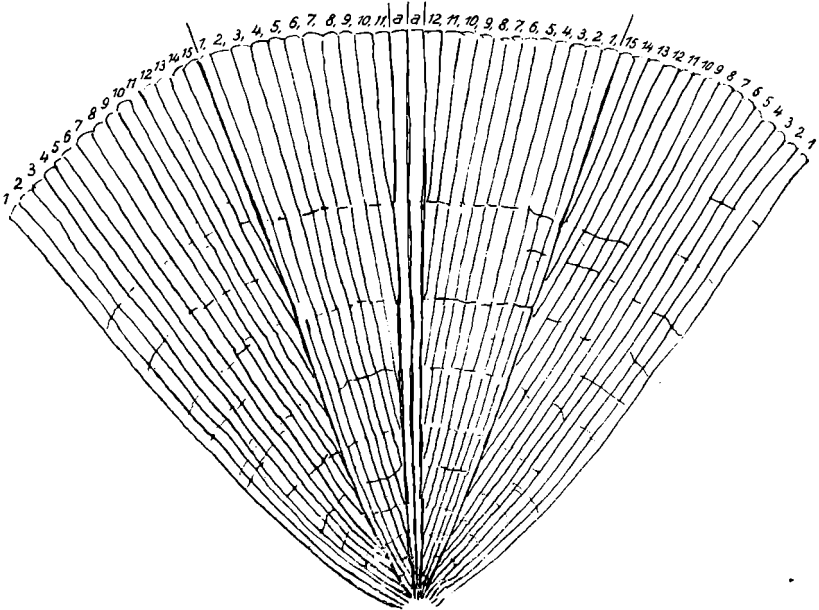


Fig. 1. Die Außenleisten oder Septalfalten eines jungen Cyathophylliden aus dem Ober-silur von Wisby (Orig. in Greifswald).

aa die beiden Hauptleisten neben dem Hauptseptum der konvexen Kelchseite, 1.—11, links, 1.—12, rechts daneben die nacheinander entstandenen Leisten des Pteralfeldes oder „Pterale“, 1—15 jederseits die des einheitlichen „Synale“ der konkaven Gegenseite. Die Hauptlinien sind verstärkt.

bereitet. Da diese sich rechts und links in jedem der vier Quadranten entsprechen, so setzt sich darin die Bilateralität des Körpers fort. Sie verliert aber schon bei unserem Exemplar an mathematischer Schärfe, denn links sind neben dem Hauptseptum bezw. den beiden Mittelleisten 11 und rechts 12 Seitenleisten entwickelt. In der anderen konkaven Seite des Kegels aber sind 30 Leisten vorhanden, also auf jede Seite 15 zu rechnen. Bei den Hexakorallen haben sich diese primären Sprossungsverhältnisse ganz verwischt und anderen Regeln eines Ver-

mehrungsmodus Platz gemacht. Es scheint mir aber beachtenswert, daß anscheinend die Bildung der ersten Tentakeln auch hier demselben Plane folgt wie bei den Tetrakorallen, da auch bei ihnen dabei die Bilateralität und die verschiedene Anlage der beiden Antimeren gewahrt bleibt.

Die beiden Seitenfelder neben den Mittelleisten, die das Hauptseptum umfassen, bilden nun zusammen eine Einheit, ein Feld, das bald als Dorsalseite, bald als Ventralseite bezeichnet wird. Die Namen Dorsal- und Ventralseite sollte man aber hier ganz aufgeben, denn ventral ist an einem Korallenkelch höchstens die Mundseite, dorsal demnach die ganze äußere angeheftete Kelchfläche. Da man jenen Unterschied aber viel klarer mit Innen- und Außenseite benennt, so scheint es richtiger, die beiden Seiten der äußeren Kelchfläche, die eben durch ihre

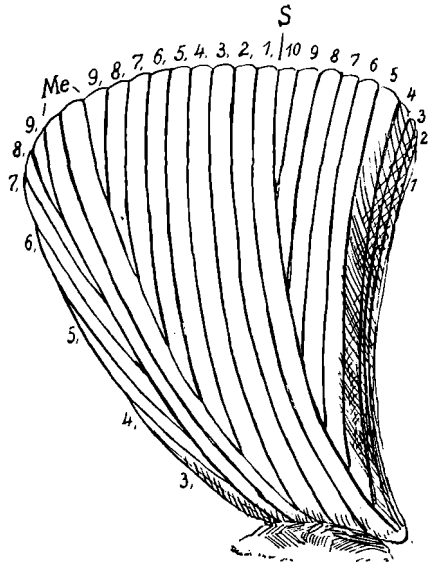


Fig. 2. Schematische schräge Seitenansicht einer jungen Tetrakoralle. *Me* die beiden Mittelleisten am Hauptseptum, 1,—9, die jederseits federstellig anstoßenden Leisten in der numerierten Reihenfolge ihrer Entstehung. 1—10 die Leisten der konkaven Kelchseite, die an die Leiste *S* anstoßen.

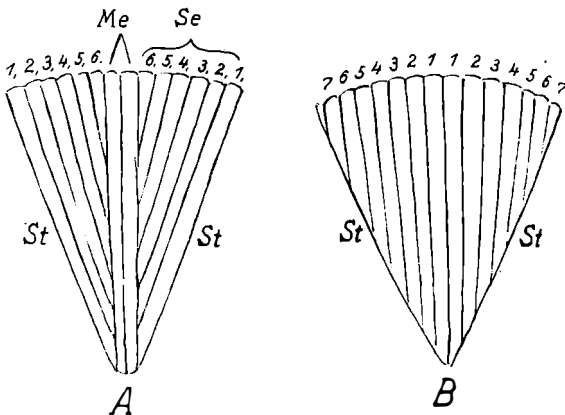


Fig. 3. Die beiden Außenseiten des Tetrakorallenkelches. *A* das meist konvexe „Pterale“ mit federstelligen Leisten, 1—6. *B* das meist konkave „Synale“ mit gleichsinnig gestellten Leisten, 1—7. *Me* die Mittelleisten. *Se* die Seitenleisten des Pterale. *St* Seitenlinie.

Septenstellung unterscheidbar und durch die Seitenlinie getrennt sind, mit körperlich indifferenten, aber sprachlich bezeichnenden Namen zu belegen. Ich schlage für die bisher besprochene, in der Regel konvexe, angeheftete Kelchseite mit den beiden Mittelleisten und den fiederstellig anstoßenden Seitenfeldern den Namen „Pterale“ (Federfeld) vor, weil die Leisten eben hier fieder- oder federartig symmetrisch zur Mittelachse gestellt sind (Fig. 3 A).

Das Gegenfeld, in der Regel die konkave Seite des Kelchkegels umfassend, zeigt gleichsinnige fast parallele Falten (Fig. 3 B), unter denen keine Mittelfalten besonders ausgeprägt sind. Ich will dieses Feld kurz als „Synale“ bezeichnen. Hier erfolgt die Anlage neuer Tentakeln, Leisten und Septen seitlich, während sie in dem „Pterale“ an der Mitte erfolgte. Durch das konische Wachstum des Kelches schneiden

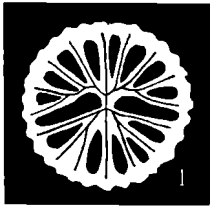


Fig. 4. Querschnitt von *Lophophyllum proliferum* (E. u. H.), Karbon. Sechsmal vergrößert nach T. C. Brown, 1909. Das Pterale ist nach unten gerichtet.

nun die seitlich neu entstehenden Leisten winklig an den Seitenleisten des Pterale ab. Die hierdurch markierte seitliche Grenzlinie zwischen dem Pterale und Synale nenne ich Seitenfalte, die gewöhnlich als Alarseptum bezeichnet wurde, ein Name, der genau so gut für die beiden Hauptleisten passen würde und deshalb nichtssagend ist.

Am auffallendsten sind beide Antimeren oder Felder bei den Calceoliden unterschieden, deren starke Epithek außen allerdings kaum noch Septalleisten (Rugae) erkennen und deshalb bei den späteren typischen Formen im Zweifel läßt, welche Seite als Pterale und welche als Synale zu deuten sei. Auch daß an Stelle einer Fossula nur eine mediane Leiste innen an der ebenen Seite stark hervortritt, trägt nicht zur Klärung dieser Frage bei, wenn auch diese früh beginnende Leistenbildung durch die Artikulation des Deckels physiologisch motiviert erscheint. Nun hat aber Lindström 1896 bei Beschreibung einiger obersilurischer Korallen aus der Insel Gotland (Svenska Vet. Acad. Handl. 21, S. 36, Taf. IV, Fig. 74—86) eine Tetrakoralle beschrieben und *Holophragma calceoloides* benannt, die diese Fragen zu lösen scheint. Denn der untere Teil ihrer Kelche zeigt nicht nur den charakteristischen Querschnitt der Calceola, sondern auch dieselbe Leistenbildung. Und hier sieht man nun deutlich auch an Lindströms Abbildungen, daß auf dem flachen Feld von zwei mittleren stärkeren Außenleisten die Seitensepten fiederstellig ausgehen. Diese flache Seite ist also unser Pterale und dessen scharfe Seitenkante die Seitenlinie, die halbkreisförmig gerundete Kelchseite des Synale.

Wir klar sich die gesetzmäßige Antimerie der beiden Kelchseiten auch bei jüngeren Tetrakorallen noch ausprägt, zeigt ein Blick auf die

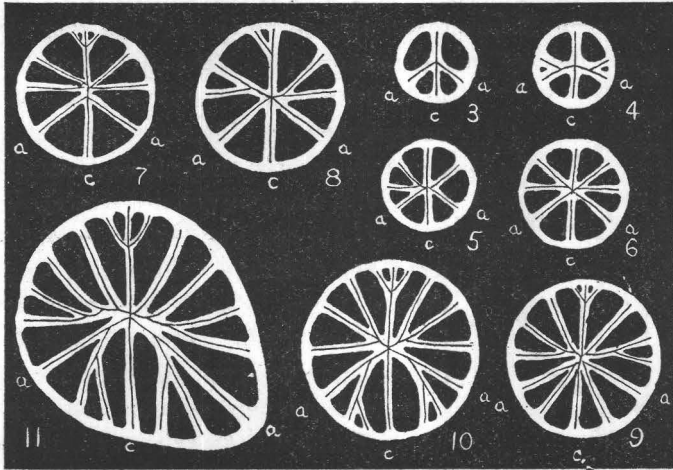


Fig. 5. Die Septenanlage bei *Stereolasma rectum* Hall. Oberdevon U. S. A. nach T. C. Brown.

Figuren, die T. C. Brown von dem devonischen *Hadrophyllum d'Orbigny* E. u. H. (Fig. 4, *b, c, d*) und von dem karbonischen *Lophophyllum proliferum* (E. u. H.) (Fig. 4) gibt. Oberhalb der Grenzlinien der beiden Hälften sind die Septen fächerförmig, unterhalb derselben im Pterale flügel förmig angeordnet. Die Unklarheit in der Unterscheidung der inneren Septen und äußeren Leisten hat aber in anderen Figuren die Darstellung von Querschnitten späterer Stadien der Septenbildung ungünstig beeinflusst. Wenn T. C. Brown in seiner eingangs zitierten Schrift über die Morphologie und Entwicklung einiger Rugosen die hier in Fig. 5 kopierte Zeichnung gibt und darin das mit *a* bezeichnete Septum als Alarseptum auffaßt, so muß dabei ein Irrtum untergelaufen sein. In dieser Figur kann nur die oberhalb *a* liegende Mesenterialfalte die äußerste Falte des Pterale vorstellen, die Seitenfalte kann also — vergleiche meine Richtigstellung seiner

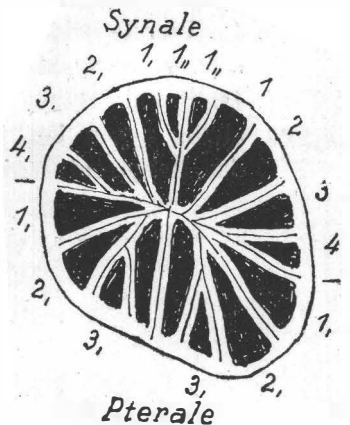


Fig. 6. Richtigstellung der Lage der Seitenfalte (Alarseptum *a*) in Browns Fig. 11, meiner Fig. 5. 1,—3, die Septen des Pterale, 1—4 des ersten Cyklus des Synale, 1, das erste Nachseptum des Synale.

Fig. 11 — nur das nächste oberhalb *a* der Fig. 6 liegende Septum sein. Nur so ist dieser Querschnitt mit den in Fig. 1—3 wiedergegebenen Wachstumsverhältnissen der Septen und Rugae vereinbar.

Auch der von Yakowlew dargestellte Querschnitt von *Lophophyllum proliferum*, den er mit Duerdens Beschreibung der gleichen Art in Einklang zu bringen suchte, bedarf einer entsprechenden Umdeutung (Fig. 7). Die beide Antimeren trennende Seitenlinie muß jederseits um ein Fach auf Kosten des Synale verschoben werden, dann entspricht auch diese Septenanlage vollkommen dem geschilderten Typus. Auch andere schematische Querschnitte von Tetrakorallen sind nicht immer ohne weiteres mit den hier gegebenen Darstellungen vergleichbar, lassen aber doch, wie z. B. die von Carruthers, die typischen Kennzeichen der Septenanlage wiedererkennen. Diese beruhen also in folgenden Punkten:

Fig. 7.
Lophophyllum proliferum vereinfacht in umgekehrter Stellung, sonst nach Yakowlew.

1. Die primäre Kelchanlage ist bilateral symmetrisch (Fig. 1, 4, 7, 10—14).

2. Die Septenanlage erfolgt in den beiden Antimeren (Pterale und Synale) getrennt nach verschiedenem Plane (Fig. 3, 8, 9).
3. Im Pterale schieben sich die neuen Septen neben dem Hauptseptum im Synale seitlich ein (Fig. 3).
4. Im Pterale stehen die Außenleisten (Rugae) zweiseitig fiederstellig neben den beiden Mittelleisten, zwischen denen innen das Hauptseptum liegt (Fig. 2, 3).

1. Die primäre Kelchanlage ist bilateral symmetrisch (Fig. 1, 4, 7, 10—14).

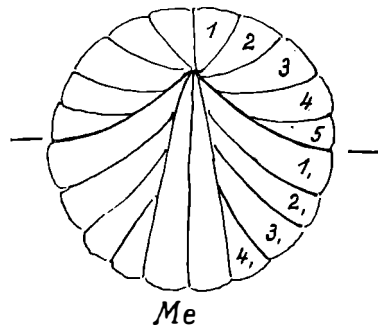


Fig. 8. Die Außenleisten einer Tetrakoralle von unten gesehen, schematisch. *Me* die beiden Mittelleisten. 1.—4, die Leisten des Pterale. 1—5 die des Synale.

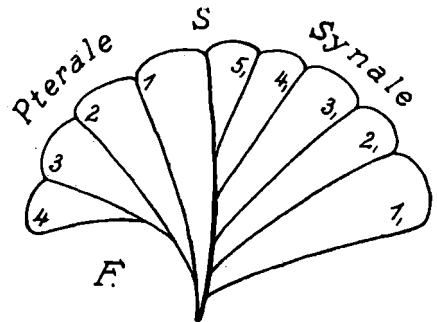


Fig. 9. Die primäre Abzweigung der ersten Septen, neben dem Alarseptum, rechts im Synale, links im Pterale.

5. Im Synale verlaufen die Außenleisten (Rugae) konkordant, untereinander nahezu parallel, stehen aber jederseits diskordant auf der primären äußeren Seitenleiste des Pterale (Fig. 3).
6. Hauptseptum und Gegenseptum nehmen ebenso wie das primäre Seitenseptum (Alarseptum) eine Sonderstellung gegenüber den später entwickelten eigentlichen Septen ein.
7. Das „Hauptseptum“ liegt zwischen den beiden äußeren Mittelleisten (Rugae centrales) und trennt innen die „Fossula“ symmetrisch: es kann sehr verschieden stark ausgebildet werden, und verwächst meist basal beim Ausbau des Kelches mit dem Gegenseptum zu einer medialen Scheidewand (Fig. 13).
8. Das „Gegenseptum“ ist als solches nur durch seine Gegenüberstellung zum Hauptseptum ausgezeichnet, wird aber durch alle seitlichen Septen des Synale symmetrisch umfaßt (Fig. 3, 8).
9. Haupt- und Gegenseptum sind als primäre dorsale Scheidewand des Kelches aufzufassen, deren Anteile sich im untersten Teil des Kelches gewöhnlich zu einem Medianseptum zusammenschließen. Da ihre primären Teile (Haupt- und Gegenseptum) in ihrem gegenseitigen Größenverhältnis wechseln, wäre es klarer, sie als Pteral- und Synalseptum zu bezeichnen.
10. Das „Seiten“- oder „Alarseptum“ ist das größte seitliche Septum, es reicht immer bis zur Mitte des Kelchbodens und trennt die beiden Kelchhälften (Antimeren) (Fig. 2, 8—13).
11. Nach der Anlage der medianen und alaren Septen beginnt erst der radiäre spezifisch koralline Kelchbau mit der Bildung der eigentlichen Septen, die sich im Synale einzeln, im Pterale einseitig verzweigt an das Alarseptum anlegen (Fig. 9).
12. Innerhalb der Tetrakorallen beginnt ein neues System der Einschaltung der Septen, indem sich neben den zuerst angelegten und deshalb den breitesten Raum umspannenden Septen kleine Nachsepten anlegen. Ihre Vermehrung geht sonach von den vier größten Septen aus und erfolgt also zunächst auch gesondert in vier Quadranten (Fig. 6). Ihre weitere Vermehrung führt dann in weiterer Wiederholung zu dem komplizierten Einschaltungssystem der Hexakorallen, wobei die primären Bildungsgesetze verwischt werden.

Korschelt und Heider erläuterten ihre oben wiedergegebene Darlegung der Septenanlage bei lebenden Zoanthurien mit der hier

kopierten Fig. 10 (Fig. 40 ihres Textes). Aus dieser und vielen anderen embryologischen Abbildungen geht hervor, daß hier wie auch bei Octactinien die bilaterale Grundanlage des Kelches gewahrt ist, daß aber das Medianseptum bzw. seine Teile, Haupt- und Gegenseptum, gänzlich verschwunden sind. Um so wichtiger erscheint die Tatsache, daß die Seiten- oder Alarsepten ihre volle primäre Bedeutung gewahrt haben, die sie bei allen Tetrakorallen besaßen. Wenn wir aus der nebenstehenden Fig. 10 die Hauptlinien schematisch herausgreifen, so kann das von den Embryologen als erstes Septenpaar der Hexactinien bezeichnete nur mit dem Seiten- oder Alarseptum der Tetrakorallen identifiziert werden. Ich habe es demgemäß mit *Sf* (Seitenfalte) bezeichnet. Dann gehört die größere obere „dorsale“ Magentasche dem Pterale, die kleinere untere „ventrale“ dem Synale an. Demgemäß wären die Septen im Pterale mit 1, und 2, die im Synale mit 1 zu bezeichnen (Fig. 11).

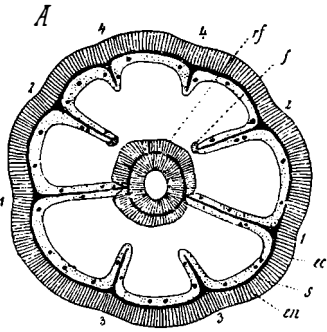


Fig. 10. Schema der Septenanlage bei lebenden Hexactinien (nach Korschelt-Heider). Die Reihenfolge der Septenanlage ist durch Nummern bezeichnet. Die mit 1 bezeichneten entsprechen dem Alarseptum der Tetrakorallen.

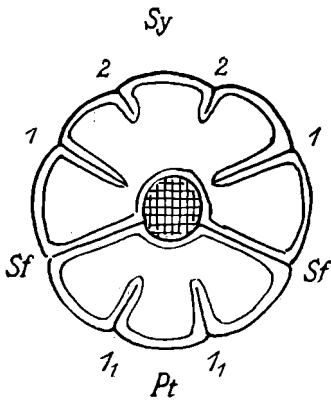


Fig. 11. Schematische Darstellung der Septenanlage einer Hexactinie mit den ersten vier Septenpaaren (nach Fig. 1). *Sf* Seitenlinie. *Pt* Pterale. *Sy* Synale.

dieses erste Stadium hier in Fig. 13 noch einmal vergrößert dargestellt, und wenn man nun in Rechnung zieht, daß das Haupt- und Gegenseptum sehr verschieden stark ausgebildet sind, während die

Alarsepten immer ihre maßgebende Bedeutung in der Kelcharchitektur behalten, so kommen wir bei den Tetrakorallen auf ein erstes Stadium, wie es Fig. 14 darstellt. Dasselbe unterscheidet sich von dem entsprechenden Stadium der Hexakorallen nur durch die Anlage des Haupt- und Gegenseptum, zeigt aber mit dem der Hexakorallen auch darin vollste Übereinstimmung, daß die Alarsepten zur Symmetrieebene des Kelches schief gestellt sind und den Innenraum also in einen größeren und einen kleineren Anteil zerlegen. Eine solche Kongruenz kann in einem so frühen Stadium und einem so wichtigen Organisationsverhältnis nicht zufällig sein.

Daß die Alarsepten ihre einschneidende Bedeutung für den Kelchbau trotz aller sonstigen Weiterbildungen und Regulierungen bis zur Gegenwart festgehalten haben, beweist deutlich, daß sie noch eine ganz besondere Bedeutung am Körper haben mußten. Das wird auch durch die embryologischen Feststellungen bestätigt, da das erste Septenpaar die erste Anlage des Weichkörpers in zwei primäre Magentaschen zerlegt (*gMt*, *kMt*).

Die Embryologie der lebenden Anthozoen lehrt uns ein Larvenstadium kennen, das als frei bewegliche, bilaterale, wurmförmige „Planula“ der Anheftung vorangeht und zeigt, daß die Anheftung bereits mit einem dem Mund abgewendeten Pol vor sich geht. Bei der dann folgenden Aufrichtung des Körpers wird das hintere schmalere Ende zum Mund, der dann aber sehr bald eine langgestreckte Form annimmt, deren Längsachse in der Symmetrieebene liegt. Die Anlage der ersten von uns als Alarsepten erkannten Querfalten zerlegt nun wie gesagt den Gastralraum in eine größere und eine kleinere Magentasche (*gMt*, *kMt* der Fig. 10—13).

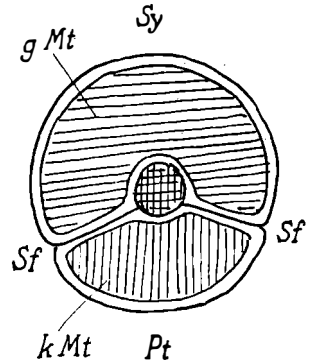


Fig. 12. Schematische Konstruktion der ersten Septenanlage einer Hexactinie. *Sf* Seitenseptum. *gMt* größere, *kMt* kleinere Magentasche.

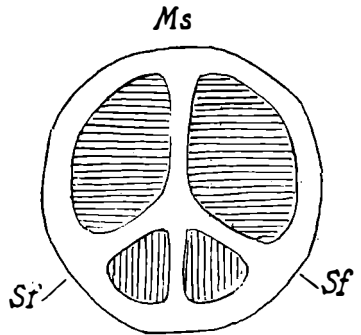


Fig. 13. Die ersten Septen einer Tetrakoralle (*Stereolasma rectum* nach T. C. Brown). *Ms* Medianseptum, *Sf* Seitenfalte, Alarseptum.

unter dem Mund gelegenen

Es scheint in der Literatur nicht ganz klar, welche der beiden Magentaschen dem primären Mundpol näher gelegen ist; es ist das deshalb für unsere Beurteilung der Tetrakorallen wichtig, weil wir daraus wohl zu einer Deutung der Verschiedenheit des Kelches am Haupt- und am Gegenseptum und zur Beurteilung der „Fossula“ gelangen könnten. Wenn in der einen Hälfte des primären Mundes von den Embryologen ein aufsteigender Wimperstrom bemerkt wurde, so könnte das dafür sprechen, daß der langgestreckte Mundraum in dem einen Teil als Einfuhr-, in dem andern als Ausfuhröffnung diene. Man bezeichnet die eine als ventrale, die andere als dorsale Seite. Die Filamente des

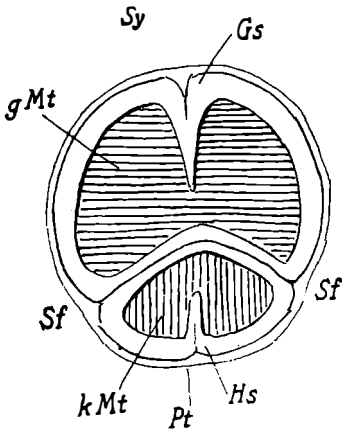


Fig. 14. Schematische Konstruktion der beiden primären Magentaschen einer Tetrakoralle.

Ms Medianseptum, *Sf* Seitenfalte. *gMt* größere, *kMt* kleinere Magentasche. *Hs* Hauptseptum, *Gs* Gegenseptum.

ersten dorsalen Septenpaares nehmen nach Korschelt und Heiders Bericht (l. c. 49) in mehrfacher Hinsicht eine Sonderstellung gegenüber den andern ein, sie „weisen ein aus hohen Zellen bestehendes, mit langen Geißeln besetztes Epithelband auf und erzeugen einen starken, nach aufwärts gerichteten Wimperstrom, während die Filamente der sechs übrigen Septen sich durch ihren Reichtum an Drüsenzellen auszeichnen und bei der Verdauung eine wichtige Rolle spielen. Es gelang E. B. Wilson, auch den Nachweis zu erbringen, daß die letzteren als einfache Wucherungen des entodermalen Epithels der Septen ihren Ursprung nehmen, wogegen die dorsalen Filamente dem Ectoderm angehören und als direkte Auswüchse des Schlundrohrepithels auf den Septenrand übergehen“.

Daß die größere Magentasche dem Synale, die kleinere dem Pterale zugehört, ist bei einem Vergleich der Fig. 10—13 nicht zweifelhaft. Wenn nun das verjüngte Ende der sessil gewordenen Planula, das den Mund enthält, der kleineren Magentasche entsprechen würde, so würde die Fossula die Rinne für den aufsteigenden Wimperstrom sein. Wenn sie so den abführenden Teil des Gastralraumes darstellen würde, wären damit ihre Besonderheiten ebenso erklärlich, wie die ihrer Filamente bei den lebenden Zoantharien.

Wenn wir nun alle diese Eigentümlichkeiten in der Palaeontologie und in der Ontogenie der Anthozoen zusammenfassen, also vor allem

1. die bilaterale Anlage aller Anthozoen;
2. die Seitenfalte und die Alarsepten der Tetrakorallen;
3. die bipolare differente Anlage der Septen in den beiden durch die Alarsepten getrennten Kelchhälften der Tetrakorallen;
4. die Streckung des Mundes bei den lebenden Zoantharien in der Symmetrieebene;
5. die seitliche Zerlegung ihres primären Gastralraumes in zwei Magentaschen durch die primären Seitensepten;
6. die Bedeutung des einen Poles als primärer Mund und des anderen als Ausfuhröffnung;
7. die Sonderstellung der Fossula gegenüber den anderen Septaltaschen der Tetrakoralla,

so werden wir wohl zu einer neuen Lösung aller dieser Eigentümlichkeiten gedrängt. Haacke hatte nach Korschelt und Heiders Bericht (a. a. O.) den Gedanken geäußert, daß bei festsitzenden, stockbildenden Formen, ähnlich wie bei den Blüten mancher Phanerogamen, die bilateral symmetrische Grundform durch die Lagebeziehung der Seitenknospe zum Muttertier resp. der Achse der ganzen Kolonie sich herausbilden kann, indem die der Achse genäherten Teile der Knospe eine andere Entwicklung einschlagen als die von der Achse entfernten.

Gegen diese Annahme möchte ich geltend machen, daß es mir grundsätzlich bedenklich erscheint, eine normale, konsequent festgehaltene innere Organisation durch den Zufall einer vorübergehenden äußeren Beeinflussung erklären zu wollen. Weiter betonen auch Korschelt und Heider, daß sich aus der Annahme Haackes die Konsequenz ergeben würde, die stockbildenden Korallen für primitiver anzusehen als die Einzelkorallen, da diese nur von jenen die Besonderheit ihres Wachstums übernommen haben könnten. Das ist wohl mehr als unwahrscheinlich, denn zunächst muß doch einmal die Einzelform in sich fertig geworden sein, und die Stockbildung ist doch nur ein äußerer nebensächlicher Vorgang, der noch im Rahmen der Gattung, ja sogar der Art wechseln kann und also keine tiefgreifenden Umbildungen des Einzeltieres verursacht. Bei der Autonomie, die jeder Organismus auch in seiner Ontogenie betätigt, scheint es mir aber nahezu ausgeschlossen, daß er sich von einer äußeren Beeinflussung nicht sofort freigemacht haben sollte, sobald diese nicht mehr auf ihn einwirkte.

Ich meine also, daß hierbei tiefere innere Ursachen zugrunde liegen müssen und daß diese auch in der Ontogenie ständig weiter wirken mußten, um das konsequente Festhalten einer solchen Eigenheit zu er-

klären, die in späteren Entwicklungsphasen vom Organismus wieder unterdrückt wird, und also dem Organismus formal betrachtet nur Unbequemlichkeiten bereitet.

Da scheint mir nun eine andere Deutung wesentlich näher zu liegen. Der Übergang zur Sessilität führt in der Regel zu einer Aufrichtung des Mundes und wo ein bipolarer Darmtraktus vorhanden ist, auch zu einer solchen des Afters. Der Darm krümmt sich also hufeisenförmig über der Anheftungsstelle. Je mehr er die Organisation beherrscht, je weicher die Körperwand ist, um so mehr wird er bei dieser Krümmung die Gesamtform des Körpers beeinflussen.

Bei Tunicaten und Jugendformen anderer sessiler Tierformen ist diese Erscheinung deutlich zu beobachten, bei Pelmatozoen wird sie nur deshalb äußerlich nicht so auffällig, weil die Körperwand hier als Träger der Arme schon früh durch Skeletanlagen gekräftigt wird, aber die Aufrichtung des Enddarms läßt sich gerade hier in mannigfaltigster Weise in allen Stadien verfolgen. Bei den Anthozoen ist ja freilich eine noch stärkere Skeletierung der Körperwand eingetreten, aber doch erst ziemlich spät, so daß uns erst vom Ende des Untersilur verkalkte Korallen entgegentreten, als die Pelmatozoen schon den größten Teil ihrer phyletischen Gliederung hinter sich hatten, und ein reich gegliedertes Skeletsystem besaßen. •

Im Hinblick auf diese Analogien und die oben berührten Andeutungen einer Biporalität des Darmtraktus bei den Zoantharien stelle ich mir nun vor, daß diese ursprünglich einen gesonderten Mund und After besaßen, daß sich die durch sie bezeichneten Pole ihres wurmförmigen Körpers nach der Anheftung nach oben richteten, den weichen Körper auf diese Weise einkrümmten und zu einer Einfaltung seiner Seitenwand veranlaßten.

Die beiden zunächst immer ungleichen Hälften des Kelches wären hiernach die beiden Enden einer vorher gestreckten, bilateral-symmetrischen Urform. Ihr Mund würde nach oben gereckt und das aborale Ende so an das orale gelegt sein, daß schließlich Mund, Darm und After zu einem einheitlichen Gastralraum verschmolzen. Solche Änderungen der Mundbildungen sind ontogenetisch durchaus nicht befremdlich; es kommt ja oft genug vor, daß ein Urmund obliteriert und ein neuer Mund zur Ausbildung kommt. In der Ontogenie lebender Anthozoen ist, wie Korschelt und Heider in ihrer Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere hervorhoben, allgemein festgestellt worden, daß sich die frei schwärmende bilaterale Planula-Larve mit dem später aboralen Ende festsetzt und daß dann an dem aufgerichteten Teile ein

Mund von außen her durchbricht. Letzteres ist natürlich eine caenogenetische Metamorphose, und die hier angenommene Zusammenklappung der beiden Enden käme in der Ontogenie der lebenden Hexactinien vor allem noch in der Anlage der primären Seitenfalten zum Ausdruck, die, wie wir sahen, ihrer Lage nach den Alarsepten der Tetrakorallen entsprechen mußten (Fig. 10, 14).

Die Seiten- oder Alarsepten wären also nichts anderes als die Verwachsungsfläche der vorderen und hinteren Körperhälfte, und wenn wir diese auf die freie bilaterale Urform beziehen, die ventrale Körperfläche, an der Mund und After gelegen sind, während die dorsale Seite zur Anheftung benützt wurde. Die Eigenheiten, die die Tetrakorallen noch auszeichneten, scheinen mir durch meine Annahme eine befriedigende Erklärung zu finden.

Die scharfe Ausprägung der Seitenlinie und die heteronome Einschaltung der neuen Septen in beiden Kelchseiten deuten darauf hin, daß die beiden Enden der Urform bereits ziemlich different gestaltet waren, als sie sich infolge der Anheftung zusammenlegten, und daß sie stammesgeschichtlich ihre Eigenheiten auch noch eine ganze Weile gewahrt haben mögen.

Wenn danach die Tentakeln des ursprünglich aboralen Poles erst nachträglich entstanden wären, so wäre doch durchaus verständlich, daß in diesen physiologisch so wichtigen Organen bald ein Ausgleich erfolgte, und die Vereinigung von Mund und After zu einer einheitlichen Umkränzung beider mit Tentakeln führte. Die Verschmelzung von Mund und After ist nach unseren embryologischen Erfahrungen ein keineswegs seltener Vorgang, der selbst bei viel höheren Tierformen noch vorkommt und bei so niederer Organisation, wie sie hier anzunehmen wäre, in keiner Weise auffällig sein würde. Der Darm würde dadurch sekundär zum vereinfachten Gastrovaskularraum. Auch die Ausdehnung der Fangarme um den ganzen Umkreis des neu vereinigten Mundes fände seine Parallelen nicht nur bei Crinoiden, sondern auch bei anderen sessilen Tierformen.

Die ontogenetische Entwicklung der heutigen Korallen würde den historischen Vorgang insofern verwischt haben, als die Anlage und Vermehrung der Tentakeln wegen ihrer Wichtigkeit für die Ernährung in immer frühere Entwicklungsphasen verschoben wäre, so daß die Embryonalanlage mehr und mehr durch die Tentakelbildung und die entsprechende Anlage der Septen bestimmt wird. Bei den Hexakorallen wäre dieser Prozeß soweit geführt, daß darunter sowohl die antimere Anlage wie

auch die Zusammenfaltung und verschiedenartige Ausbildung der Körperpole im erwachsenen Tier gänzlich unterdrückt wären.

Mit obiger Auffassung stehen die Angaben über die frühen Jugendstadien lebender Zoantharien auch insofern im Einklang, als bei der schwärmenden Larve der später zur Anheftung dienende Körperteil nach vorn gerichtet wird und keinen Mund besitzt, und daß sich der definitive Mund an dem anderen, vorher hinteren Pole durch Einstülpung von außen bildet. So entsteht der Eindruck, daß bei den Korallen der Urmund statt verlagert zu werden ontogenetisch zum Schluß kam und dann an anderer Stelle, d. h. zusammen mit dem After neu entstand. Diese Vorgänge scheinen also nur eine Vereinfachung der komplizierten Umformung zu sein, wie sie sich historisch vollzogen haben mag. Ähnliche Vereinfachungen, besonders komplizierter historischer Vorgänge zeigen auch die Larven der frei lebenden Echinodermen, die auch das wichtige Stadium der Festheftung, das den radiären Bau verursachte und konsolidierte, sowie verschiedene durch die Festheftung zeitweise bedingte Entwicklungszustände glatt unterdrückten und nur noch die bilaterale Grundform ontogenetisch festhielten. Man muß bei der Ontogenie berücksichtigen, daß mechanisch schwierige Zustände auf Widerstand im Organismus stoßen und daher im wahren Sinne des Wortes unterdrückt werden, und daß sich andererseits regulierte Verhältnisse viel leichter vererben als unregelte. Klar ausgeprägte Symmetrieverhältnisse sind also beständig, die für die Entstehung neuer Typen maßgebenden Umgestaltungen werden also vereinfacht, abgekürzt oder ganz überschlagen. Das hierdurch sehr stark abgeschwächte „biogenetische Grundgesetz“ sollte man anspruchsloser bezeichnen, etwa als Stammnachbildung — Phylomorphose.

Wie die Urform der Anthozoen aussah, ist nur selten als Frage formuliert worden. Sie galten gewöhnlich als einfach gebaute Gastral-tiere, deren Leibeshöhle noch keine Differenzierung in Mund, Darm und After erlangt habe, und demnach als primär angesehen würde. Es mag befremdlich erscheinen, sie von höher organisierten Urformen abzuleiten, und doch sprechen manche Momente bereits ein deutliches Wort in diesem Sinne.

Ganz allgemein ist schon zuzugeben, daß der Übergang zur Sessilität die Organisationshöhe herunderdrückt, die Vorfahren sessiler Formen also im allgemeinen höher organisiert sein mußten. Das schließt natürlich nicht aus, daß neue Ausgestaltungen sessiler Typen wieder zu einer aufsteigenden Entwicklung im Rahmen der neuen Lebensverhältnisse führen können. Gerade mit Bezug auf die Morphogenie der

Anthozoen wies aber auch Kemna (Morphologie des Coelenteres. Ann. Soc. roy. Zool. et Malacol. de Belgique, Tome XLIII, p. 220; XLIV, p. 143) schon darauf hin, daß der Übergang zur Sessilität die ontogenetische Entwicklung von Metameren herunterdrücke. Das entspricht durchaus der hier vorgetragenen Auffassung, und diese würde auch einen physiologischen Grund für die Annahme Kemnas bieten. Denn ein metamerer Bau, dessen Träger ich als Episomatiden zusammenfaßte (Die Stammformen der Wirbeltiere. Berlin. Ges. naturforsch. Freunde, 1896, 116), ist doch wohl trotz mancher embryologischen Einwände als ein Sprossungsvorgang zu deuten, der in einer Richtung erfolgt und die Sprossen zusammenhält. Der so gebildete neue Organismus höherer Ordnung hat den enormen Vorteil, daß er sich für seine Arbeitsteilung ein fast unbegrenztes Zellmaterial zur Verfügung hält und dadurch die materielle Grundlage für höhere Organisation schafft. Im Anneliden- und Arthropodenkörper hält sich die Menge der Metameren oft in mäßigen Grenzen, aber bei den Wirbeltieren erreicht sie sehr bedeutende Zahlen. Man muß dabei bedenken, daß jedes Metamer seiner Anlage nach alle Körperteile enthält und bei der fortschreitenden Arbeitsteilung einen Teil seines Zellmaterials zum Aufbau gemeinsamer Organe zur Verfügung stellen kann. Bei niederen Wirbeltieren scheint die Menge der Metameren noch einen gewissen Maßstab für die Organisationshöhe des einzelnen Typus zu geben, später vervollkommen sich dann auch die einzelnen Metameren so, daß der Körper auch mit einer beschränkten Zahl von Metameren zu größter Höhe der Ausbildung gelangen kann. Ähnliches finden wir auch sonst im phylogenetischen Ausbau der Organe.

Wenn nun bei Korallen in frühen Entwicklungsstadien eine Anheftung erfolgt, so fällt schon der äußere Anreiz zum Ausbau in der alten Achse fort, weil diese auf die axiale Bewegung zugeschnitten war. Zudem würde aber die Zusammenbiegung der beiden Körperenden zunächst zu einer Hemmung der Sprossung geführt haben, da die beiden Körperpole mit dem Mund und After in gänzlich neue Funktionsverhältnisse versetzt waren. Hierauf dürfte also vornehmlich die Epistase beruhen, die ontogenetisch den Körper der Anthozoen zunächst auf niederer Stufe zurückhielt. So wird ja auch in der Ontogenie von Phoronis der ganze vordere Abschnitt des Körpers, „der Kopfabschnitt“, gänzlich abgestoßen, und ähnliche Vorgänge scheinen auch in der embryonalen Umformung der Bryozoen eine wichtige Rolle zu spielen.

Da wir einen Zusammenhang zwischen der Bildung neuer Tentakeln bzw. Septen und Außenleisten einerseits und den Perioden des Aufwärtswachstums andererseits fanden (S. 236), so scheint es mir nahe

zu liegen, die sonderbare Einschaltung der Septen neben den Mittelleisten des Pterale und an den Seiten des Synale auf primäre Sprossungsvorgänge zurückzuführen. Das wäre natürlich nicht so zu verstehen, daß die neuen Tentakeln direkt als Metameren aufzufassen wären, sondern daß das episomatische Sprossungsmaterial in erster Linie zur Bildung neuer Tentakeln Verwendung gefunden hätte. Daß die neuen Tentakeln bezw. Septen so an zwei Stellen angelegt wurden, würde sich nun daraus erklären, daß sich die beiden Körperpole gleichsinnig nach oben richteten und neue Tentakeln also immer an dem höchsten Punkte der beiden Körperenden hervorsproßten. Wenn ich hier von höheren Tierformen als Ausgangspunkt der Cuidaria sprach, so brauchen wir dabei noch nicht an Tiere mit einem typischen Mesoderm zu denken, wengleich auch dieses einmal entstanden sein muß, und erste Anfänge seiner Bildung bei einer sekundären Vereinfachung des Körperbaues wieder unterdrückt sein könnten.

Man mag mir wieder den Vorwurf machen, mit solchen Gedanken-
gängen zu hypothetisch zu werden, aber wo auffällige Erscheinungen,
wie die Septalbildung der Tetrakorallen, bisher noch jeder Erklärung
spotteten, scheint es mir nicht nur Recht, sondern Pflicht der denken-
den Forschung zu sein, neue Wege für eine Deutung zu suchen.

Von sonstiger Literatur über Anthozoen ist mir nur wenig ein-
gegangen, und da ich in Greifswald ganz auf mich allein gestellt bin,
so hoffe ich dafür entschuldigt zu sein und in Zukunft Unterstützung
bei diesen Referaten zu finden.

1. J. Felix: Die fossilen Anthozoen aus der Umgegend von Trinil. Sep. a. „Palaeontographica“, LX. Bd., 1913, S. 311.
2. P. Oppenheim: Über *Porites polystyla* Reuß und die Gattung *Actinacis* d'Orb. Zeitschr. d. D. Geol. Ges., 1913, S. 159.
3. F. Richters: *Kristinella monilifera* n. g., n. sp. Ein Hydroidpolyp aus der Kreide. Sep. a. d. „Zoolog. Anzeiger“, Bd. XLI, Nr. 12, 1913, S. 533.
4. A. Salée: Le groupe des *Clisiophyllides*. 1913. *Memoires de l'institut géologique de l'université de Louvain*.
5. J. K. Charlesworth: Über Riffkorallen aus dem Unterdevon der Karn. Alpen. Diss. 1914.
6. W. M. Davis: The origin of Coral Reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.*, Vol. 1, 1915, Nr. 3, S. 146.
7. A. Hadding: Om *Glossograptus*, *Cryptograptus* och *Avenne* dem närliggande graptolitslakten. *Geologiska Föreningens i Stockholm*, Bd. 37, Heft 4, 1915, S. 303.
8. R. A. Daly: A new test of the subsidence theory of Coral Reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. A.*, Vol. 2, Nr. 12, 1916, S. 664