

# Systematische Phylogenie.

---

Entwurf eines

Natürlichen Systems der Organismen

auf Grund ihrer Stammesgeschichte

von

**Ernst Haeckel**

(Jena).

---

Zweiter Theil:

Systematische Phylogenie

der

wirbellosen Thiere

(Invertebrata).

Berlin

Verlag von Georg Reimer.

1896.

5757  
11  
d

# Systematische Phylogenie der Wirbellosen Thiere (Invertebrata).

---

## Zweiter Theil

des Entwurfs einer systematischen

## Stammesgeschichte.

---

Von

Ernst Haeckel  
(Jena).



---

Berlin

Verlag von Georg Reimer.  
1896.

## Drittes Kapitel.

# Systematische Phylogenie der Cnidarien (Nesselthiere).

§ 51. Dritter Stamm der Metazoen:

**Cnidaria (= Acalephae).**

(*Zoophyta. Coelenterata ss. str. Nematophora.*)

PHYLON DER URTICANTEN COELENTERATEN.

Coelenterien ohne Dermal-Poren, mit Tentakeln, mit Nessel-Organen. Grundform der Person radiär oder stauraxon (ursprünglich vierstrahlig).

Der Stamm der *Cnidarien* oder Nesselthiere bildet die formenreichste und wichtigste Hauptgruppe der *Coelenterien*. Trotz der grossen Mannichfaltigkeit der hierher gehörigen Metazoen, und trotz des bedeutenden Unterschiedes, welcher in der Organisation der niederen und höheren Formen des Stammes uns entgegentritt, legt dennoch die vergleichende Anatomie und Ontogenie derselben klares Zeugniß ab für seine morphologische und phylogenetische Einheit. Als gemeinsame Stammform des monophyletischen Stammes ist ein tetraneimaler *Hydropolyp* von einfachster Organisation anzusehen, eine diploblastische Person, die sich von ihren Gastraea-Ahnern wesentlich nur durch den Besitz von vier einfachen kreuzständigen Tentakeln unterschied. Diese *Archydra*, die hypothetische praecambrische Stammform aller Cnidarien, hat in dem gemeinen Süßwasser-Polypen (*Hydra*), sowie in der marinen *Haleremita*, ein nur wenig modifiziertes Abbild ihrer Organisation hinterlassen, einen morphologischen Proto-

typus von unschätzbarem Werthe. Selbst wenn wir für die Nesselthiere einen polyphyletischen Ursprung annehmen wollten, würde uns dennoch die vergleichende Anatomie und Ontogenie ihrer Stämme immer wieder auf eine und dieselbe Ausgangsform zurückführen, auf eine *Archydra* oder eine Gastraea-ähnliche monaxone Person, welche sich mit dem Aboral-Pol festgesetzt und am Oral-Pol einen Kranz von vier Tentakeln entwickelt hat, den Ausgangspunkt des vierstrahligen Körperbaues der Cnidarien.

Für die Frage vom Ursprung des Cnidarien-Stammes ist es wichtig, die morphologischen Beziehungen ihrer einfachsten und ältesten Formen zur Ahnen-Gruppe der Gastraeiden festzustellen. Die Archhydrarrien, als die ältesten Wurzelformen der Nesselthiere, haben von ihren nächsten Ahnen, den *Gastraeiden*, durch Vererbung erhalten: 1) den Urdarm oder die einfache Magenhöhle (*Progaster*); 2) dessen einfache Oeffnung, den Urmund (*Prostoma*); 3) die beiden primären Keimblätter, welche als einfache Epitelien die Wand des Urdarms zusammensetzen (*Entoderm* und *Exoderm*). Diese wesentlichen Bestandtheile der ursprünglichen Gastraeiden-Organisation übertrugen sich durch Vererbung von den einfachsten Stammformen der Cnidarien auf alle Glieder dieses formenreichen Stammes; während sie aber bei dessen Wurzel-Ahnen, den Archhydrarrien, in sehr primitiver und einfacher Form bestehen blieben, unterlagen sie bei den meisten Gliedern einer weitgehenden Fortbildung und Differenzirung.

Die Nesselorgane (*Cnidia*), welche dem Stamme der Cnidarien den Namen gegeben haben, waren vermutlich schon bei jenem Zweige der Gastraeiden vorhanden, welche wir als die unmittelbaren Vorfahren der ersten anzusehen haben (§ 27). Dagegen ist als die wichtigste Eigenthümlichkeit der Cnidarien, durch deren Erwerbung sie sich über den Ahnen-Stamm der Gastraeiden erhoben, die Ausbildung von Tentakeln anzusehen, als physiologisch wichtigen Greif- und Tast-Organen. Wahrscheinlich waren dieselben schon bei der Wurzelgruppe der Archhydrarrien vorhanden, entweder in erster Anlage als „Nesselwarzen“ über den Körper zerstreut, oder bereits als Kranz von (vier) kurzen Armen um den Mund gruppirt. Als die primäre Ursache dieser wichtigen Erwerbung ist wohl in erster Linie die Anpassung an die festsitzende Lebensweise anzuschreiben. Die Tentakeln, welche den Mund umgeben, und welche den Gastraeiden sowohl als den Spongiens fehlen, sind physiologisch ebenso als Fühler wie als Fänger vom grössten Nutzen für die festsitzende Polypen-Form. Morphologisch sind sie von grösster Bedeutung als die ersten, selbständig aus dem monaxonen Gastraea-Körper vortretenden Organe; sie characterisiren die Kreuzachsen, welche auf der Hauptaxe des Urdarms senkrecht

stehen. Die strahlige Anordnung der Tentakeln ist somit die älteste Ursache der Radial-Form (*Stauraxonia*).

### § 52. Hydrozoen und Scyphozoen.

Der vielgestaltige Stamm der Cnidarien spaltete sich schon an seiner ältesten Wurzel in zwei grosse Hauptstämme oder Cladome, *Hydrozoen* und *Scyphozoen*. Beide Cladome entwickelten sich, neben einander aufstrebend, in ähnlicher Weise, so dass die zahlreichen Aeste ihrer Hauptzweige viele interessante Analogien und Parallelen darbieten. Die Convergenz der äusseren Körperform, die Angleichung auch im inneren Körperbau, wird oft durch Anpassung an die gleichen Lebensbedingungen so gross, dass bis vor Kurzem Angehörige beider Cladome verwechselt oder als nächstverwandt betrachtet wurden. Trotzdem erhalten sich in beiden Stämmen durch zähe Vererbung zwei characteristische Eigenthümlichkeiten, welche jederzeit die scharfe Unterscheidung derselben gestatten. Die Scyphozoen sind *Taeniola*, ausgezeichnet durch den constanten Besitz von inneren Magenleisten oder Taeniolen, ursprünglich 4 interradialen Leisten des Entoderms, welche Längsmuskeln einschliessen und 4 perradiale Magenrinnen zwischen sich lassen. Diese characteristischen Taeniolen oder „Gastral-Filamente“ fehlen dem älteren Stamm der Hydrozoen, die desshalb auch als *Intaeniola* bezeichnet werden können. Ein zweiter wesentlicher Unterschied beider Cladome besteht in dem verschiedenen Ursprung ihrer Progonidien oder „Urkeimzellen“; dieselben entstehen bei den Hydrozoen aus dem Exoderm, bei den Scyphozoen aus dem Entoderm; man hat desshalb auch die ersten als *Ectocarpace* bezeichnet, die letzteren als *Endocarpace*. Da die ältesten Scyphozoen (— *Scyphostomarien* —) von den ältesten Hydrozoen (— *Archydrarien* —) abzuleiten sind, und nur durch Ausbildung der Taeniolen von ihnen abweichen, müssen wir bei monophyletischer Auffassung der Cnidarien annehmen, dass dabei entweder eine Verschiebung der Keimstätte stattgefunden hat (Wanderung der Progonidien aus dem äusseren in das innere Keimblatt); oder dass die gemeinsamen Wurzel-Ahnen beider Hauptstämme Keimzellen in beiden primären Keimblättern producirten (vielleicht weibliche im inneren, männliche im äusseren Keimblatte).

### § 53. Polypen und Medusen.

In beiden Hauptlinien des Cnidarien-Stamms, in den *Hydrozoen* und *Scyphozoen*, erscheint der reife Organismus unter zwei verschiedenen Hauptformen, als festsitzender Polyp und als freischwimmende

**Meduse.** Der Parallelismus, welcher sich bei der Phylogenie der letzteren aus der ersten Hauptform in beiden Linien zeigt, ist von grösstem Interesse für die Descendenz-Theorie. Die freien *Hydromedusen*, welche sich aus den sessilen *Hydropolypen* entwickeln, sind ganz ähnlich organisirt, wie die freien *Scyphomedusen*, welche sich (ganz unabhängig von jenen) aus sessilen *Scyphopolypen* entwickeln; die Convergenz der Medusen-Bildung ist in beiden parallelen Entwickelungs-Reihen so vollständig, dass bis vor Kurzem beide Reihen in einer Classe der Medusen vereinigt, ja sogar einzelne *Craspedoten* (Narcomedusen) mit *Acraspeden* (Discomedusen) in einer Ordnung zusammengestellt wurden. Aber auch für die allgemeine Histogenie und Organogenie ist diese Erscheinung von grösster Bedeutung; denn in beiden parallelen Reihen bleibt die ältere festsitzende Polypenform auf einer sehr tiefen Stufe der Organisation stehen, während die freischwimmende Medusenform sich durch Bildung von Nerven, Sinnesorganen, Muskeln etc. hoch über die erstere erhebt.

Die vergleichende Morphologie und Ontogenie des Polypen und der Meduse lehrt in beiden parallelen Reihen übereinstimmend, dass die Anpassung an die schwimmende Lebensweise die primäre Ursache ist, welche die letztere Form so hoch über die erstere erhoben hat. Der Gastraea-Leib, welcher beim Polypen den grössten Theil des Personen-Körpers bildet, bleibt bei der Meduse bloss als Central-Magen bestehen und tritt zurück hinter dem characteristischen Schwimm-Organ, der Umbrella, und den secundären Organen, die in der Peripherie der letzteren hervorsprossen. Bei allen Cnidarien wird die Oberfläche der Person durch den primär entstandenen Tentakel-Kranz in zwei ungleiche Hemisphären getheilt, in orale und aborale Hälfte. Die grössere aborale Fläche bildet bei den Polypen den Kelch oder Becher, bei den Medusen den convexen Oberschirm (Exumbrella); die kleinere orale Fläche hingegen erscheint bei den Polypen als Mundscheibe oder Peristom, bei den Medusen als concaver Unterschirm (Subumbrella). Die Entwicklung der mächtigen Musculatur an der letzteren, des Nervenringes und der Sinnesorgane am Schirmrande ist lediglich als die Folge der Schwimmbewegung anzusehen.

**Classen der Cnidarien.** Aus der Scheidung von *Hydrozoen* und *Scyphozoen* einerseits, sowie anderseits aus der Sonderung von *Polypen* und *Medusen* in beiden Hauptgruppen, ergeben sich zunächst vier verschiedene Classen von Nesseltieren; zwei Classen von sessilen Polypen (*benthonisch*) und zwei Classen von schwimmenden Medusen (*planktonisch*). Aus der gemeinsamen Stammgruppe der *Hydropolypen* haben sich zunächst einerseits schwimmende *Hydromedusen*, anderseits

taeniolate *Scyphopolypen* entwickelt; aus diesen letzteren sind wieder schwimmende *Scyphomedusen* hervorgegangen.

Zu diesen vier primären Classen der Cnidarien gesellen sich noch drei andere, die sich weiter von der Stammgruppe entfernen. An die Scyphopolypen schliessen sich unmittelbar die *Anthozoen* oder Corallen an, unterschieden durch Einstülpung eines exodermalen Schlundrohres und damit verknüpfte Bildung von radialen Gastral-Taschen. Von den Hydromedusen anderseits stammen die *Siphonophoren* ab, schwimmende Medusen-Stöcke mit weitgehender Arbeitsteilung. Wahrscheinlich haben sich aus einem Zweige der Hydromedusen auch die *Ctenophoren* entwickelt; doch steht diese Classe weiter von den übrigen Cnidarien entfernt, und ihr Ursprung ist noch zweifelhaft.

### Uebersicht über die sieben Classen der Cnidarien :

I. Cladom:  <b>Hydrozoa.</b>  ( <i>Ectocarpa</i> ) Cnidarien ohne Taeniolen, mit exodermalen Gonaden	I A. <i>Polypoide Hydrozoen</i> , fest- sitzend, ohne Umbrella	1. <b>Hydropolypi</b>
	I B. <i>Medusoide Hydrozoen</i> , schwimmend, mit Umbrella	2. <b>Hydromedusae</b> ( <i>Craspedotae</i> )  3. <b>Siphonophorae</b>  4. <b>Ctenophorae</b>
II. Cladom:  <b>Scyphozoa.</b>  ( <i>Endocarpa</i> ) Cnidarien mit Taeniolen, mit entodermalen Gonaden	Modificirte Medu- sen-Personen mit acht Wimper- kämmen	
	II A. <i>Polypoide Scyphozoen</i> , festsitzend, ohne Umbrella	5. <b>Scyphopolypi</b> Polypen ohne Schlundrohr und Magentaschen
	II B. <i>Medusoide Scyphozoen</i> , schwimmend, mit Umbrella	6. <b>Anthozoa</b> ( <i>Corallia</i> )
		7. <b>Scyphomedusae</b> ( <i>Acraspedae</i> )

### § 54. Körperbau der Cnidarien.

Die ausserordentliche Mannichfaltigkeit, welche der Körperbau der Nesselthiere darbietet, erfordert zunächst eine kurze Betrachtung der allgemeinsten anatomischen Verhältnisse, insbesondere der Individualität, der Grundform und des Gewebe-Baues.

**A. Individuum der Cnidarien.** Die Individualität der reifen Nesselthiere erscheint in höchst mannichfältigen Formen entwickelt und zeigt ähnliche Verhältnisse der Differenzirung wie diejenige der *Phanerogamen*. Jedoch lassen sich alle Formen auf zwei primäre Stufen zurückführen, die Person und den Cormus. Die Person (oder das solitäre *Zoid*) bleibt einfach bestehen bei folgenden Gruppen: 1) Eine geringe Zahl von Hydropolyphen (*Hydra*, *Monocaulus*, *Corymorpha* etc.); 2) Die meisten Hydromedusen; 3) Alle Ctenophoren; 4) Ein kleiner Theil der Scyphopolyphen und Corallen (*Monoxenia*, *Actinia*, *Fungia* etc.); 5) Alle Scyphomedusen. Hingegen bildet die reife Individualität einen Cormus (einen aus vielen socialen Zoiden zusammengesetzten Stock oder „Colonie“) bei folgenden Gruppen: 1) Die grosse Mehrzahl der Hydropolyphen; 2) Einzelne Hydromedusen (*Codonium*, *Sarsia*, *Gastroblasta* etc.); 3) Alle Siphonophoren; 4) Die grosse Mehrzahl der Scyphopolyphen und Corallen. Die Stöcke oder Cormen entwickeln sich aus den Einzel-Personen gewöhnlich durch Knospung, selten durch unvollständige Theilung.

**B. Grundform der Cnidarien.** Im Grossen und Ganzen betrachtet, sind die Personen der Nesselthiere typische Strahlthiere (*Radiata*); sie unterscheiden sich somit schon durch ihre characteristische Grundform von den übrigen Coelenterien (den monaxonen *Gastraeiden*, den irregulären *Spongien* und den dipleurischen *Platoden*). Die radiäre Grundform der Nesselthiere ist bald eine reguläre, bald eine amphithekte, bald eine amphibleure oder irreguläre Pyramide. Eine wechselnde Zahl von congruenten oder ähnlichen Parameren ist um die gemeinsame verticale Hauptaxe gruppiert und bestimmt die Zahl der Kreuzachsen. Die ursprüngliche (und zugleich die minimale) Grundzahl ist Vier; oft ist dieselbe verdoppelt (bei vielen Medusen und den Alcyonarien); nicht selten tritt an ihre Stelle die Sechszahl (Geryoniden, Hexacorallen etc.); seltener ist die Zahl der Parameren stark vermehrt und dann variabel (Aequoriden, viele Hydropolyphen). Da jedes Paramer oder Strahlstück ursprünglich aus zwei spiegelgleichen Hälften, Antimeren oder Gegenstücken besteht, sind bei den vierstrahligen primären Personen acht Antimeren vorhanden. Die primären Kreuzachsen (in der Median-Ebene jedes Parameres) sind die Perradien; mit ihnen alterniren die Interradien, als secundäre Kreuzachsen (in der Grenz-Ebene zwischen je zwei benachbarten Parameren). Zwischen Perradien und Interradien liegen die Adradien, als Strahlen dritter Ordnung, und zwischen letzteren und ersteren die Subradien (Strahlen vierter Ordnung). Als die primäre Ursache der radialen Grundform ist die Anpassung der ursprünglichen Stammform an die festsitzende Lebensweise, und die Bildung eines Tentakel-Kranzes um

der Mund zu betrachten. Die vier Primär-Tentakeln der *Archydra* bedingen den vierstrahligen Bau der ältesten und meisten Cnidarien.

**C. Ergonomie und Polymorphismus.** Die physiologische Arbeitsteilung (*Ergonomia*) und die dadurch bewirkte morphologische Formspaltung der Personen (*Polymorphismus*) spielen im Stamm der Nesselthiere eine höchst bedeutende Rolle; sie gehören zu den wichtigsten Ursachen der mannichfältigen Differenzirung dieses formenreichen Stammes. Folgende Hauptstufen der phylogenetischen Ausbildung dieses wichtigen Verhältnisses können unterschieden werden: I. Monozoe Personen ohne Arbeitsteilung: Hydra, solitäre Hydropolypen (Monocaulus), solitäre Scyphopolypen und Corallen, die meisten Medusen (sowohl Craspedoten als Acraspeden). II. Polyzoe Cormen ohne Arbeitsteilung, mit lauter gleichwerthigen Personen (A. mit völlig gleichen hermaphroditen Personen, B. mit gonochoristen Personen, welche sich nur durch die verschiedene Bildung der Gonaden unterscheiden): Claviden und wenige andere Hydropolypen, die meisten Corallen. III. Polyzoe Cormen mit Arbeitsteilung der Personen, in sehr mannichfältigen Formen; die wichtigsten Formen sind folgende: A. Dimorphismus von Nährpersonen (mit Mund und Tentakeln) und Geschlechtspersonen (meistens ohne Mund und Tentakeln): die meisten Hydropolypen. B. Trimorphismus; zu jenen beiden Formen kommen noch Wehrpersonen oder Fangpersonen (Dactylanthen, Nematophoren): mit Tentakeln oder Nesselwaffen, ohne Mund (viele Sertularien, Hydractinien, Hydrocorallen); C. Dimorphismus von grossen fertilen Polypen (mit Mund, Tentakeln und Gonaden), und kleinen sterilen Polypen, welche Wasser aufnehmen und abgeben (mit Mund, aber ohne Tentakeln und Gonaden): viele Alcyonarien und andere Corallen. D. Polymorphismus der Siphonophoren, bei denen im höchsten Grade elf verschiedene Personen-Formen unterschieden werden können, nämlich 1) der Stamm, 2) die Pneumatophore, 3) die Auropore, 4) die Nectophoren, 5) die Siphonen, 6) die Palponen, 7) die Cystonen, 8) die Bracteen, 9) die Gonostyle, 10) die Androphoren, 11) die Gynophoren (vergl. § 92).

**D. Histologie und Stratologie.** Ebenso wie für die Phylogenie der Organe, besitzen die Cnidarien auch für diejenige der Gewebe eine hervorragende Bedeutung; insbesondere wird durch die vergleichende Betrachtung der niederen und höheren Formen der Schichtenbau des Körpers und seine historische Entwicklung verständlich. Die einfacher gebauten *Hydropolypen* und *Scyphopolypen*, die Stammgruppen beider Hauptzweige des Stammes, sind *Diploblastica*; hier besteht der kleine Körper zeitlebens nur aus zwei einfachen Epitelschichten, den wenig modifizirten primären Keimblättern: *Exoderm* und *Entoderm*.

## § 55. System der Cnidarien.

Classen	Legionen	Ordnungen	Stammgattungen
I. <b>Hydropolypi</b> ( <i>Hydroida</i> ) Festsitzende Polypen mit einfachem Magen, ohne Gastral-Taeniolen, ohne Schlundrohr	I A. <b>Hydromenae</b> Mit Hypogenese  I B. <b>Hydrophaenae</b> Mit Metagenese	1. Archydrariae 2. Hydrusae  3. Tubulariae 4. Campanariae	<i>Archydra</i> <i>Sertularia</i>  <i>Cordylophora</i> <i>Campanularia</i>
II. <b>Hydromedusae</b> ( <i>Craspedotae</i> ) Freischwimmende Medusen ohne Gastral-Filamente, mit Velum	II A. <b>Leptolinae</b> Ohne Cordylien  II B. <b>Trachylinae</b> Mit Cordylien	5. Anthomedusae 6. Leptomedusae  7. Trachomedusae 8. Narcomedusae	<i>Codonium</i> <i>Tetranema</i>  <i>Petasus</i> <i>Cunantha</i>
III. <b>Siphonophorae</b> Freischwimmende Stöcke von polymorphen Hydromedusen	III A. <b>Siphonanthae</b> Truncus bilateral (Manubrium-Gemmen)  III B. <b>Disconanthae</b> Truncus octoradial (Suhumbrella-Gemmen)	9. Calyconectae 10. Physonectae 11. Auronectae 12. Cystonectae  13. Disconectae	<i>Eudoxia</i> <i>Circalia</i> <i>Stephalia</i> <i>Cystalia</i>  <i>Discalia</i>
IV. <b>Ctenophorae</b> Freischwimmende Personen mit acht adradialen Flimmer-Rippen	IV A. <b>Cannocteniae</b> Rippen-Canäle einfach  IV B. <b>Dendrocteniae</b> Rippen-Canäle dendritisch verästelt	14. Cydippeae 15. Cestoideae 16. Bolinaceae  17. Ctenoplaneae 18. Beroideae	<i>Haeckelia</i> <i>Cestus</i> <i>Bolina</i>  <i>Ctenoplana</i> <i>Beroë</i>
V. <b>Scyphopolypi</b> Festsitzende Polypen mit Gastral-Taeniolen, ohne Schlundrohr	V A. <b>Scyphostomaria</b> Ohne Kalk-Röhren  V B. <b>Tabulata</b> Mit Kalk-Röhren	19. Scyphostomaria  20. Favositaria	<i>Scyphostomium</i>  <i>Aulopora</i>
VI. <b>Anthozoa</b> ( <i>Corallia</i> ) Festsitzende Polypen mit Gastral-Taeniolen und Taschen-Kranz, mit Schlundrohr	VI A. <b>Alcyonaria</b> ( <i>Stephocorallia</i> ) Ohne Stern-Platten  VI B. <b>Zoantharia</b> ( <i>Astrocorallia</i> ) Mit Stern-Platten	21. Staurocorallia 22. Octocorallia 23. Anticorallia  24. Tetracorallia 25. Mesocorallia 26. Hexacorallia	<i>Protocorallium</i> <i>Monozenia</i> <i>Cladopathes</i>  <i>Cyathaxonia</i> <i>Edwardsia</i> <i>Actinia</i>
VII. <b>Scyphomedusae</b> ( <i>Acraspedae</i> ) Freischwimmende Medusen mit Gastral-Filamenten, mit Randlappen, ohne Velum	VII A. <b>Tesseroniae</b> ( <i>Tessomedusae</i> ) Keine oder 4 Rhopalien, Schirm pyramidal  VII B. <b>Ephyroniae</b> ( <i>Disomedusae</i> ) 8—32 Rhopalien, Schirm discoidal	27. Stauromedusae 28. Peromedusae 29. Cubomedusae  30. Cannostomae 31. Semostomae 32. Rhizostomae	<i>Tessera</i> <i>Pericolpa</i> <i>Procharagma</i>  <i>Ephyra</i> <i>Pelagia</i> <i>Archirhiza</i>

## § 56. Stammbaum der Cnidarien.



Beide sind durch eine Stützplatte getrennt, ein structurloses Fulcrum. Bei den *Hydromedusen* und *Siphonophoren* entwickelt sich dieses dünne elastische Fulcrum durch Ausbildung der Umbrella zu einer voluminösen Gallertscheibe; eine gewisse Festigkeit erlangt dieselbe durch feine elastische Fasern, welche die structurlose Gallerte durchsetzen. In gleicher Weise entwickelt sich auch die festere Umbrella der grösseren *Scyphomedusen*, jedoch mit dem Unterschiede, dass hier Zellen aus dem Epitel in die Gallerte einwandern, sich vermehren und so derselben den Character des Bindegewebes verleihen. In noch höherem Maasse entwickelt sich das Mesoderm, welches durch dieses Bindegewebe dargestellt wird, in den beiden Classen der *Anthozoen* und *Ctenophoren*; diese sind echte Triploblastica. Bei den Ctenophoren enthält das Mesoderm auch Muskeln und Nerven, während diese Gewebe bei den sechs übrigen Classen entweder im Epitel selbst liegen bleiben oder, unmittelbar unter demselben liegend (als subepiteliale Gewebe), den innigen Zusammenhang mit ihm erhalten. Bei den ältesten Formen der Nesselthiere, Hydropolyphen und Scyphopolyphen, sind Muskeln und Nerven grossentheils noch keine selbständigen Gewebe, sondern Theile und Anhänge der Epitzellen; sie lassen sich hier in statu nascendi erkennen. In den übrigen fünf Classen lässt sich ihre stufenweise Fortbildung und Sonderung Schritt für Schritt verfolgen. Mit Bezug auf die Zahl der Keimblätter oder der Zellenschichten, aus denen sich der Cnidarien-Organismus aufbaut, lassen sich demnach in diesem Stämme zwei Gruppen unterscheiden: I. Cnidaria Diblasteria (Zweiblättrige Nesselthiere): *Hydropolyphen* und *Scyphopolyphen*, *Hydromedusen* und *Siphonophoren*; II. Cnidaria Triblasteria (Dreiblättrige Nesselthiere): *Ctenophoren*, *Scyphomedusen* und *Anthozoen*. Indessen lässt diese stratologische Eintheilung sich nicht scharf durchführen; denn bei den grösssten Formen der *Diblasterien* tritt bereits ein Mesoderm auf, während es bei den kleinsten Formen der *Triblasterien* noch fehlt.

### § 57. Gastrocanal-System der Cnidarien.

Das ernährende Gastrovascular- oder Gastrocanal-System zeigt in dem vielverzweigten Stamme der Nesselthiere einen grossen Reichthum von mannichfaltigen und zum Theil sehr verwickelten Einrichtungen. Trotzdem überzeugt uns die vergleichende Anatomie und Ontogenie derselben leicht, dass sie phylogenetisch alle aus einem und demselben höchst einfachen Hohlraum hervorgegangen sind, aus dem monaxonen Urmagen oder Urdarm der *Hydra*, welcher sich von dem der *Gastraea* in keiner wesentlichen Beziehung unterscheidet. Dieser monaxone,

becherförmige Urdarm (*Progaster*) ist von einer einfachen Schicht entodermaler Geisselzellen ausgekleidet und öffnet sich am Oralpole der Körperaxe durch einen Urmund (*Prostoma*).

Während sich bei allen *Hydropolypen* diese einfache primäre Form der Gastralhöhle erhält, wird dagegen bei den *Scyphopolypen* ihr peripherer Theil in vier Magenrinnen (*Gastroglyphae*) getheilt, indem sich an der Innenwand des Polypenkelchs durch Faltenbildung des Entoderms vier longitudinale Magenleisten (*Taeniola*) entwickeln; diese letzteren alterniren mit den vier primären (perradialen) Tentakeln des Scyphostoma, stehen also interradial. Der Querschnitt dieser primären Scyphopolypen-Form (*Scyphula*) bildet mithin ein regelmässiges Kreuz mit vier perradialen Schenkeln (den Gastroglyphen); der Querschnitt der primären Hydropolypen-Form hingegen (*Hydra*) ist kreisrund. Durch diesen bedeutungsvollen Unterschied, der sich durch zähe Vererbung auf alle Glieder beider Hauptstämme der Cnidarien überträgt, ist bereits in den frühesten Entwickelungs-Stadien die divergente Bildungsrichtung der Hydrozoen und Scyphozoen angedeutet.

Bis vor Kurzem war die Ansicht herrschend, dass zwischen beiden Cladomen der Nesselthiere noch ein zweiter wesentlicher Unterschied in der Bildung des Gastrocanal-Systems von Anfang an sich geltend mache; das exodermale Schlundrohr, welches bei der Planula der Anthozoen durch Einstülpung entsteht, sollte in gleicher Weise auch bei allen übrigen Scyphozoen (Scyphopolypen und Scyphomedusen) gebildet werden. Indessen geht aus sorgfältigen Untersuchungen der neuesten Zeit hervor, dass dies nicht der Fall ist. Das wichtige äussere Mundrohr dieser letzteren (das sich bei den meisten Acraspeden in 4 oder 8 lange Mundarme spaltet) ist von Anfang an vom Entoderm ausgekleidet und dem inneren Schlundrohr der Corallen ebensowenig homolog, als der grossen Schlundhöhle der Ctenophoren; die Auskleidung dieser letzteren gehört zum Exoderm. Bei den Ctenophoren entspricht die innere „Trichterpforte“ (*Pylorus*), bei den Anthozoen die innere Schlundpforte (*Pylorus*) dem wahren Urmunde (*Prostoma*) der Gastrula; bei allen übrigen Cnidarien liegt die äussere bleibende Mundöffnung an derselben Stelle, wo bei der *Gastrula* ursprünglich der Urmund sich befand; derselbe wird in dem schwärmenden Uebergangs-Stadium der *Planula* nur vorübergehend geschlossen.

### § 58. Gastrocanal-System der Personen und Cormen.

Die Ernährung des Cnidarien-Organismus ist immer ein einheitlicher physiologischer Process, gleichviel ob das entwickelte Individuum durch eine solitäre Person oder durch einen socialen Stock repräsent-

tirt wird. Auch im letzteren Falle stehen die Gastralhöhlen der sämmtlichen Personen, welche den Cormus zusammensetzen, direct oder indirect mit einander in Communication, und die Nahrung, welche von den einzelnen Personen aufgenommen und verdaut wird, kommt dem ganzen Stocke zu Gute. Die Canäle, welche diesen Communismus im socialistischen Cnidarien-Staate vermitteln und die ernährende Flüssigkeit (*Hydrochymus*) im ganzen Stocke vertheilen, nennen wir Cormal-Canäle oder „Coenenchym-Gefässe“. Je ausgedehnter die gemeinsame Gewebemasse des Stockes, das *Coenenchym* oder Coenosark, entwickelt ist (besonders bei den grossen Corallen), desto mehr ist auch das ernährende Gefässsystem derselben zusammengesetzt. Die besonderen Einrichtungen, welche hier für gleichmässige Ernährung und Vertheilung des Chymus, sowie für Regulirung der Circulation sich ausbilden, sind meistens von keinem besonderen morphologischen Interesse. Für viele Corallen-Stöcke scheint die wechselnde Aufnahme und Abgabe von Wasser sehr wichtig zu sein; bei den meisten Alcyonarien hat sich in Folge dessen ein eigenthümlicher Polymorphismus entwickelt; nur die grösseren Geschlechtsthiere oder Hauptpolypen (Anthozoide, mit 8 Tentakeln und Septen) nehmen die Nahrung auf und verdauen; die zahlreicheren Nebenpolypen (Siphozoide) sind steril, haben keine Tentakeln, nur 2 Septen, und scheinen nur die Regulirung der Wasser-Circulation zu besorgen. Die beständige Fortbewegung der Flüssigkeit im Gastrocanal-System wird hauptsächlich durch das Geissel-Epitel des Entoderms besorgt; doch sind auch die wechselnden Contractionen der muskulösen Körpertheile dabei sehr wirksam.

### § 59. Centraldarm und Coronaldarm.

Das Gastrocanal-System der einzelnen Cnidarien-Person bleibt eine einfache Höhle nur in der ersten und ältesten Classe, bei den Hydropolyphen. Im einfachsten Falle, bei den *Archydrarien*, lassen sich hier an dem eiförmigen oder cylindrischen Gastralraum der schlauchförmigen Person gar keine Abschnitte unterscheiden. Bei den meisten *Hydropolyphen* jedoch gliedert sich derselbe in drei Abschnitte: einen vorspringenden Rüssel oder Mundrohr (*Proboscis*), eine erweiterte mittlere Magenhöhle (*Stomachus*) und einen engen Stielkanal (*Styleteron*).

Dieselben drei Abschnitte lassen sich auch an der einfachen Gastralhöhle der *Scyphopolypen* unterscheiden, nur mit der Abweichung, dass hier außerdem der periphere Theil des Gastralraums durch die 4 Taeniolen in 4 longitudinale Magenrinnen oder Gastroglyphen getheilt wird. Es fehlt denselben aber noch die exodermale Invagination, welche das Schlundrohr bei den nahe verwandten Corallen bildet.

Bei den übrigen fünf Classen der Nesselthiere lassen sich zwei Hauptabschnitte des Gastrocanal-Systems, der axiale Centraldarm und der periphere Coronaldarm, deutlich unterscheiden. Dieser letztere besitzt stets einen radiären (ursprünglich vierstrahligen) Bau; die characteristischen Verhältnisse seiner Structur lassen sich jedoch nicht ohne Weiteres auf einen und denselben Typus zurückführen, da sie auf verschiedene Weise entstehen. Zunächst steht den vier übrigen Classen die formenreiche Classe der *Anthozoen* gegenüber. Sehr frühzeitig bildet sich bei ihnen, im Zusammenhang mit der Einstülpung des exodermalen Schlundrohrs, ein Kranz von radialen Magentaschen (ursprünglich vier, meistens sechs oder acht). Dieselben werden durch radiale Septen (oder Parieten) getrennt, welche gleichzeitig mit jener Pharynx-Invagination als Falten des Entoderms zwischen den primären Tentakeln entstehen (— wenn bei vielen Corallen die Septen früher als die Tentakeln in der Larve erscheinen, so ist dieser Process als cenogenetisch zu beurtheilen und durch Heterochronie zu erklären —). Als Centraldarm oder Hauptdarm ist demnach bei allen *Corallen* das exodermale Schlundrohr und der entodermale Basalmagen zu betrachten (beide durch die Schlundpforte, Pylorus, communicirend). Dagegen wird der Coronaldarm oder Kranzdarm von den radialen Magentaschen gebildet, welche den Schlund kranzförmig umgeben und sich oben in die Höhlen der Tentakeln fortsetzen.

Auf andere Weise entsteht der radiäre Kranzdarm der *Medusen*; und zwar übereinstimmend in den drei Classen der *Hydromedusen*, der *Siphonophoren* und der *Scyphomedusen*. Indem bei der Umbildung des Polypen zur Meduse die Hauptaxe verkürzt und die ausgedehnte Mund scheibe zur Umbrella wird, nimmt die becherförmige Gastralhöhle eine flache Glocken- oder Scheibenform an. Nur ihr centraler Theil bleibt einfach und bildet mit dem Mundrohr zusammen den Centraldarm. Der periphere Theil dagegen zerfällt in eine Anzahl (ursprünglich vier) radiale Taschen oder Canäle; diese bleiben als Zwischenräume übrig zwischen ebenso vielen Septen oder Cathamnallplatten, welche durch Verlöthung der oralen und aboralen Wand entstehen (— in Folge des Druckes der Schirmgallerie, die aus der Stützplatte des Polypen sich entwickelt —). Bei den Scyphomedusen erfolgt die Verwachsung mittelst der Taeniolen. Der eigenthümliche Kranzdarm der *Ctenophoren* ist entweder von demjenigen der Hydromedusen abzuleiten oder selbständig auf andere Weise entstanden.

### § 60. Neurodermal-System der Cnidarien.

Die animalen Organe der Nesselthiere, die Werkzeuge der Empfindung und Bewegung, kann man zweckmäßig unter einem Begriffe

zusammenfassen, unter dem Complex des „*Neurodermal-Systems*“. Diese Auffassung ist für das phylogenetische Verständniss der Organogenese nicht allein in diesem Stämme, sondern bei den Metazoen überhaupt, von grosser Bedeutung; denn bei den niedersten und ältesten Formen der Cnidarien, den primitiven Polypen (*Archydra*, *Hydra*, *Protohydra*), treffen wir noch heute jenes ursprüngliche Verhältniss an, welches bei ihren unmittelbaren Vorfahren, den *Gastraeaden* (§ 27) bestand: das ganze Neurodermal-System wird nur durch ein einfaches Epitel repräsentirt, durch die einfache (— oder mehrfache, aber nur wenig differenzirte —) Zellschicht des Exoderms. Auf der anderen Seite finden wir bei den höchst entwickelten Formen des Stammes, bei den vollkommensten Medusen, bereits dieselben Organe und Gewebe differenzirt, wie bei den meisten übrigen Metazoen: Nerven und Sinnesorgane, Hautdecke und Muskeln. Die zahlreichen Abstufungen phylogenetischer Vervollkommenung und Differenzirung, welche zwischen jenen ältesten einfachsten und diesen jüngsten vollkommensten Cnidarien sich vorfinden, werfen ein höchst interessantes Licht auf die Phylogenie der Organe und Gewebe im Allgemeinen. Dabei ist besonders lehrreich der offenkundige Causal-Nexus zwischen der physiologischen Höhe der Lebenstätigkeit und dem morphologischen Ausbildungs-Grade der Lebenswerkzeuge. Die *benthonischen Polypen*, auf dem Meeresgrunde festsitzend, entbehren differenzirter Sinnesorgane und centralisirter Nerven. Die *planktonischen Medusen* hingegen, frei im Meere schwimmend, haben durch diese Lebensweise selbst differenzirte Sensillen und Muskeln, centralisirte Nerven und Ganglien erworben. Und doch stehen beide Hauptformen der Nesselthiere, der vegetale Polyp und die animale Meduse, im engsten phylogenetischen Zusammenhang, wie noch heute ihre Ontogenese beweist; zugleich liefert dieser Generationswechsel eine Fülle von interessanten Beweisen für die Macht der progressiven Vererbung.

**Nerven-System.** Den *Hydropolypen*, als den ältesten und niedersten Nesselthieren, fehlt ein selbständiges Nerven-System noch vollständig, ebenso wie den *Gastraeaden* und *Spongien*. Als primitives Empfindungs-Organ müssen wir hier das gesammte Exoderm betrachten, dessen indifferenten Zellen wohl sämmtlich sensibel sein dürften; doch sind vorzugsweise die frei vorragenden Cnidocilien der Nesselzellen zur Empfindung äusserer Reize (und zugleich zur Reaction gegen dieselben) befähigt. Da die Mundöffnung der primitiven Stammformen am meisten aktiv und sensibel war, entwickelte sich in deren Umgebung als erstes selbständiges Tastorgan (— und zugleich Fangorgan —) der Kranz der vier primären (perradialen) Tentakeln. Die

allgemeine Verbreitung der Tentakeln bei den Nesselthieren (— nur sehr wenige Gruppen ausgenommen, § 61 —) sowie ihre mannichfaltige Differenzirung, beweist die hohe physiologische Bedeutung, welche diesen primitiven Sinnesorganen zukommt. Sie sind fast ausschliesslich die Werkzeuge der Empfindung bei den benthonischen Polypen, ebenso wohl den Corallen und Scyphopolypen, als den Hydro-polypen. Während aber einzelne diffuse Ganglien-Zellen, welche einen lockeren exodermalen Plexus bilden, bei den *Hydromedusen* noch kein autonomes Nerven-System darstellen, beginnt dessen Bildung bei den *Corallen*; hier sondert sich an der Mundscheibe vom Exoderm eine ziemlich dicke subepiteliale Schicht solcher Ganglien-Zellen und bildet einen breiten „Mundring“.

Die Medusen zeigen dagegen (— zuerst unter allen Metazoen! —) ein autonomes Nerven-System, in Zusammenhang mit höher entwickelten Muskeln und Sinnes-Organen (§§ 62, 63). Bei den *Acraspeden* erscheinen diese letzteren noch als selbständige Nerven-Centren, die unter sich nur in lockerem Zusammenhang stehen. Die *Craspedoten* anderseits besitzen schon einen gesonderten Nervenring, welcher am Rande der Umbrella verläuft und sowohl die Ganglien der marginalen Sensillen in Verbindung setzt, als auch motorische Nerven an die Muskeln sendet. Die Ctenophoren haben statt dessen ein Apical-Ganglion (in Verbindung mit dem aboralen Sinneskörper) und 8 adradiale Nerven, welche unter den 8 Flimmer-Rippen verlaufen.

### § 61. Tentakeln der Cnidarien.

Die Tentakeln, als die characteristischen, in Structur und Anordnung typischen Gliedmaassen der Nesselthiere, sind durch ihre mannichfaltige morphologische Entwicklung für das System dieses Stammes von hervorragender Bedeutung. Nur in sehr wenigen Gruppen fehlen sie ganz, und dann liegt wahrscheinlich immer Verlust durch Rückbildung vor, so bei den *Amaltheiden* unter den Craspedoten, bei den *Rhizostomen* unter den Acraspeden und bei den *Beroideen* unter den Ctenophoren. Alle übrigen Nesselthiere besitzen mehr oder weniger entwickelte Tentakeln, welche für sie als Fangarme, Greiforgane und Tastorgane von sehr hoher physiologischer Bedeutung sind. Morphologisch erscheinen dieselben stets als directe Fortsätze oder Auswüchse der Leibeswand, deren beide Schichten, Exoderm und Entoderm (— und zwischen ihnen das Fulerum —) sich an ihrer Zusammensetzung betheiligen. Stets sind im Exoderm als Waffen die typischen „Nesselzellen“ zu finden (*Cnidoblasten*); bei den Ctenophoren zu eigenthümlichen „Greifzellen“ (*Haptoblasten*) umgebildet.

Stets findet sich in den Tentakeln eine mehr oder weniger entwickelte Musculatur, welche deren Bewegungen vermittelt.

Die Zahl und Stellung der Tentakeln ist im Stamme der Cnidarien äusserst manichfältig und zum Theil sehr characteristisch. Als die ursprüngliche Bildung betrachten wir ein Kreuz von vier circoralen Fangfäden, welche um die Mundöffnung herum in zwei auf einander senkrechten Durchmessern stehen. Diese beiden primären Kreuzachsen (*sagittale* und *transversale*) sind gleichpolig, ursprünglich gleich (und wohl auch anfangs gleichzeitig entstanden), und bestimmen die reguläre vierstrahlige Grundform der Cnidarien, die wir als die ursprüngliche betrachten, und von der wir alle übrigen Promorphen als secundär entstandene ableiten. Für diese Annahme spricht vor Allem die That-sache, dass bei vielen Vertretern verschiedener Cnidarien-Gruppen (— und gerade bei solchen von besonders einfacher Organisation! —) die Gastrula (oder die aus ihr entstandene Planula) den ersten Schritt weiterer Entwicklung durch die Ausbildung von vier kreuzständigen Tentakeln thut; so bei *Hydra* und vielen anderen Hydropolyphen, bei dem *Scyphostoma* vieler Acraspeden u. A. Gewöhnlich wird die Zahl bald vermehrt; es giebt jedoch auch viele Nesselthiere, bei denen sich die primäre Vierzahl constant erhält; solche permanent tetrane male Cnidarien sind: *Haleremita* unter den Archhydrarien, *Stauridium* unter den Tubularien ferner viele Hydromedusen (*Codonium*, *Eucopium*, *Petasus*, *Cunantha*, als Stammformen der vier Ordnungen!). Stets bezeichnen diese 4 primären Tentakeln die Perradien, oder die „Strahlen erster Ordnung“.

Die secundäre Vermehrung der Tentakeln geschieht in vielen Fällen sehr regelmässig und zwar zunächst dadurch, dass in den Zwischenräumen der 4 primären Tentakeln 4 secundäre auftreten; sie liegen ursprünglich genau in der Mitte zwischen den ersten. Die beiden transversalen, auf einander senkrechten Axen, in denen sie liegen, schneiden die Perradien unter Winkeln von 45° und sind die Interradien oder die „Strahlen zweiter Ordnung“. Bei vielen Nesselthieren bleibt dieser achtstrahlige Zustand zeitlebens bestehen; er kann auch bei der *Actinula*-Jugendform als der ursprüngliche erscheinen, indem am Oralpole der festgehefteten Gastrula (oder der schwimmenden Planula) acht Tentakeln gleichzeitig auftreten (in Folge abgekürzter Vererbung). Solche permanent octo-ne male Cnidarien sind viele Hydropolyphen und Hydromedusen, alle Octocorallen (oder Alcyonarien), sowie die ursprünglichen Formen der Scyphomedusen (*Tessera* u. A.). Bei den letzteren gesellen sich zu diesen acht Principal-Tentakeln meistens bald noch andere (tertiäre) Tentakeln, die wir im Gegensatze zu jenen als succursale bezeichnen. Oft geschieht deren Vermehrung sehr regelmässig, indem in der Mitte zwischen den 8 principalen 8 tertiale Tentakeln hervorsprossen; sie bezeichnen die Adradien oder die „Strahlen dritter Ordnung“. Wenn nun die Vermehrung noch weiterhin regelmässig fortschreitet und zwischen den 8 adradialen und 8 principalen Tentakeln 16 Tentakeln vierten Ranges, oder statt deren am Schirmraunde der Acraspeden 16 Randlappen auftreten, so liegen diese in den Subradien, den „Strahlen vierter Ordnung“.

Für einen grossen Theil der Cnidarien (namentlich die frei schwimmenden Medusen) bildet diese regelmässige Multiplication der ursprünglich in

Vierzahl kreuzständigen Tentakeln die herrschende Regel. Indessen erleidet dieselbe viele Ausnahmen, und bei den meisten festsitzenden Polypen entwickeln sich secundär andere Verhältnisse ihrer Zahl und Stellung, welche zugleich auch ihre Grundform modifizieren. Durch Rückbildung von 2 gegenüberstehenden Tentakeln entstehen bei vielen Craspedoten dissymmetrische Formen, die bloss 2 gegenüberstehende Tentakeln besitzen: *Dinema* unter den Codoniden, *Amphinema* unter den Tiariden, *Gemmaria* und *Ctenaria* unter den Cladonemiden; ebenso die (unmittelbar an letztere sich anschließenden) Ctenophoren. Bisweilen werden auch 3 von den 4 ursprünglichen Tentakeln rückgebildet, und es bleibt nur ein einziger übrig; solche mononemale Formen sind die Euphysiden unter den Codoniden, sowie die wahrscheinlich aus dieser Gruppe hervorgegangenen *Siphonanthen* (die Hauptmasse der Siphonophoren).

Die Stellung der Tentakeln unterliegt ebenfalls vielen Modificationen (zum Theil in Zusammenhang mit der Aenderung ihrer Zahl). Als die ursprünglichste Stellung dürfte der tetranemale Mundkranz angesehen werden; vier gleiche Primär-Tentakeln bilden ein Kreuz um den Mund herum; verbreitert sich der Mundrand des Polypen zur Mundscheibe (Peristomium), so stehen die Tentakeln am Rande der letzteren. Bei den Medusen, deren Subumbrella dem Peristom ihrer Polypen-Ahnen entspricht, stehen sie demgemäß am Schirmrande. Meistens bilden sie hier eine einzige Reihe; bisweilen wird indessen ihre Zahl sehr vermehrt, und sie stehen in mehreren Reihen über einander (*Pectyllidae*). Bisweilen verlassen die Tentakeln der Medusen ihre ursprüngliche marginale Insertion und wandern entweder auf die Exumbrella (viele *Trachymedusen* und *Narcomedusen*); oder auf die Subumbrella (*Sthenonidae* und *Cyaneidae* unter den Discomedusen). Auch bei manchen Hydropolyphen (Tubularien: *Coryne*, *Myriothela*, *Cordylophora* u. A.) bilden die Tentakeln keinen Kranz um den Mund, sondern stehen auf der Kelchfläche zerstreut.

Die Corallen besaßen ursprünglich ebenfalls das primäre Tentakelkreuz der ältesten Hydropolyphen (*Staurocorallen*); sie zeigen dasselbe bisweilen noch vorübergehend in der primären Jugendform. Gewöhnlich aber wird ihre Zahl secundär vermehrt. Einfach verdoppelt (— wie bei dem octonemalen *Scyphostoma* —) ist sie bei den *Octocorallen* (Alcyonarien); diese haben ausnahmslos einen einfachen Kranz von 8 gleichen Tentakeln; dieselben unterscheiden sich auch durch ihre blattförmige und gefiederte Form von den acht einfachen Tentakeln der *Mesocorallen* (Zoantharien). Aus diesen acht Fangfäden sind durch Reduction von zwei gegenüberständigen später sechs geworden. Die Sechszahl ist permanent nur bei den *Antipatharien*; bei den *Hexacorallen* dagegen wird sie durch Einschaltung neuer Kreise beträchtlich vermehrt. Ebenso standen auch bei den *Tetracorallen* sehr zahlreiche Tentakeln in mehreren Kreisen dicht gedrängt, entsprechend der Zahl der Magentaschen, mit denen ihre Höhle kommuniziert.

Die Form und Structur der Tentakeln ist bei den Cnidarien äußerst mannichfältig. Bei der grossen Mehrzahl erscheinen sie als lange, cylindrische, sehr bewegliche und contractile Fäden; seltener sind sie bandförmig abgeplattet oder blattförmig, wie bei den Octocorallen. Gewöhnlich sind sie einfach und ungeteilt; selten verästelt, so bei *Cladocoryne* (Tubularie), *Cladonemiden* (Anthomedusen) und einigen *Actiniaria*

(Thalassanthiden und Phyllactiden); regelmässig gefiedert sind die blattförmigen Tentakeln aller Octocorallen. Halbgefiedert (oder mit einer Reihe Nebenfäden besetzt) sind die Tentakeln einiger Anthomedusen (*Gemmaria*, *Ctenaria*), aller Ctenophoren und der meisten Siphonophoren (Siphonanthen).

Die Tentakeln der meisten Cnidarien sind hohl und enthalten einen directen Fortsatz des Gastrocanal-Systems. Indessen auch solide Tentakeln sind in vielen Gruppen herrschend, insbesondere bei niederen und älteren Formen. Die Stammform des ganzen Phylon, *Archydra*, besass wahrscheinlich solide Tentakeln, gleich *Haleremita* und den meisten übrigen Hydropolyphen (nur *Hydra* hat hohle Tentakeln). Die Axe dieser soliden Tentakeln wird gewöhnlich von einer einzigen Reihe scheibenförmiger Entoderm-Zellen gebildet; so auch bei den Trachylinen (Trachymedusen und Narcomedusen) und den niederen Acraspeden (Stauromedusen, Peromedusen und Cannostomen). Dagegen ist der Canal der hohlen Tentakeln von einer einfachen Schicht entodermaler Geisselzellen ausgekleidet. Es giebt nahe verwandte Medusen, von denen die einen solide, die anderen hohle Tentakeln besitzen; sogar ein und dieselbe Meduse kann in der Jugend solide, im Alter hohle Tentakeln tragen (Geryoniden). Da auch die Scyphostoma-Ammen der Acraspeden solide Tentakeln haben, ist es sehr wahrscheinlich, dass dies die ursprüngliche Form ist. Die heutigen Corallen haben alle hohle Tentakeln.

Der Gewebe-Bau der Tentakeln ist ursprünglich ebenso einfach wie derjenige der Leibeswand bei den Archhydrarien; die ersteren sind ja nur als warzenförmige Erhebungen (oder Ausstülpungen) der letzteren entstanden. Eine dünne, strukturlose Stützplatte trennt ursprünglich die beiden einfachen Keimblätter. Das Entoderm bleibt meistens einfach oder entwickelt nur eine dünne Schicht von Ringmuskel-Fasern an seiner Aussenfläche; bei denjenigen Scyphozoen, wo ein zellenhaltiges Mesoderm (als Connectiv) gebildet wird, stammen dessen Planocytenten wahrscheinlich vom Entoderm ab (Acraspeden und Corallen). Das Exoderm hingegen differenziert sich in mannichfältiger Weise; an seiner Innenfläche entwickelt sich die wichtige Längsmuskelschicht; zwischen den indifferenten Epitelzellen entwickeln sich im Exoderm die Nesselzellen.

Die Bewaffnung der Tentakeln mit Nesselzellen (*Cnidoblasten*) unterliegt sehr vielen speciellen Modificationen. Ursprünglich sind dieselben gleichmässig über die ganze Tentakelfläche vertheilt; je nach der Haltung der Fangfäden entwickeln sie sich bald mehr an der axialen, bald mehr an der abaxialen Fläche. Sehr häufig gruppieren sie sich zu besonderen Häufchen oder „Nesselwarzen“. Am Ende der Tentakeln oder ihrer Aeste bilden sie oft kugelförmige „Nesselknöpfe“. Höchst complicirt wird die Bewaffnung bei den Siphonophoren; in der Legion der Siphonanthen trägt gewöhnlich jeder Nebenfaden des Tentakels eine „Nesselbatterie“, bei den Disconanthen trägt meistens jeder Tentakel drei Reihen von gestielten Nesselknöpfen.

## § 62. Augen und Hörorgane.

I. Augen. Lichtempfindung ist unter den Nesselthieren sehr allgemein verbreitet; sowohl die niedrigsten Hydropolyphen (*Hydra*,

*Clava* etc.), als die höher entwickelten *Scyphopoden* und Corallen (*Aleyconarien*, *Actinien* etc.), sind gegen den Einfluss des Lichtes sehr empfindlich, obwohl besondere Sehorgane nicht bekannt sind. Hier vermittelt wahrscheinlich ein Theil des Exoderm-Epitels (am Mundrande, an den Tentakeln) die Unterscheidung von Hell und Dunkel, oder dieselbe wird erleichtert durch die Ausbildung von Pigmentflecken in der Haut (Actinien). Dasselbe gilt auch von vielen niederen Medusen (*Trachylinen* unter den *Craspedoten*, *Stauromedusen* unter den *Acraspeden*). Bei der grossen Mehrzahl der Medusen sind jedoch — in Anpassung an die planktonische Lebensweise — besondere Sehorgane am Schirmrande entwickelt und zeigen eine lange Reihe von phylogenetischen Ausbildungsstufen. Anfänglich treten sie bloss als einfache Pigmentflecke am Schirmrand auf, meistens an der Tentakel-Basis (so bei den meisten Anthomedusen); dann treten dazu lichtbrechende Linsen (bei den meisten Acraspeden). Die höchste Ausbildung erreichen die 4 (perradialen) Augen bei den *Cubomedusen* (*Charybdeiden*), indem sich ein Glaskörper und eine Retina zwischen Linse und Pigmentbecher entwickelt. Hier kommen sogar „zusammengesetzte Augen“ vor, indem bei *Charybdea* jeder der 4 Sinneskolben 2 grosse unpaare und 4 kleine paarige Augen trägt. Aehnliche Augen besitzen auch einige *Peromedusen*. Die Augen der Acraspeden entstehen an der Basis der Sinneskolben oder Rhopalien, welche aus umgewandelten Principal-Tentakeln hervorgegangen sind (§ 140).

II. Hörorgane. Den *benthonischen Polypen* (sowohl Hydroiden als Corallen) scheinen besondere Organe!, welche acustische und zugleich statische Functionen vermitteln, ganz zu fehlen. Dagegen sind dieselben unter den *planktonischen Medusen* sehr allgemein verbreitet; sie fehlen hier nur wenigen Gruppen: den *Anthomedusen* und den ocellaten *Leptomedusen* (welche statt deren Ocellen besitzen, § 84); sowie den *Stauromedusen* unter den Acraspeden. Indessen werden auch bei diesen acustische (und zugleich statische) Functionen vielleicht vermittelt durch Tastborsten-Zellen, welche am Schirmrande und den Tentakeln weit verbreitet vorkommen: Sinneszellen, welche ein steifes, frei in das Wasser vorragendes Tasthaar tragen. Da solche borstentragende „Tastzellen“ von echten acustischen „Hörzellen“ nicht zu unterscheiden sind und vielleicht bereits Schallwahrnehmung mit Tastempfindung verbinden, dürfen wir annehmen, dass die letzteren sich aus den ersteren entwickelt haben.

Die Hörorgane der Medusen sind polyphyletische Bildungen und treten in zwei ganz verschiedenen Hauptformen auf, von denen die einen Otolithen in exodermalen, die anderen in entodermalen Epitelzellen bilden. Hörbläschen mit exodermalen Otolithen (*Vesiculae*

*velares*) sind characteristisch für die Ordnung der *Leptomedusen* (Descendenten der *Campanarien*). Sie entwickeln sich hier als flache Grübchen, an der Subumbral-Seite des Velums; einzelne Exoderm-Zellen der Velum-Insertion bilden Hörzellen (mit einer freien Hörborste); andere erzeugen einen kalkigen Otolithen. Während bei einigen Leptomedusen (*Mitrocoma*, *Tiaropsis*) die Hörgrübchen offen bleiben, werden sie bei den meisten (durch Umwachsen eines ringförmigen Epitel-Wulstes) zu geschlossenen Bläschen; die *Octotessae* besitzen 8 solche (adradiale) „Randbläschen“; bei den *Polyotessae* kommen dazu noch zahlreiche accessorische Hörbläschen.

Ganz anderer Art sind die Hörkölbchen (*Cordyli*), welche bei der grossen Mehrzahl der Medusen sich finden und modifizierte acustische Tentakeln darstellen. Sie treten in zwei verschiedenen analogen Formen auf: bei den Trachylinen (*Trachomedusen* und *Narcomedusen*) entstehen sie aus soliden Tentakeln, deren Entoderm-Zellen (in einer Axenreihe liegend) einen oder mehrere Otolithen bilden, während ihr Exoderm-Epitel Hörhaare liefert. Gewöhnlich stehen diese „Hörtentakeln“ frei am Schirmrande; bisweilen jedoch werden sie von einer ringförmigen Falte des Exoderm-Epithels umwachsen, so dass geschlossene „cordylare Hörbläschen“ entstehen (*Marmannemidae*); bei den *Geryoniden* werden die letzteren sogar ganz in die Gallerte des Schirmrandes eingesenkt. Nach Bau und Entstehung sind sie ganz verschieden von den velaren Hörbläschen der Leptomedusen, mit denen sie früher verwechselt wurden.

Dagegen sind ähnliche (— aber auch selbständig entstandene —) Hörkölbchen fast allgemein in der Classe der *Acraspeden* entwickelt; sie fehlen hier nur den niedersten und ältesten Formen (*Stauro-medusen*); diese besitzen an ihrer Stelle gewöhnliche einfache Tentakeln. Bei allen übrigen Scyphomedusen sind die letzteren zu characteristischen Sinneskolben (*Rhopalia*) umgewandelt. In der Hauptsache sind diese „Sinneskörper oder Randkörper“ als Hörkölbchen und zugleich als Gleichgewichts-Organe zu betrachten, als hohle acustische Tentakeln, deren Entoderm-Zellen im Distal-Ende einen Otolithen-Sack bilden, während aussen ihr Exoderm-Epitel lange, steife Hörhärchen trägt. An der proximalen Basis des Rhopaliump entwickelt sich aber außerdem meistens noch auf der abaxialen Dorsalseite ein Auge, auf der axialen Ventralseite eine Tastplatte (mit eigenthümlichen Geisselzellen). Meistens liegen die Sinneskolben versteckt in besonderen Grübchen des Schirmrandes, und über diesen „Sinnesnischen“ (*Antra rhopalaria*) wölbt sich eine Deckschuppe, deren Dorsalfläche ein blindes, trichterförmiges „Riechgrübchen“ (mit faltigem Geissel-Epitel) trägt. So kann jeder Sinneskolben bei den höheren Acraspeden 3 oder selbst 4 verschiedene

Sinnesorgane vereinigt zeigen; und doch ist er nur ein umgewandelter einfacher Tentakel. Das beweist unzweifelhaft Zahl und Stellung der Rhopalien in den verschiedenen Ordnungen der Acraspeden. Die Stammgruppe (*Tesserida*) trägt ursprünglich keine Rhopalien, sondern nur 8 einfache Principal-Tentakeln; bei den Cubomedusen verwandeln sich die 4 perradialen in Sinneskolben, bei den Peromedusen die 4 interradialen, bei den Discomedusen alle 8.

### § 63. Muskelsystem der Cnidarien.

Die phylogenetische Ausbildung des Muskelsystems durchläuft im Stämme der Nesselthiere die verschiedensten Stufen. Im einfachsten Falle, bei den ältesten Hydropolyphen, sind die contractilen Muskelfäden noch nicht einmal selbständige Zellen, sondern einfache (kernlose) Fortsätze von Epitelzellen. Solche „Epitelmuskel-Zellen“ oder „Neuromuskel-Zellen“ liegen im Exoderm der Hydropolyphen; ihre Muskelfibrillen verlaufen longitudinal in der Tiefe des Exoderms, nach aussen von der Stützplatte, welche durch ihre Elasticität als Antagonist derselben wirkt. Bei einem Theile der Polypen entwickeln sich in ähnlicher Weise circuläre (oder transversale) Muskelfibrillen als Fortsätze von entodermalen Epitelmuskel-Zellen, nach innen von der Fulcral-Lamelle.

Eine zweite Stufe der phyletischen Muskelentwicklung sind die subepitelialen Muskeln; sie bestehen aus selbständigen (kernhaltigen) Muskelzellen, welche sich von ihrer Ursprungsstelle, dem Epitel, abgeschnürt, aber ihre Lage unmittelbar unter demselben beibehalten haben. Wenn sich aber zwischen beiden primären Keimblättern ein zellenhaltiges (connectives) Mesoderm entwickelt (bei den Scyphozoen und Ctenophoren), so können die Muskeln in die Tiefe wandern und innerhalb des mittleren Keimblattes ein selbständiges System von mesodermalen Muskeln darstellen.

Als differente Muskel-Systeme (— die zum Theil antagonistisch wirken —) entwickeln sich bei den Cnidarien ein longitudinales und ein transversales System. Die longitudinalen Muskeln sind vorzugsweise am Calyx der Polypen (und bei den Scyphozoen in den Taeniolen) entwickelt; an der Mund scheibe entsprechen denselben radiale Muskelzüge (Deltamuskeln der Subumbrella bei den Medusen, Längsmuskeln des Mundrohrs und der Tentakeln). Die transversalen (oder circulären) Muskeln dagegen sind vorzugsweise an dem Peristom der Polypen und an der ihm entsprechenden Subumbrella der Medusen entwickelt (Kranzmuskeln, Velarmuskeln, Mundringmuskeln u. s. w.). Die Differenzirung der einzelnen Muskelgruppen

(und entsprechend auch ihre histologische Ausbildung) erreicht eine viel höhere Stufe bei den freischwimmenden Medusen, als bei den fest-sitzenden Polypen.

### § 64. Skelet-System der Cnidarien.

Bezüglich der Skeletbildung verhalten sich die Nesselthiere sehr verschieden. Ein grosser Theil des Stammes entbehrt aller festen Körpertheile, die zur Stütze oder zum Schutze dienen können. Eine zweite Gruppe bildet durch Ausscheidung aus dem Exoderm äussere Cuticular-Skelete. In einer dritten Gruppe entstehen durch Kalkablagerung in dem gallertigen Mesoderm äussere Kalkskelete. Eine vierte Gruppe endlich vereinigt die inneren Skeletbildungen der dritten und die äusseren der zweiten Gruppe. — Völlig weich und skeletlos sind folgende Gruppen: 1) Die Stammformen des ganzen Phylon, die Uropolyphen oder Archydrarien (*Hydra*, *Archydra*, *Haleremita*); 2) ein kleiner Theil der Scyphopolypen (*Scyphostomarien*) und Corallen (*Monoxenia*, die Urform der Tetracorallen, viele *Mesocorallen*, die *Actiniarien*); 3) sämmtliche Medusen (*Craspedoten* und *Acraspeden*); 4) die meisten Siphonophoren (die *Siphonanthen*); 5) sämmtliche Ctenophoren.

Echte Cuticular-Skelete, d. h. erhärtete Ausscheidungen des Exoderms, finden sich bei der grossen Mehrzahl der Polypen, sowohl der *Hydropolyphen*, als der *Scyphopolypen* und *Corallen*. Ihr Material besteht bei den ersten überwiegend aus Chitin, bei den letzteren aus kohlensaurem Kalk. Folgende Stufen seiner phylogenetischen Ausbildung lassen sich unterscheiden: 1) Die Chitinhülle bildet einfache cylindrische Periderm-Röhren, welche bei den monozoen Polypen (z. B. *Eutubularia*, *Monocaulus*) nur den Hydranthen-Stiel umhüllen, bei den stockbildenden polyzoen ein gemeinsames Astwerk oder Netzwerk bilden (die meisten *Tubularien* oder *Gymnoblasten*). 2) Die röhrenförmigen Chitinhüllen erweitern sich am freien Ende zu Chitinbechern (*Hydrothecae*), in welche sich die Polypenkelche zurückziehen können: *Thecoblastea* (*Sertulariae*, *Graptolariae*, *Campanariae* unter den Hydrozoen, *Cornulariae* und *Scyphostomariae* unter den Scyphozoen). 3) Die Chitiröhren verkalken und bilden bei Concrescenz der confluirenden Kalkröhren voluminöse poröse Kalkmassen, ähnlich echten Corallenstöcken (*Hydrocorallen*, *Tabulaten*). 4) Die Fussplatte (Podium) der Polypen scheidet eine chitinige oder verkalkende Fuss scheibe ab, und indem ein axialer Fortsatz derselben in das Innere der Magenhöhle hineinwächst, entsteht ein inneres Axenskelet; bei Verzweigung des Stockes ein baumförmiges Axenskelet (bei den *Anticorallen* oder

Antipatharien). 5) Zu dem cuticularen Axenskelet dieser letzteren Form tritt als äusseres Rindenskelet ein Ueberzug, welcher durch Ablagerung von Kalknadeln im Mesoderm entsteht (bei den *Gorgoniden*). 6) Auf der verkalkten Fuss scheibe erheben sich verticale radiäre Kalkplatten als Sternleisten, und in der Peripherie ein verkalkter Becher (als Theca oder Mauerblatt); zugleich entstehen mächtige cuticuläre Kalkablagerungen im Coenenchym. So bilden sich die vielgestaltigen Kalkskelete der *Zoantharien*, die man früher irrtümlich für mesodermale hielt. Sowohl bei diesen Sternkorallen, wie bei den Gorgoniden wird das (genetisch) äussere Cuticular-Skelet zu einem (topographisch) inneren Basal-Skelet. 7) Aehnlich verhält sich auch unter den *Siphonophoren* die apicale Luftflasche (*Pneumatocystis*) der *Disconanthen* (*Discalidae*, *Porpitidae*, *Velellidae*); auch dieser innere complicirte Schwimmapparat, aus concentrischen Systemen von ringförmigen Chitinkammern zusammengesetzt, ist das cuticulare Ausscheidungs-Product einer exodermalen äusseren Hauteinstülpung.

Echte innere Skelete, durch Kalkabscheidung im Mesoderm entstanden, sind unter den Cnidarien viel seltener, als man früher allgemein annahm. Mit Sicherheit sind dieselben nur aus der Ordnung der Octocorallen bekannt. Nur sehr wenige Formen dieser Ordnung sind ganz skeletlos (*Monoxyenia*). Die Bildung des Mesodermal-Skeletes beginnt mit der Ausscheidung isolirter Kalknadeln (Spicula oder Sclerodermiten) in dem gallertigen Mesoderm. Indem sich diese anhäufen, entstehen die halbweichen Körper der Alcyoniden. Durch zusammenhängende Verkalkung der Kelchwand entstehen die Kalkröhren der Tubiporiden, durch Verschmelzung dichter Nadelmassen die rothen Axenskelete der Edelkorallen (*Eucorallium*). Das kalkige Rindenskelet der Gorgoniden ist ebenfalls auch aus solchen mesodermalen Spicula zusammengesetzt.

### § 65. Geschlechtsorgane der Cnidarien.

Die Fortpflanzung der Nesselthiere geschieht theils nur auf geschlechtlichem Wege (Hypogenese), theils abwechselnd mit ungeschlechtlicher Vermehrung durch Knospung oder Theilung (Metagenese). Die Bildung der Geschlechtsorgane beschränkt sich stets auf die Geschlechtsdrüsen (Gonades); besondere Ausführgänge (Gonoductus) und Begattungsorgane (Copulativa) fehlen noch ganz. Die reifen Geschlechtszellen werden stets unmittelbar entleert, entweder nach aussen in das Wasser (bei den meisten Hydrozoen) oder nach innen in das Gastrocanal-System (bei den meisten Scyphozoen).

Die Geschlechtsdrüsen (*Gonades*) sind ursprünglich weiter nichts, als Anhäufungen von Epitel-Zellen in einem der beiden Keimblätter; die Geschlechtszellen (*Gonidia*) sind demnach „sexuelle Epitel-Zellen“, ursprünglich wahrscheinlich in beiden primären Keimblättern entstanden (bei den Archhydrarien). Auch bei vielen Hydropolypen der Gegenwart zeigen die Keimstätten der beiderlei Geschlechtszellen noch eine wechselnde Lage, bald im äusseren, bald im inneren Keimblatte. Da jedoch hier vielfach eine frühzeitige Wanderung derselben und somit eine Verschiebung der Keimstätte stattfindet, hat jenes Verhalten keine palingenetische Bedeutung. Wahrscheinlich ist bei sämmtlichen *Hydrozoen* (wie bei *Hydra*) der älteste Ursprung der Gonidien im Exoderm zu suchen. Dagegen liegt derselbe bei den *Scyphozoen* im Entoderm. Mit Rücksicht auf diesen wichtigen Unterschied kann man die ersteren als *Ectocarpa* bezeichnen, die letzteren als *Endocarpa*.

Die ursprüngliche Lage der Geschlechtsdrüsen (gleichviel ob ectocarp oder endocarp) ist in der Magenwand, als dem phylogenetisch ältesten Theil des Cnidarien-Körpers. So bleibt sie erhalten bei den Hydropolyphen, den Anthomedusen und Narcomedusen, und den Siphonophoren. Wenn sich aber am Körper später peripherische Theile entwickeln (die Umbrella der Medusen, die Gastral-Taschen der Anthozoen u. s. w.), so verlassen die Gonaden häufig jene centrale Ursprungsstätte und wandern auf periphere Theile hinüber; so liegen sie bei den Leptomedusen und Trachomedusen, ebenso bei den Ctenophoren, im Verlaufe der Radial-Canäle, bei den Cubomedusen in den Radial-Taschen, bei den Anthozoen in den Septen zwischen den Radial-Kammern. Durch Faltenbildung und Verästelung geht die einfache Form der Gonaden oft in sehr verwinkelte Bildungen über.

**Hermaphroditismus und Gonochorismus.** Die Vertheilung der Geschlechtsdrüsen bei den Cnidarien zeigt trotz der Einfachheit ihrer Bildung ziemlich mannichfaltige Verhältnisse. Da der eine Theil der Nesselthiere immer auf der Stufe einer solitären Person stehen bleibt, der andere Theil hingegen sociale Stöcke bildet, so sind folgende vier Hauptformen der Geschlechts-Vertheilung zu unterscheiden: 1) Monoclinie, *Hermaphroditismus der monozoen Personen* (Ovarien und Spermarien in einer Person vereinigt): *Hydra*, *Cereanthus*, *Chrysaora*, sämmtliche Ctenophoren. 2) Diclinie, *Gonochorismus der monozoen Personen*; einzelne monozoe Hydroiden, die meisten monozoen Corallen (Actinien, Fungien etc.), fast alle Medusen (mit sehr wenigen Ausnahmen). 3) Monoecie, *Hermaphroditismus der polyzoen Cormen*; auf einem und demselben Stocke finden sich beiderlei Geschlechts-Personen (einzelne Polypen-Stöcke, die meisten Siphonophoren).

4) Dioecie, *Gonochorismus der polyzoen Cormen*; die einen Stöcke tragen nur männliche, die anderen nur weibliche Personen; so die meisten Stöcke von Hydropolyphen und Corallen; einzelne Arten von Siphonophoren (*Mitrophyes* und *Galeolaria* unter den Calyconecten, *Apolemia* und *Athoralia* unter den Physonecten).

### § 66. Ontogenie der Cnidarien.

Die individuelle Entwicklungsgeschichte der Nesselthiere bietet uns eine ausserordentliche Fülle von mannichfältigen und interessanten Erscheinungen, die zum Theil auch von höchster Bedeutung für ihre Phylogenie sind. Indessen ist die Deutung dieser ontogenetischen Urkunden der Stammesgeschichte zum Theil auch sehr schwierig und bedarf einer besonders vorsichtigen Kritik. Die *palingenetische* Erklärung dieser wichtigen Verhältnisse wird oft durch *cenogenetische* Complicationen sehr erschwert, besonders dadurch, dass in einer und derselben Gruppe nahe verwandte Formen bald mit, bald ohne Generationswechsel, zugleich mit oder ohne Metamorphose, sich entwickeln können. Ganz abgesehen von der Metamorphose, dürften als Hauptformen der individuellen Entwicklung in diesem Stamm folgende drei zu betrachten sein: A. Primäre Hypogenese, ursprüngliche directe Entwicklung, bei der grossen Mehrzahl der festsitzenden Cnidarien, der Hydropolyphen, Scyphopolyphen und Corallen. B. Typische Metagenese, der gewöhnliche Generationswechsel zwischen *Polyphen* und *Medusen* (und zwar in beiden Cladomen, sowohl bei *Hydrozoen* als *Scyphozoen*); der benthonische Polyp entsteht aus dem befruchteten Ei der planktonischen Meduse und erzeugt selbst wieder durch Knospung Medusen (so bei den *Leptolinien* und den meisten *Scyphomedusen*). C. Secundäre Hypogenese, entstanden aus der Metagenese (B.) durch abgekürzte Vererbung, durch Ausfall der ammenden Polypen-Form. Aus den Eiern der oceanischen Meduse entwickelt sich direct wieder dieselbe Medusen-Form, so bei den *trachylinen Craspedoten* (Trachymedusen und Narcomedusen), bei einzelnen oceanischen Acarapiden (*Pelagia* u. A.). Auch die Hypogenese der *Siphonophoren* (welche von metagenetischen *Anthomedusen* abstammen) ist sicher so aufzufassen; und wahrscheinlich gilt dasselbe von den *Ctenophoren*.

**A. Primäre Hypogenese der Cnidarien.** Als die ursprüngliche, directe Form der Entwicklung, ohne Generationswechsel, betrachten wir die Ontogenese bei folgenden Nesselthieren: 1) Archhydrarien (*Hydra*, *Protohydra* [?], *Haleremita* und die hypothetische Urform des ganzen Stammes, die tetrane male *Archydra*). 2) Hydrocorallen: weder bei *Milleporiden* noch bei *Stylasteriden* findet sich eine An-

deutung, dass ihre Vorfahren jemals freie Medusen gebildet haben; vielmehr haben sich dieselben (ebenso wie ihre heutigen Epigonen) wahrscheinlich stets direct entwickelt. 3) Die Sertularien und 4) die nahe verwandten Graptolarien; zwar werden gewöhnlich die *Sertularien* (wegen der Hydrotheken-Bildung) mit den *Campanarien* vereinigt; allein die Medusation der letzteren findet sich bei den ersteren nicht; ob sie bei ihren Ahnen einst bestand, ist zweifelhaft. 5) Die meisten Scyphopolypen (?), wenigstens die Stammformen der Scyphozoen und wahrscheinlich auch die Tabulaten. 6) Die grosse Mehrzahl der Corallen (nur die wenigen Formen ausgenommen, bei denen in Folge besonderer Anpassung eine Metagenese eigenthümlicher Art sich entwickelt hat; § 125). Bei allen diesen festsitzenden Polypen — aus beiden Hauptsämmen der Cnidarien — ist die *Hypogenese* als der ursprüngliche directe Entwickelungs-Modus anzusehen. Keine einzige bekannte Thatsache spricht für die entgegengesetzte Annahme, dass dieselben ursprünglich *Metagenese* besessen und mit Medusen zusammenhingen. Wir halten die Hypothese, dass die planktonischen, hoch differenzirten *Medusen* die ursprünglichen Stammformen der Cnidarien seien, und dass aus diesen die benthonischeu, viel einfacher gebauten *Polypen* durch Rückbildung entstanden seien, für ganz irrtümlich; sie ist nicht empirisch begründet.

**B, Metagenese der Cnidarien.** Echter Generationswechsel ist bei den Nesselthieren sehr verbreitet, und zwar in zwei verschiedenen Hauptformen, welche in den beiden Stämmen der *Hydrozoen* und *Scyphozoen* unabhängig von einander entstanden sind. Unter den ersteren finden wir zwei Ordnungen von Hydriopologen, welche als Ammen von zwei Ordnungen sexueller Hydromedusen (— und zwar nur *Leptolinen!* —) fungiren: die *Tubularien* als Ammen der *Anthomedusen*, und die *Campanarien* als Ammen der *Leptomedusen*; in beiden Ordnungen entstehen die frei schwimmenden Medusen durch laterale Gemmation aus den festsitzenden Polypen. Ganz anders im Stamme der Scyphozoen; hier existirt für sämmtliche Scyphomedusen (— soweit bis jetzt bekannt! —) nur eine einzige gemeinsame Ammenform, das *Scyphostoma*, und die acraspede Meduse entsteht aus dieser typischen Scyphopolypen-Form auf dem characteristicen Wege der Strobilation; gewöhnlich wird diese als „Quertheilung“ bezeichnet; bei genauerer Betrachtung ergiebt sie sich als „terminale Gemmation“. Sowohl die Metagenese der *Hydrozoen*, als diejenige der *Scyphozoen* (— beide unabhängig von einander aus ähnlichen Ursachen entstanden —) besitzen palingenetische Bedeutung und zeigen uns die Wege, auf welchen ursprünglich die höhere planktonische Medusen-Form aus der niederen benthonischen Polypen-Form hervor-

gegangen ist. Die speciellen Verhältnisse der Medusation (oder Medusenbildung) sind aber in beiden Fällen so verschieden, dass nicht die eine aus der anderen abgeleitet werden kann.

Ausser diesem typischen Generationswechsel zwischen festsitzenden Polypen und freischwimmenden Medusen finden sich auch bei einigen anderen Cnidarien Fälle eigenthümlicher Fortpflanzung, welche als *Metagenese* betrachtet werden können. Bei manchen *Hydromedusen* (— *Codonium* und *Sarsia* unter den Anthomedusen, *Gastroblasta* und einige *Aequoriden* unter den Leptomedusen, ferner bei mehreren Narcomedusen —) vermehren sich die Medusen direct durch Knospung; erst später werden die abgelösten Knospen geschlechtsreif. Dasselbe findet bei einigen *Anthozoen* statt (*Gonactinia*, *Fungia* u. A.). Auch die eigenthümliche Fortpflanzung einiger *Siphonophoren* (z. B. die *Eudoxien*-Bildung bei den Calyconecten, die *Chrysomitra*-Bildung bei den Discnecten) sind Formen der Metagenese.

**C. Secundäre Hypogenese der Cnidarien.** Wesentlich verschieden von der primären „directen Entwicklung“ der *Polypen* (A.) ist diejenige Form derselben, die wir bei vielen *Medusen* antreffen. Unter den *Scyphomedusen* entwickelt sich die oceanische *Pelagia* direct aus dem Ei ihrer Medusen-Mutter, ohne Dazwischenreten einer fossilen Polypen-Amme. Offenbar liegt hier abgekürzte Entwicklung und Ausfall der ammenden Scyphopolypen-Generation vor, bedingt durch Anpassung an die oceanische Lebensweise der *Pelagia*. Denn die nächste Verwandte derselben (*Chrysaora*), welche neritisch an der Küste lebt, hat die ursprüngliche Metagenese noch beibehalten. Auch bei anderen Discomedusen (*Aurelia*) haben wir beobachtet, dass unter gewissen Umständen die ursprüngliche palingenetische Metagenese ausfallen und durch „abgekürzte Vererbung“ in die secundäre cogenetische Hypogenese übergehen kann. Wahrscheinlich ist das auch noch bei vielen anderen Medusen der Fall, welche im offenen Meere leben und deren schwärmenden Gastrula- (oder Planula-)Larven die Gelegenheit zur Anheftung an den Boden abgeht. Bei sämtlichen *Trachylinen* (den beiden Ordnungen der *Trachomedusen* und *Narcomedusen*) fehlt der typische Generationswechsel, welcher die *Leptolinien* (*Anthomedusen* und *Leptomedusen*) auszeichnet; der enge Zusammenhang mit Hydropolypen-Ammen, der bei den letzteren besteht, ist bei den ersten aufgehoben. Dasselbe gilt auch für alle *Siphonophoren* und *Ctenophoren*. Diese Thatsache ist wahrscheinlich ebenso wie der analoge Fall von *Pelagia* zu erklären; die ammende Polypen-Generation ist im Laufe der Zeit ausgefallen; die ursprüngliche *Metagenese* ist durch abgekürzte Vererbung in *Hypogenese* übergegangen. Will man diese Hypothese nicht annehmen und

die Hypogenese der Trachylinen und Ctenophoren für primär halten, so muss man beide Gruppen direct von *Gastraeaden* ableiten, durch eine lange Reihe von unbekannten pelagischen Zwischenformen. Die Hypogenese der Siphonophoren ist sicher secundärer Natur; denn ihre Abstammung von *Anthomedusen* ist unzweifelhaft, und da die Letzteren wieder von *Tubularien* abstammen, müssen auch Polypen-Ahnen aus dieser Gruppe für die Ersteren angenommen werden.

### § 67. Gastrulation der Cnidarien.

(*Blastula, Gastrula, Planula, Saccula, Staurula.*)

Die Furchung des befruchteten Eies ist bei allen Nesseltieren total, bald äqual, bald inäqual. Demnach ist die *Blastula*, welche aus dem Zellenhaufen der *Morula* sich entwickelt, bald eine rein palingenetische *Archiblastula*, eine reguläre Hohlkugel, deren Wand aus einem einfachen primären Blastoderm gebildet wird (einer einzigen Schicht gleichartiger Geisselzellen); bald erscheint sie als eine cenogenetische *Amphiblastula*, in mehr oder weniger modifizirter Form. In manchen Fällen (namentlich bei acraspeden Medusen) entsteht durch Invagination der *Blastula* eine typische *Gastrula* von ganz ursprünglicher Form. Bei der grossen Mehrzahl der Cnidarien jedoch schliesst sich der Mund der *Gastrula* wieder, oder die Invagination der *Blastula* vollzieht sich unter dem Bilde der *Ingression*, indem vom Prostoma-Pole Zellen in das *Blastocoel* einwandern und so das Entoderm bilden, ohne dass es zu einer Mundöffnung kommt. Die characteristische *Planula*, welche so entsteht, wächst meistens durch Streckung zu einer einfachen, keulenförmigen oder selbst cylindrischen Flimmerlarve aus, deren Exoderm eine einzige Schicht von Geisselzellen bildet, während die Entoderm-Zellen bald in einfacher Schicht die geschlossene Urdarmhöhle auskleiden, bald als nutritive „Dotterzellen“ dieselbe theilweise oder ganz ausfüllen. In dieser Form schwimmen die *Planula*-Larven bei der grossen Mehrzahl der Nesseltiere frei im Meere umher und setzen sich nach einiger Zeit mit dem animalen Pole der Axe fest; am entgegengesetzten vegetalen Pole bricht die Urmund-Oeffnung durch. Die vergleichende kritische Betrachtung der *Gastrulation* lehrt, dass diese „typische *Planula*-Larve der Cnidarien“ eine secundäre (*cenogenetische*) Keimform darstellt, und dass sie durch phylogenetischen Verschluss des Urmundes aus der primären (*palingenetischen*) *Archigastrula* entstanden ist. Dasselbe nehmen wir an für die eigenthümliche epibolische *Amphigastrula* der Ctenophoren, sowie für die *Coeloplanula* einiger, mit centrolecithalen Eiern ausgestatteten Medusen (*Geryoniden*). Die eigenthümliche

„Delamination der *Blastula*“ bei diesen letzteren besitzt sicher keine palingenetische Bedeutung, sondern ist eine spät entstandene Modification der ursprünglichen Invagination; die Sonderung der Blastomeren in äussere (animale) Micromeren und innere (vegetale) Macromeren ist hier durch *Heterochronie* in das Stadium der Blastula zurückverlegt. Der einfach schlauchförmige Keim der Nesselthiere, welcher aus der Gastrula (oder Planula) nach ihrer Anheftung entstanden ist, und welchen wir *Ascula* oder *Saccula* nennen, zeigt die typische Bildung einer einfachen *Gastraeade*, sehr ähnlich den *Physemarien* (§ 30). Die dünne Wand des eiförmigen oder birnförmigen Schlauches besteht aus den beiden primären Keimblättern, Exoderm und Entoderm; die einfache Höhle ist der Urdarm (*Progaster*), seine Oeffnung der Urmund (*Prostoma*); die Grundform ist monaxon, mit kreisrundem Querschnitt. Aus dieser einaxigen *Ascula* oder *Saccula* entwickelt sich nun bei sehr zahlreichen Cnidarien unmittelbar eine andere bedeutungsvolle Keimform, indem um den Urmund herum vier kreuzständige Tentakeln hervorknospen: der Kreuzpolyp, die „tetranemale Actinula“. Dadurch ist die *monaxone* Grundform in die *stauraxone* oder *radiale* verwandelt, und zwar in die regulär vierstrahlige Promorphe. Die beiden auf einander senkrechten Querdurchmesser, in denen die vier Tentakeln liegen, sind die primären Kreuzachsen; sie bestimmen die geometrische Grundform der Quadrat-Pyramide oder der „vierseitigen regulären Pyramide“, die ursprüngliche Promorphe des Cnidarien-Stammes. Nach unserer Ansicht besitzt dieser typische vierstrahlige „Kreuzpolyp“, die tetranemale *Staurula*, die höchste palingenetische Bedeutung und ist als ein erbliches Schattenbild der uralten laurentischen Stammform des ganzen Phylon zu betrachten. Dies geht daraus hervor, dass die *Staurula* sich bei Repräsentanten (und zwar bei besonders alten!) von sehr verschiedenen Hauptgruppen in gleicher Form wiederfindet, und dass nur aus dieser primären Stammform sich alle übrigen als secundäre ableiten lassen. Die *Staurula* tritt als palingenetische Jugendform auf bei *Hydra* (— trotzdem diese nicht mehr die freischwimmende Gastrula besitzt! —), bei vielen *Hydropolyphen* (*Tubularien*, *Sertularien*, *Hydrocorallen*), bei zahlreichen metagenetischen *Hydromedusen*, bei einzelnen Corallen (*Cereanthus*) und bei vielen *Scyphomedusen* (*Aurelia* u. A.). Wenn bei diesen Scyphozoen bisweilen eine pharyngale Schlund-Einstülpung der Ascula vor der Bildung der 4 Kreuztentakeln auftritt, so ist dies als Heterochronie zu deuten. Als permanente *Staurula* darf vielleicht die merkwürdige *Haleremita cumulans* betrachtet werden, wohl die älteste von allen gegenwärtig noch lebenden Formen der Cnidarien.

### § 68. Palaeontologie der Cnidarien

Die palaeontologischen Urkunden sind für die Stammesgeschichte der Cnidarien im Ganzen nur von untergeordnetem Werthe und sagen darüber weit weniger aus, als die ontogenetischen und morphologischen Urkunden. Von den sieben Classen dieses Stammes (§ 55) haben nur die drei benthonischen (meistens auf dem Meeresboden festgewachsenen) Classen zum Theil feste Skelet-Gebilde erzeugt, welche sich zur Erhaltung in fossilem Zustande eignen: unter den Hydro polypen nur zwei von den acht Ordnungen, die *Graptolarien* und *Hydrocorallien*, unter den Scyphopolypen die *Tabulaten*, unter den Anthozoen die kalkabscheidenden „Steincorallen“ (*Lithocorallia*); indessen sind nur diese letzteren in grösserer Menge versteinert und sowohl für die Geologie, als auch für die Phylogenie von Bedeutung.

Die vier planktonischen Classen der Cnidarien hingegen entbehren aller festen Skelet-Gebilde und namentlich aller Kalk-Theile. Ihr schwimmender Körper ist äusserst weich und wasserreich; und nur ganz ausnahmsweise erreicht der Gallertkörper bei einzelnen grösseren Medusen eine knorpelartige Festigkeit, so dass unter besonders günstigen Umständen deutliche Abdrücke desselben in sehr feinkörnigem Schlamme erhalten bleiben und versteinern konnten. Bisweilen sind an grösseren solchen fossilen Medusen selbst feinere und characteristische Form-Verhältnisse gut conservirt, so dass wir wenigstens die Ordnung (oder selbst die Familie), zu der sie gehörten, bestimmen konnten, so bei dem grossen *Rhizostomites admirandus*, den wir aus dem lithographischen Schiefer von Eichstädt (Ober-Jura) beschrieben haben. Von diesen seltenen Ausnahmen abgesehen, ist uns aber von den zahlreichen ausgestorbenen Medusen (— *Craspedoten* und *Acraspeden* —), welche sicher schon die palaeozoischen und mesozoischen Meere seit Millionen von Jahren bevölkerten, keine Spur erhalten geblieben, und dasselbe gilt von sämtlichen *Siphonophoren* und *Ctenophoren*.

Aber auch über die Phylogenie der Corallen giebt uns deren Palaeontologie nur sehr unvollständige Kunde. Die ausserordentliche Reichhaltigkeit des fossilen Anthozoen-Materials — sowohl was die Zahl der Gattungen und Arten, als die Masse der Individuen betrifft — ferner die gewaltige Anhäufung der fossilen Corallen zur Bildung von grossen Bänken und Felsmassen hat dazu verleitet, der palaeontologischen Urkunde eine entsprechende ausserordentliche Bedeutung für die Stammesgeschichte dieser Classe zuzuschreiben. Indessen ist

zu bedenken, dass die skeletbildenden Lithocorallen, die allein versteinerungsfähig sind, nur einen Theil der Classe bilden, und dass neben diesen stets eine grosse Zahl von skeletlosen Sarcocorallen lebten, die keine fossilen Reste hinterlassen konnten. Zu diesen letzteren mussten aber die Stammformen der ganzen Classe gehören. Auch unter den Lithocorallen eignet sich nur theilweise das Skelet zur Versteinerung, nur dann, wenn dasselbe feste, zusammenhängende Kalkmassen bildet. So erklärt es sich, dass von den sechs Ordnungen der Classe nur zwei zahlreiche und phylogenetisch verwerthbare fossile Reste hinterlassen haben, die palaeozoischen *Tetracorallen* und die mesozoischen (bis zur Gegenwart herrschenden) *Hexacorallen*. Von den zahlreichen Formen der vier übrigen Ordnungen kennen wir fast nur lebende, sehr wenige fossile Vertreter. Wir sind daher bei der Phylogenie der Corallen stets darauf angewiesen, die palaeontologische Urkunde durch die morphologische und ontogenetische Forschung zu ergänzen und zu berichtigen.

### § 69. Erstes Cladom der Cnidarien:

#### **Hydrozoa = Ectocarpa.**

##### INTAENIOLA: NESELTHIERE OHNE MAGENLEISTEN.

Cnidarien ohne Taeniolen oder gastrale muskulöse Entoderm-Leisten. Magen-Querschnitt kreisrund. Gonaden ursprünglich im Exoderm entstanden.

Das Cladom der Hydrozoen oder *Intaeniolen* umfasst die niederen und einfacher gebauten Nesseltiere, deren Gastralraum nicht die characteristischen Magenleisten oder *Taeniolen* der Scyphozoen besitzt. Mithin fehlen auch die perradialen *Gastroglyphen* der letzteren, die longitudinalen „Magenrinnen“, welche durch die interradialen *Taeniolen* geschieden werden. Allerdings kommen bei einigen der grösseren Hydropolyphen an der Innenwand der Gastralhöhle Falten und Wülste vor, welche den echten Taeniolen der Scyphozoen sehr ähnlich sind; sie entbehren aber der characteristischen Structur der letzteren, insbesondere der eingeschlossenen Musculatur; auch üben sie weiterhin keinen Einfluss auf die Ausbildung des Gastrocanal-Systems, während dies bei den Scyphozoen stets der Fall ist. Freie Gastral-Filamente kommen nicht vor. Der Querschnitt des einfachen Centralmagens ist bei den Hydrozoen ursprünglich kreisrund. Die Progonidien, oder die „Urkeimzellen“ der Geschlechtsorgane, entstehen bei den Hydrozoen ursprünglich im Exoderm (daher *Ecto-*

*carpa*); indessen können dieselben von hier auswandern, so dass die Keimstätte verschoben wird und sich die Gonaden später im Entoderm finden. Nur bei den ältesten Formen der Hydrozoen (Archhydrarrien) wurden vielleicht Sexualzellen ursprünglich in beiden Keimblättern erzeugt. Als Stammgruppe der Hydrozoen betrachten wir die Classe der *Hydropolypen*. Aus dieser haben sich zunächst zwei divergirende Zweige entwickelt, die *Scyphopolypen* durch Erwerbung von Taeniolen, die *Hydromedusen* durch Ausbildung der Umbrella. Aus den letzteren sind die polymorphen Cormen der *Siphonophoren* hervorgegangen. Wahrscheinlich sind auch die *Ctenophoren* aus einer alten Hydrozoen-Gruppe entstanden.

### § 70. Erste Classe der Cnidarien:

#### **Hydropolypi = Hydroidea.**

STAMMGRUPPE ALLER NESSELTHIERE UND ZUGLEICH BENTHONISCHE  
HAUPTGRUPPE DER SESSILEN HYDROZOEN.

Festsitzende Cnidarien von Polypen-Form, mit einfacher Gastralhöhle, ohne Gastral-Taeniolen und ohne exodermales Schlundrohr.

Die Classe der *Hydropolypen* oder *Hydroideen*, in dem hier festgehaltenen Umfang des Begriffes, umfasst diejenigen Hydrozoen, welche entweder gar keine Beziehung zu Medusen haben (*Hydromenae*), oder doch keine vollkommen entwickelten und frei schwimmenden Medusen bilden (*Hydrophaenae*). Als Hauptgruppen dieser Classe werden gewöhnlich die *Tubularien* und *Campanarien* betrachtet. Von diesen beiden wichtigen Ordnungen nehmen wir nur diejenigen Formen in unsere Classe auf, welche als sessile Polypen sich fortpflanzen, deren Geschlechtspersonen also entweder einfache *Ascophoren* (ohne Andeutung medusoiden Baues) oder medusoide *Medophoren* sind. Dagegen schliessen wir diejenigen *Tubularien* und *Campanarien* aus, welche frei schwimmende und völlig entwickelte Medusen (*Leptolinien*) bilden, und welche also bloss als Ammen dieser geschlechtsreifen *Craspedoten* eine vorübergehende ontogenetische Bedeutung haben. Indem wir im System diese künstliche (und logisch unentbehrliche) Trennung durchführen, wollen wir selbstverständlich den natürlichen phylogenetischen Zusammenhang der beiden Gruppen nicht aufheben (vergl. § 53).

Indem wir in dieser Weise den Umfang der *Hydropolypen*-Classe scharf begrenzen, ergiebt sich für ihren Inhalt als wesentlicher

Character die einfache Organisation des permanenten intaeniolen Polypen. Der einfachste gegenwärtig existirende Typus desselben, und zugleich der einfachste Prototypus des ganzen Cnidarien-Stammes, wird durch zwei kleine Archhydrarien repräsentirt, durch die kosmopolitische *Hydra* des süßen Wassers und durch die marine *Haleremita*. (Vielleicht steht den Gastraea-Ahnen noch näher die marine tentakellose *Protohydra*?)

Bei diesen ältesten und primitivsten Cnidarien-Formen wird der ganze einaxige, eiförmige oder cylindrische Körper der Person permanent nur durch die beiden primären Keimblätter gebildet; diese sind getrennt durch eine structurlose Stützplatte (Fulerum). Das Entoderm bleibt, wie bei *Gastraea*, eine einfache Schicht von Geisselzellen; das Exoderm ist etwas histologisch differenzirt und liefert Nesselzellen und Gonidien. Der radiäre (ursprünglich vierstrahlige) Bau wird nur durch die Tentakeln angedeutet, welche den Mund umgeben. Die marine *Haleremita* besitzt permanent nur vier kreuzständige und solide Tentakeln, während diese bei der limnetischen *Hydra* hohl geworden sind und die ursprüngliche Vierzahl nachträglich vermehrt wird. Dieser Tentakel-Kranz bildet zugleich die Grenze zwischen den beiden topographisch wichtigen Hauptabschnitten des becherförmigen Körpers, der oralen Mundscheibe (*Peristoma*) und dem aboralen Kelch (*Calyx*) oder der Glocke (*Codon* oder „Mauerplatte“); letztere ist mittelst der Fußscheibe (*Podium*) angeheftet. Die Gonaden entstehen als einfache warzenförmige Zellwucherungen im Exoderm der Kelchwand; die Spermarien näher dem Tentakel-Kranze, die Ovarien näher der Fußscheibe.

Von diesen einfachen Typen der Cnidarien, *Haleremita* und *Hydra*, weichen die Personen der übrigen Hydropolypen nur in unwesentlichen Verhältnissen ab. Selten bleiben die Personen einfach und isolirt (*Monocaulus*, *Corymorpha*, *Eutubularia*); meistens bilden sie durch Knospung vielverzweigte Stöcke. In diesen Cormen tritt gewöhnlich Arbeitstheilung ein (§ 54). Hiervon abgesehen behält die einfache Polypen-Person ihren typischen Bau; doch gliedert sich ihr Körper meistens in zwei oder drei Abschnitte. Der erweiterte Mitteltheil (Köpfchen, *Cephalis*, oder Glocke, *Codon*) setzt sich am Basalende von einem schlanken cylindrischen Stiel ab (*Hydrocope*); am Oral-Ende wird er durch den Tentakel-Kranz von der Mundscheibe getrennt, aus der sich meistens ein Mundrohr (Rüssel, *Proboscis*) erhebt. Ausserdem scheidet bei den meisten Hydropolypen der Stiel ein röhrenförmiges Cuticular-Skelet ab (*Periderma*); bei den Sertularien und Campanarien umschliesst dasselbe auch als *Theca* den Kelch.

### § 71. Ergonomie und Polymorphismus.

Die Hydropolypen sind die erste und älteste Classe der Metazoen, in welcher die physiologische Arbeitsteilung (*Ergonomie*) der Personen und die dadurch hervorgerufene Formspaltung (*Polymorphismus*) eine bedeutende Rolle spielt. Dieselbe fehlt nur der ersten und ältesten Ordnung der Classe, den Archhydrarien (*Hydra*, *Haleremita*, *Protohydra*). Hier sind alle Personen von gleichem Körperbau (gleichviel ob sie isolirt leben, oder kleine Stöckchen bilden); jedes Individuum ist ein complete Hydraperson mit Magenhöhle und Mund, Tentakel-Kranz und Gonaden. Bei allen übrigen Hydropolypen tritt Arbeitsteilung ein, und zwar meistens in der Weise, dass die Functionen der Ernährung und Fortpflanzung auf verschiedene Personen vertheilt werden. Die Nahrungs-Aufnahme und Verdauung geschieht durch die *Hydranthen*, sterile Personen mit Mundöffnung und Tentakeln; die Fortpflanzung hingegen wird durch *Gonophoren* besorgt, meistens Geschlechts-Personen ohne Mundöffnung und Tentakel. Diese können wieder in zwei Formen differenzirt sein: weibliche (*Gynophoren*) und männliche (*Androphoren*). Zu diesen wichtigsten Producten der Ergonomie gesellen sich bei vielen Hydropolypen (namentlich Sertularien und Hydrocorallien) noch andere Formen von mundlosen sterilen Personen: *Dactylanthen* (oder *Dactylozoide*), Tast-Personen von Tentakel-Form, mit Sensillen-Function; ferner *Nematophoren* oder Wehr-Personen, mit Nessel-Function; *Skeletanthen* oder Skelet-Polypen, welche zum Schutze der Cormen besondere Chitin- oder Kalk-Stacheln ausscheiden (*Hydractinia*, *Hydrocorallen*).

Die Ergonomie zwischen nutritiven *Hydranthen* und generativen *Gonophoren* ist desshalb von ganz besonderer Bedeutung, weil sie mit der Entstehung der *Hydromedusen* eng zusammenhängt. Diese letzteren sind ursprünglich weiter Nichts, als zufällig abgelöste *Hydropolypen*, welche durch Anpassung an schwimmende Lebensweise den Medusen-Character erworben haben und in diesem Zustande geschlechtsreif werden. Die *Hydranthen* erscheinen dann bei den Formen mit vollkommenem Generationswechsel nur als die *Ammen* der *Hydromedusen*. Häufig wird aber diese Metagenesis wieder rückgebildet oder maskirt, indem die Medusen nicht mehr zur vollen Ausbildung und Ablösung gelangen; sie bleiben dann am Stocke sitzen als *Medophoren*, medusoide Geschlechts-Gemmen oder Sporosäcke.

### § 72. Hydromenen und Hydrophaenen.

Die formenreiche Classe der *Hydropolypen* bietet der natürlichen Classification ungewöhnliche Schwierigkeiten. Diese sind theils in ihrer

Natur als Stammgruppe aller Cnidarien begründet, theils und besonders aber in ihren verwickelten Verwandtschafts-Beziehungen zu den *Hydromedusen*. Wir glauben diese Schwierigkeiten am leichtesten dadurch zu überwinden, dass wir zunächst als zwei Subklassen oder Legionen die *Hydromenen* und *Hydrophaenen* unterscheiden. Unter Hydromenen (oder „Dauer-Hydroiden“) verstehen wir jene Hydropolyphen, welche keinerlei directe Beziehung zu *Hydromedusen* besitzen, noch jemals solche besessen haben; sie bleiben dauernd auf der Stufe der fest-sitzenden Polypen-Form stehen, sind niemals zur Medusenbildung oder Medusation gelangt und besitzen daher auch keine Medophoren oder Sporosäcke. Zu diesen Hydromenen rechnen wir 1) die Stamm-Ordnung der *Archhydrarrien*, und 2) die Ordnung der *Hydrocorallien*. Ausserdem gehören hierher wahrscheinlich auch die beiden Ordnungen der echten, lebenden *Sertularien* und der nahverwandten, palaeozoischen *Graptolarien*. Dieselben bilden gegenwärtig niemals mehr frei schwimmende und völlig entwickelte Medusen; der Bau ihrer Gonophoren lässt sich nicht mit Sicherheit auf rückgebildete Medusen zurückführen; wir bezeichnen ihre Geschlechts-Personen daher als *Ascophoren*, nicht als *Medophoren*.

Die zweite Legion oder Subklasse bilden die Hydrophaenen oder „Schein-Hydroiden“, die beiden Ordnungen der *Tubularien* und *Campanarien*; ihre Gonophoren lassen sich zum grössten Theil mit Sicherheit, zum anderen Theil mit grosser Wahrscheinlichkeit als sessile und rückgebildete *Hydromedusen* ansehen. Die characteristische Umbrella der Letzteren, der Schirm mit seinen vier Radial-Canälen und seinem Velum, oft selbst Spuren der Tentakeln, ferner der typische Glockenkern (*Entocodon*), der bei der Entwicklung der Meduse aus einer einfachen Polypen-Knospe vorübergehend auftritt, sind bei den meisten echten *Tubularien* (*Athecata*) und *Campanarien* (*Thecophora*) mehr oder weniger sicher nachzuweisen; das Umbrella-Rudiment bildet gewöhnlich eine Hülle um die kolbenförmige Gonade, welche als das umgebildete, der Mundöffnung verlustige Mundrohr (*Manubrium*) der Meduse zu deuten ist. Da nun die schwimmende Medusenform immer ursprünglich auf eine phylogenetisch ältere, fest-sitzende Polypen-Stammform zurückzuführen ist, so sind diejenigen Hydrophaenen, welche deutliche Spuren medusoiden Baues in ihren Gonophoren zeigen, phyletisch unzweifelhaft von Medusen abzuleiten. Die meisten *Tubularien* der Gegenwart stammen sicher von *Anthomedusen* ab, die meisten *Campanarien* der Gegenwart von *Leptomedusen*. Wir können alle diese Formen unter dem Begriffe der *Hydrophaenae* *Medusanthae* vereinigen.

Wir halten es jedoch nicht für richtig, diese Auffassung zu generalisiren und alle *Hydrophaenen* in dieser Weise als *Medusanthen* aufzufassen. Vielmehr stellen wir den Letzteren als eine zweite Gruppe die *Hydrophaenae Polypantha*e gegenüber, d. h. solche Hydropolypen, welche zwar jenen sonst sehr nahe verwandt erscheinen, aber an ihren Gonophoren keine Spur medusoiden Baues erkennen lassen. Solche sind *Cordylophora*, *Corydendrium*, *Eudendrium* und *Stylactis* unter den *Tubularien*, *Opercularella* und einige *Campanularia*-Arten unter den *Campanarien*. Ihre Gonophoren verrathen in keiner Beziehung die Abkunft von rückgebildeten Medusen; es ist zwar möglich, dass sie die Spuren derselben (durch abgekürzte Vererbung) verloren haben; es ist aber ebenso möglich, dass sie niemals mit Medusen-Alnen Zusammenhang hatten, vielmehr Ueberreste einer alten Stammgruppe sind, die noch nicht zur Medusation gelangt war. Vielleicht gilt das auch von allen *Sertularien*, ebenso wie von den nahe verwandten *Graptolarien*.

Die *Ascophoren* (oder „*Sporophoren*“), die Gonophoren dieser *Polypanthen*, sind demnach theoretisch sehr verschieden von den ähnlichen *Medophoren* (oder „*Sporosäcken*“), den Gonophoren der *Medusanthen*; die ersteren sind umgebildete Polypen, die letzteren rückgebildete Medusen. Freilich erscheint es zur Zeit nicht möglich, diesen wichtigen Unterschied systematisch durchzuführen, um so weniger als auch die *Hydrophaenen*-Ammen der *Leptolinen* (die *Tubularien*-Ammen der *Anthomedusen* und die *Campanarien*-Ammen der *Leptomedusen*) jenen ersten oft zum Verwechseln ähnlich sind. Aber für die schwierige Phylogenie dieser Hydrozoen ist jene principielle Unterscheidung festzuhalten. Da sich in den *Archydrarien* (*Hydra*) und den *Hydrocorallen* uralte Hydromenae bis heute erhalten haben, ist nicht einzusehen, warum solche nicht auch aus den Stammgruppen der *Tubularien* und *Campanarien* sollten übrig geblieben sein.

(§ 73 auf S. 127.)

## § 74. Erste Ordnung der Hydropolypen: *Archydrariae. Urpolypen.*

GEMEINSAME STAMMGRUPPE ALLER CNIDARIEN.

Hydropolypen von einfachster Organisation, ohne Medusation, ohne Polymorphismus, mit Hypogenese, mit einfachen Gonaden, welche Organe des Polypen selbst bilden. Skelet fehlt oder beschränkt sich auf eine basale Periderm-Röhre (keine *Hydrotheca*).

### § 73. System der Hydropolypen.

Legionen	Sublegionen	Ordnungen	Familien
I. Erste Legion: <b>Hydromenae</b>  Hydropolypen ohne Medusation Stammgruppe sämtlicher Cnidarien.  Hydropolypen mit Hypogenese, ohne ontogenetische Beziehung zu Medusen, ohne Medophoren	I A. <b>Hydrariae</b> (monomorphae): Einzelne Personen, oder Polypenstücke ohne Ergonomie. Gonaden sind Organe der Polypen  I B. <b>Hydrusae</b> (polymorphae): Polypenstücke mit Ergonomie der Personen: a) Hydranthen b) Gonophoren (oft ausserdem Dactylanthen). Hydranthen steril, ohne Gonaden	1. <b>Archhydrariae</b> Skelet fehlt (oder besteht bloss aus einer Periderm-Röhre)  2. <b>Hydrocorallia</b> Lamellöses oder massiges Coenosom, aus verkalktem Periderm gebildet  3. <b>Sertulariae</b> Chitin-Hydrotheken in Reihen. Cormus ohne stabförmiges Axenskelet  4. <b>Graptolariae</b> Chitin-Hydrotheken in Reihen. Cormus mit stabförmigem Axenskelet	<i>Archhydrina</i> <i>Halermitta</i> <i>Hydrina</i> ( <i>Protohydra</i> ?)  <i>Stromatoporida</i> <i>Milleporida</i> <i>Hydractinida</i> <i>Stylasterida</i>  <i>Plumularidae</i> <i>Sertularidae</i> <i>Haleciidae</i>  <i>Monopronia</i> <i>Dipronia</i>
II. Zweite Legion: <b>Hydrophaenae</b>  Hydropolypen mit Medusation. Stammgruppe der Hydromedusen.  Hydropolypen mit maskirter Metagenese, mit ontogenetischer Beziehung zu Medusen, meistens mit Medophoren	II A. <b>Tubulariae</b> Röhrenpolypen. <i>Athecata</i> , Stammgruppe der <i>Anthomedusen</i> . Hydrophaenen mit Periderm-Röhren, ohne Hydrotheken  II B. <b>Campanariae</b> Glockenpolypen. <i>Thecaphora</i> , Stammgruppe der <i>Leptomedusen</i> . Hydrophaenen mit Periderm-Röhren und mit Hydrotheken	5. <b>Tubulariae</b> <i>polypanthae</i> mit Ascophoren  6. <b>Tubulariae</b> <i>medusanthaes</i> mit Medophoren  7. <b>Campanariae</b> <i>polypanthae</i> mit Ascophoren  8. <b>Campanariae</b> <i>medusanthaes</i> mit Medophoren	<i>Cordylophora</i> <i>Coryndendrium</i> <i>Eudendrium</i> (?) <i>Styelactis</i> (?)  <i>Clava</i> (?) <i>Coryne</i> <i>Pennaria</i> <i>Eutubularia</i>  <i>Opercularella</i> (und Campanularien ohne medusoide Gonophoren)  <i>Gonothyraea</i> (und Campanularien mit medusoiden Gonophoren)

Die Ordnung der Archhydrarien umfasst diejenigen Cnidarien, welche wir wegen der primitiven Einfachheit ihrer Organisation und Entwickelung als Ueberreste der ursprünglichen gemeinsamen Stammgruppe aller Nesselthiere betrachten dürfen. Die wichtigste und die bekannteste Form dieser ältesten „Urpolyphen“ ist die kosmopolitische *Hydra*, und zwar jene einfachste Art dieser Gattung, welche *Hydra viridis* darstellt. Ihr entwickelter Körper ist in der Hauptsache noch eine einfache Gastraeaede, die sich mit dem Basalpole der Hauptaxe festgesetzt und am Oralpole um den Mund herum einen Kranz von (ursprünglich vier) Tentakeln gebildet hat. Eine ähnliche einfache Polypenform kehrt als palingenetischer Keimzustand in der Ontogenese vieler verschiedener Cnidarien wieder: *Hydrula*-Keim vieler Hydro-medusen etc. Die dünne Wand des becherförmigen Körpers besteht nur aus den beiden primären Keimblättern, welche durch eine dünne structurlose Stützplatte (Fulcrum) getrennt sind. Das Entoderm bildet eine einfache Schicht grosser vacuolisirter Geisselzellen. Das Exoderm ist histologisch differenzirt und lässt 4—6 verschiedene Zellformen unterscheiden: 1) Epitelmuskelzellen, 2) multipolare (einzeln zerstreute) Ganglienzellen, 3) Nesselzellen und 4) kleine interstitielle Zellen; aus letzteren gehen die beiderlei Gonidien hervor, welche am Basaltheile der Kelchwand sich zu einzelnen grossen Eizellen entwickeln, am Oraltheile zu warzenförmigen Spermarien. Die monaxone Grundform der *Gastraea*-Vorfahren ist bei *Hydra* bereits in die stauraxone, kreuzaxige oder „regulär - radiale“ übergegangen: die vier kreuzständigen Mundarme der jugendlichen *Hydra* zeigen die beiden auf einander senkrechten Kreuzachsen an, welche die Grundform der Quadrat-Pyramide bestimmen. Die hohle Beschaffenheit der Tentakeln, deren Zahl secundär vermehrt wird (meist auf 6—8) ist von *Hydra* wohl erst secundär erworben. Ursprünglich sind die Tentakeln der Archhydrarien vermutlich Nichts als „gestielte Nesselknöpfe“ gewesen, solide Fortsätze der Körperwand, mit einer einreihigen Axe von Entodermzellen.

*Haleremita cumulans*, ein solitärer, erst 1894 entdeckter, mariner Hydropolytyp, unterscheidet sich von der nahe verwandten *Hydra* durch die constante Vierzahl und die solide Axe der Tentakeln, sowie den Besitz von nur einer Art Nesselkapseln. Sie steht demnach der hypothetischen *Archydra* noch näher. Aber ihre sexuelle Fortpflanzung ist noch unbekannt; sie vermehrt sich durch laterale Knospung.

Die winzige Hydropolyen-Form, welche als *Protohydra* beschrieben worden ist, steht der ursprünglichen archozoischen Stammform (*Archydra*) vielleicht noch näher, als die primitive *Haleremita* und als *Hydra*; es fehlt ihr der Tentakel-Kranz der letzteren, sie kann als eine schlauchförmige *Gastraeaede* angesehen werden, die sich mit dem Aboralpol

angeheftet und im Exoderm Nesselzellen gebildet hat. Da aber bei *Protohydra* nur Fortpflanzung durch Quertheilung beobachtet wurde und ihre Sexual-Verhältnisse noch ganz unbekannt sind, so ist es zweifelhaft, ob sie eine selbständige Gattung darstellt, oder bloss eine Jugendform anderer Cnidarien, oder eine Kümmerform, welche durch ungünstige Lebensverhältnisse rückgebildet ist.

Die Ontogenese von *Hydra* verläuft in einfachster Form ohne Generationswechsel und ohne Andeutung irgend einer Beziehung zu Medusen. Die willkürliche, noch heute oft vertheidigte Annahme, dass *Hydra* von Medusen abstamme, oder dass in ihrer Ahnen-Reihe sich einmal Medusen befunden haben, entbehrt jeder thatsächlichen Begründung. Die *Blastula*, die aus dem befruchteten Ei durch totale äquale Furchung entsteht, verwandelt sich nicht in eine schwärmende *Planula* (wie bei den übrigen Hydropolypen), sondern bildet durch „Ingression“ von Entoderm-Zellen eine kugelige *Gastrula*, welche von einer Eischale umschlossen wird. Nach dem Verlassen der letzteren setzt sich die Gastrula fest und verwandelt sich direct durch Bildung der vier primären Tentakeln in die junge *Hydra*. Da diese Hypogenese als eine ursprüngliche anzusehen ist, bezeugt sie, im Zusammenhang mit dem Hermaphroditismus der *Hydra*, ihrem Skelet-Mangel, ihrem ausserordentlichen Reproductions-Vermögen und ihrem Süßwasser-Leben, dass diese einfachste Hydropolypen-Form (neben der marinen *Haleremita*) zu den phylogenetisch ältesten Formen der Gegenwart gehört, als ein moderner Ueberrest der *Archydrarien*.

## § 75. Zweite Ordnung der Hydropolypen: **Hydrocorallia. Steinpolypen.**

### POLYMORPHE HYDROMENEN MIT KALKSKELET.

Hydropolypen ohne Medusation, mit starkem, cuticularem Kalk-Skelet (verkalktem Periderm des massigen Coenosoms), mit Polymorphismus der Personen.

Die Ordnung der Hydrocorallen, Steinpolypen oder *Lithydrarien*, zeichnet sich vor allen anderen Hydropolypen zunächst durch die Verkalkung des mächtig entwickelten, cuticularen Periderms aus. Dadurch entstehen grosse, einem porösen Kalkstein ähnliche Stöcke, welche den echten Korallenstöcken mancher Anthozoen gleichen; desshalb wurden dieselben auch früher allgemein zu den Corallen gerechnet. Erst in neuerer Zeit überzeugte man sich mit Gewissheit davon, dass die Structur und Entwicklung beider Formen gänzlich

verschieden ist, und dass die Polypen der Hydrocorallen-Stöcke nicht *Scyphopolypen* (mit Taeniolen und exodermalem Pharynx) sind, sondern echte *Hydropolypen* (ohne Taeniolen und ohne Schlundrohr).

Alle lebenden Hydrocorallen, die genauer untersucht sind (insbesondere die *Milleporiden* und *Stylasteriden*), besitzen dieselbe characteristische Ergonomie, welche wir auch bei anderen echten Hydropolypen (*Tubularien*, *Graptolarien*, *Sertularien* u. A.) finden. Ihre polymorphen Stöcke bestehen aus vier verschiedenen Personen-Gruppen: 1) Sterile Nährpolypen, mit Mundöffnung und Tentakel-Kranz (*Hydranthen* oder „*Gastrozooide*“); 2) Sterile Fangpolypen, ohne Mundöffnung, mit Tentakeln oder Nesselknöpfen (*Dactylanthen* oder „*Dactylozooide*“); 3) und 4) Zweierlei Geschlechts-Polypen oder Gonophoren, männliche *Androphoren* und weibliche *Gynophoren*, beide ohne Mundöffnung, bald mit, bald ohne Nesselknöpfe. Diese beiderlei Geschlechtspersonen sind oft blasenförmig angeschwollen und liegen dann in besonderen „*Ampullen*“, in erweiterten „*Gonangien*“ des verkalkten *Hydrosoma*; sie sind häufig als *Medusoide* — oder sogar direct als „*Medusen*“ beschrieben worden (so neuerdings bei *Milleporiden*). In der That aber besitzen dieselben keine Spur von Umbrella oder sonstiger Medogemmen-Structur, so dass man sie als rückgebildete Medusen betrachten könnte; vielmehr sind sie einfache Geschlechts-polypen, welche der Mundöffnung und des Tentakelkranzes entbehren, während in der verdickten Wand ihrer einfachen Magenhöhle (des „*Spadix*“) sich Gonidien entwickeln.

Vier verschiedene, wahrscheinlich nahe verwandte Familien fassen wir in der Ordnung der Hydrocorallen zusammen: 1) die *Milleporiden*, 2) die *Stylasteriden*, 3) die *Stromatoporiden* und 4) die *Hydractiniden*. Als die gemeinsame Stammgruppe derselben sind wahrscheinlich die palaeozoischen *Stromatoporiden* zu betrachten, welche schon in der Silur- und Devon-Zeit sich am Aufbau der grossen Corallen-Riffe stark beteiligten, aber auch in mesozoischen Schichten vielfach vorkommen. Die Structur ihrer lamellösen *Hydrosome*, die bald krustenartig andere Körper überziehen, bald unregelmässig knollig und warzig, oder auch halbkugelig sind, schliesst sich theils mehr an die *Hydractinien* an (*Actinostroma*, *Clathrodictyum*), theils mehr an die *Milleporiden* (*Stromatopora*, *Stromatoporella*). Danach kann man vermuthen, dass die beiden letzteren Familien als divergente Aeste aus der älteren *Stromatoporiden*-Gruppe hervorgegangen sind; einen dritten, entfernteren Zweig würde die Familie der *Stylasteriden* bilden. Von allen drei Familien kennen wir ausser den lebenden Formen auch fossile Vertreter aus der Tertiär-Zeit; die *Hydractinien* (deren Chitin-Periderm nur bei einigen Arten verkalkt, bei anderen nicht) finden

sich auch schon in der Kreide versteinert vor. Die Dactylanthen oder Fangpolypen (Dactylozoide oder Spiral-Zooide) stehen bei den Hydractinien meist in der Peripherie des Cormus. Bei den *Milleporiden* ist jeder einzelne Hydranth (oder Gastrozoid) von einer Gruppe von Dactylanthen kranzförmig umgeben. Bei den *Stylasteriden* wird diese Verbindung noch inniger, und es entsteht zwischen den Dactylanthen ein Kranz von radialen Pseudosepten.

## § 76. Dritte Ordnung der Hydropolypen:

### Sertulariae. Reihenpolypen.

#### HYDROMENEN MIT SERIALEN SESSILEN HYDROTHEKEN.

Hydropolypen ohne Medusation, mit reihenweise geordneten, ungestielten Hydrotheken (Chitinbechern), ohne solides, stabförmiges Axenskelet des Cormus.

Die Ordnung der Sertularien umfasst in dem ursprünglichen, hier festgehaltenen Sinne nur diejenigen Hydropolypen, deren Hydrotheken ungestielt und reihenweise auf den Aesten eines festsitzenden Cormus stehen. Häufig werden sie noch heute mit den Campanarien vereinigt; sie unterscheiden sich aber von diesen nicht allein durch die sitzenden Chitinbecher, welchen die geringelten Stiele der Campanarien fehlen, sondern vor Allem dadurch, dass sie niemals Medusen bilden. Ein enger Kreis von fadenförmigen Tentakeln sitzt bei allen Sertularien unmittelbar um die einfache Mundöffnung, während bei den Campanarien das rüsselartig vortretende Mundrohr vom tiefer stehenden Tentakel-Kranz durch einen breiten Peristom-Ring getrennt ist. Diese contractile Peristom-Scheibe ist es, welche bei den abgelösten Polypen der Campanarien sich zur Subumbrella entwickelt und so zur Medusenbildung führt; daher fehlt letztere den Sertularien.

Alle Sertularien zeigen Polymorphismus, indem mindestens zwei verschiedene Formen von Personen auf ihren Stöcken auftreten: die kleinen sterilen *Hydranthen* und die grösseren fertilen *Gonophoren*; nur die ersteren besitzen Mund und Tentakelkranz, während die letzteren ihn verloren haben. Die Gonophoren zeigen keinen medusoiden Bau und sind daher als *Ascophoren* von den medusoiden *Medophoren* der nahe verwandten Campanarien zu unterscheiden. Die grossen Chitinbecher der Gonophoren, die *Gonotheken*, sind in ihrer Form oft sehr verschieden von den kleineren Chitinbechern der Hydranthen, den *Hydrotheken*; bisweilen sind erstere gruppenweise verwachsen, so dass die fertilen Aeste besondere Körbchen (oder

*Corbulae*) bilden (*Aglaophenia*). Ausser diesen beiden Hauptformen von Personen finden sich bei den *Plumulariden* noch verkümmerte kleine Wehrpersonen, rundliche und tentakellose Polypen, die bloss Nesselkapseln produciren und in besonderen Zwergbechern sitzen (*Nematophoren*). Die phylogenetische Umbildung der zahlreichen Sertularien-Formen lässt sich durch die vergleichende Anatomie ihrer Skelete leicht verstehen.

### § 77. Vierte Ordnung der Hydropolypen:

#### **Graptolariae. Graptopolypen.**

(*Graptolithida. Graptoidea. Graptoloidea. Rhabdophora.*)

#### PALAEOZOISCHE HYDROMENEN MIT AXENSKELET.

Hydropolypen ohne Medusation, mit reihenweise geordneten ungestielten Hydrotheken (Chitinbechern) und mit einem soliden, stabförmigen Axenskelet (*Virgula*) im Stämme des Cormus.

Die Ordnung der Graptolarien (oder *Graptolithen*) bildet eine formenreiche ausgestorbene Gruppe von grossem geologischen Interesse; sie erscheint fast ausschliesslich auf die ober-cambrische und silurische Formation beschränkt, für deren Horizonte ihre massenhaft vorkommenden fossilen Reste, in sechs verschiedenen Zonen, ausgezeichnete Leitfossilien abgeben. Früher fanden dieselben eine sehr verschiedene Beurtheilung, indem sie bald als Pflanzen (Algen), bald als Rhizopoden (Polythalamien), bald als Cephalopoden (Orthoceratiten), bald als Corallen (Pennatuliden) angesehen wurden. Erst vor fünfzig Jahren wurden sie richtig als fossile, den *Sertularien* nahe verwandte Hydropolypen erkannt, und später wurde sogar derselbe Dimorphismus entdeckt, der sich auch bei den echten Sertularien findet: zwischen den kleinen Hydrotheken, welche in dicht gedrängten Reihen auf den Aesten der Stöcke sitzen, fanden sich grössere Gonotheken, als „Gonangien“ oder Chitinbecher der Geschlechtsthiere. Auch die Form und Anordnung der Chitinbecher zeigt in beiden Ordnungen grosse Aehnlichkeit: bei den *Monopriionien* sitzen die Becher einzeilig, in einfacher Reihe, wie bei den *Plumulariden*, bei den *Diprionien* hingegen zweizeilig, in zwei paarigen Reihen, wie bei den *Haleciden*. In einer dritten Familie, den *Stauoprionien*, bilden die Becher vier einzeilige Reihen senkrecht auf einander, so dass der Querschnitt des Stockes ein rechtwinkliges Kreuz darstellt (*Phyllograptus*).

Als wesentlicher Unterschied der Graptolarien und Sertularien wird allgemein hervorgehoben, dass die Cormen der letzteren an der

Basis festgewachsen sind und nicht den soliden Axenstab (*Virgula*) besitzen, welcher den freien, nicht festsitzenden Stamm der ersten stützt. Allein dieser Unterschied besitzt nicht die ihm zugeschriebene Bedeutung; er lässt sich leicht durch die verschiedene Lebensweise beider Ordnungen erklären. Entweder lebten die Graptolarien schwimmend im Plankton, oder sie steckten mit dem dolchförmig zugespitzten Basalende des Stammes (— der „*Sicula*“ —) im Schlamm des Meerbodens; letzteres wird dadurch sehr wahrscheinlich, dass ihre Reste sich massenhaft in thonigen und mergeligen Schiefergesteinen finden, also in Schichten, welche den schlammigen Untergrund des Silur-Meeres bildeten. Die *Graptolarien* würden sich dann zu den nahe verwandten *Sertularien* ganz ähnlich verhalten, wie unter den Corallen die freien *Pennatuliden* zu den festgewachsenen *Alcyoniden*. Diese Parallele erscheint um so mehr zutreffend, als auch bei den *Pennatuliden* der Stamm, dessen Basalende locker im Schlamm steckt, durch einen soliden festen Axenstab — analog der *Virgula* der Graptolarien — gestützt wird. Selbst die Anordnung der Polypen-Reihen auf den Aesten der junciformen und penniformen Pennatuliden erinnert mehrfach an diejenige verschiedener Graptolarien.

## § 78. Fünfte Ordnung der Hydropolypen: Tubulariae. Röhrenpolypen.

### STAMMGRUPPE DER ANTHOMEDUSEN. HYDROPHAEENEN OHNE HYDROTHEKEN.

Hydropolypen mit Medusation, meist mit Polymorphismus, ohne Hydrotheken, mit chitinigen Peridermröhren, welche die Stiele der solitären oder cormenbildenden Hydranthen umschließen.

Die Ordnung der Tubularien in dem hier festgehaltenen engeren Sinne umfasst diejenigen Hydropolypen, deren Stiele oder Hydrocopen, ebenso wie die Wurzelröhren der Hydrorhiza, von chitinigen Peridermröhren umschlossen sind, während die Hydrotheken und Gonangien fehlen; sowohl Hydranthen als Gonophoren treten nackt aus der Mündung der Chitinröhren hervor und entbehren der becherförmigen Hülle. Die Tubularien schliessen sich demnach unmittelbar an die *Archydrarien* an (besonders durch *Clava*); sie unterscheiden sich aber von ihnen durch ihren Polymorphismus und ganz besonders durch ihre genetischen Beziehungen zur *Craspedoten*-Ordnung der Anthomedusen. Die Ontogenese dieser letzteren lässt keinen

Zweifel darüber, dass sie phylogenetisch aus Tubularien entstanden sind; noch heute sind beide Ordnungen durch Generations-Wechsel eng verbunden. Die grosse Mehrzahl der *Tubularien*-Arten, welche noch heute im System aufgeführt werden, sind nur Ammen von *Anthomedusen*; sie werden nicht selbst geschlechtsreif, sondern produciren durch Knospung Craspedoten, welche erst nach ihrer Abstossung zur Geschlechtsreife gelangen; aus ihren befruchteten Eiern entwickelt sich eine freischwimmende Planula, die sich wieder in einen festsitzenden *Tubularia*-Polypen verwandelt. Den einzelnen Gattungen und Arten der geschlechtsreifen *Anthomedusen* entsprechen zum Theil einzelne Genera und Species ihrer *Tubularien*-Ammen; es ist daher zweckmässig (und für eine klare Einsicht, sowie für sichere Bestimmung sogar unerlässlich), im System beide Generationen neben einander aufzuführen (vergl. § 72 und § 87).

Ausser diesen *Tubularien*-Ammen, deren Gonaden sich nur in freischwimmenden *Anthomedusen* ausbilden, giebt es nun aber eine Anzahl von Röhrenpolypen, welche keine vollständigen freien Medusen liefern und deren Geschlechtsorgane bereits am festsitzenden Polypenstock reif werden. Hier findet sich meistens Polymorphismus in der Weise, dass jeder Stock zweierlei Personen trägt: sterile *Hydranthen* oder Nährpersonen mit Mund und Tentakeln, und fertile *Gonophoren* ohne Mund und Tentakeln, mit Gonidien in der verdickten Magenwand. Diese letzteren finden sich auf den verschiedensten Stufen der Medusation und sind zum grossen Theil unstreitig rückgebildete Medusenknochen, *Medophoren* oder „Sporosäcke“ (vergl. § 72). Solche finden sich z. B. in den Gattungen *Clava*, *Coryne*, *Pennaria*, *Eutubularia* (*larynx*) u. s. w.

Diesen *Tubulariae medusanthae* (mit sessilen medusoiden Gonophoren) stellen wir als eine zweite Unterordnung die *Tubulariae polypantha*e gegenüber; wir verstehen darunter jene Tubularien, deren reife sessile Geschlechts-Personen keine Andeutung eines reifen medusoiden Baues zeigen, z. B. *Cordylophora lacustris*, *Corydendrium parasiticum*, *Styelactis abyssicola*, *Eudendrium ramosum* u. A. Hier sind die Ovarien und Spermarien ganz einfache Schläuche, kugelige oder ovale *Ascophoren*, in deren Axe ein einfacher Blindsack (Spadix) als Ausstülpung des Gastralraums verläuft. Von der Basis des Spadix aus können sich Spadicin-Canäle in der verdickten Wand der Ascophoren entwickeln. Diese nicht medusoiden Gonophoren sitzen bei *Coryne* an der Kelchwand zerstreut zwischen den Tentakeln des Polypen, bei *Eudendrium* bilden sie einen Gonadenkranz unterhalb des Tentakelkränzes. Keine einzige positive Thatsache spricht dafür, dass die beutelförmigen Geschlechts-Organ e bei den Ahnen dieser Formen

jemals früher freie Medusen, selbständige schwimmende Geschlechts-Personen mit Umbrella waren. Es bleibt daher möglich (— oder wahrscheinlich —), dass die polypanthen Tubularien Ueberreste der ursprünglichen Stammgruppe dieser Ordnung sind, welche noch keine Medusenbildung kannte. Man kann ihre Ascophoren entweder als einfache Gonaden der polypoiden Personen betrachten (wie bei den *Archydrarien*), oder als reducirete polypoide (— aber nicht medusoide! —) Personen, wie bei den *Hydrocorallen*.

### § 79. Sechste Ordnung der Hydropolypen: Campanariae. Glockenpolypen.

#### STAMMGRUPPE DER LEPTOMEDUSEN. HYDROPHÄENEN MIT HYDROTHEKEN.

Hydropolypen mit Medusation, meist mit Polymorphismus, stets verästelte Cormen bildend, mit glockenförmigen Hydrotheken, welche auf geringelten Stielen sitzen.

Die Ordnung der Campanarien (oder der *Campanulariden* im weiteren Sinne) umfasst alle Hydropolypen, welche gestielte Hydrotheken besitzen; meist sind diese Chitinbecher glockenförmig, mit gezähntem Mündungsrande, und so geräumig, dass sich die Hydranthen in dieselben zurückziehen können; ihre Stiele sind meist lange, dünne, cylindrische Chitinröhren, mehr oder weniger geringelt. Die Stöcke sind meistens baumförmig, sehr stark verästelt und stets polymorph, dioecisch; auf jedem Stock sitzen zweierlei Personen, die sterilen *Hydranthen*, mit Mundöffnung und Tentakel-Kranz, und die fertilen *Gonophoren*, welche in ihrer Magenwand Geschlechts-Producte bilden, meistens aber Mundöffnung und Tentakel-Kranz verloren haben. Bei der grossen Mehrzahl der Campanarien sind diese Geschlechts-Personen „Sporosäcke“ oder *Medophoren*, d. h. sie besitzen mehr oder weniger deutlich medusoiden Bau und sind phylogenetisch als rückgebildete Leptomedusen aufzufassen. Alle diese Campanarien stammen also von älteren Ahnen ab, welche entwickelte und frei schwimmende Hydromedusen lieferten, ähnlich wie die meisten Tubularien. Erst durch „Sitzbleiben“, durch Anpassung der freischwimmenden geschlechtsreifen Meduse an sitzende Lebensweise (— Unterbleiben der Ablösung von den Polypen-Ammen —) ist die Umbrella rückgebildet und aus der freien Meduse eine medusoide Gonophore geworden.

Ausser dieser *Campanariae medusanthae* gibt es nun aber auch in dieser Ordnung (ähnlich wie bei den Tubularien) eine Anzahl von polymorphen Polypen, deren Gonophoren keine Spur von medusoidem Bau erkennen lassen und daher besser als *Ascophoren* (oder Sporophoren) zu bezeichnen sind, nicht als *Medophoren* (oder Sporosäcke). Das ist z. B. bei *Opercularella* der Fall, und bei einigen Arten der (aus ganz verschiedenen Elementen gemischten) Gattung *Campanularia*. Hier bleibt einstweilen die Frage offen, ob diese einfachen schlauchförmigen Gonophoren ursprünglich *medusoid* sind (nur ganz rückgebildete Medophoren) — oder ursprünglich *polypoid* (ohne jeden phylogenetischen Zusammenhang mit Medusen). Im letzteren Falle würde sich diese Gruppe der Glockenpolypen direct an die Archydrarien (und vielleicht die Sertularien) anschliessen.

Theoretisch sind also drei verschiedene Gruppen von Campanarien (— ebenso wie von den analog sich verhaltenden Tubularien —) wohl zu unterscheiden: 1) Primäre Formen: *Campanariae polypanthae*: die Stöcke entwickeln sich mit Hypogenese und bestehen blos aus polypoiden Personen von zwei verschiedenen Formen: Hydranthen und Ascophoren. 2) Secundäre Formen, mit Metagenese: *Campanariae tithenanthae*: die Ascophoren sind zu einer selbständigen, höher entwickelten Generation geworden, den frei schwimmenden Leptomedusen; die Hydranthen sind auf den Werth von Ammen (Tithenen) herabgesunken. 3) Tertiäre Formen: *Campanariae medusanthae*: die Leptomedusen sind sitzen geblieben und rückgebildet, zu Medophoren geworden; der Generationswechsel (der secundären Formen) ist damit verloren gegangen — oder „maskirt“ —; die Keimung erscheint als eine eigenthümliche Form der Hypogenese.

So klar sich diese drei phylogenetischen Stufen der *Campanarien*-Bildung (— und ebenso der *Tubularien*-Formation —) in der Theorie unterscheiden lassen, so schwierig (und zur Zeit unmöglich) ist es in der systematischen Praxis. Die zahlreichen Formen der Campanarien zeigen nur sehr geringfügige Unterschiede, und oft kann allein die (heute noch sehr unvollständige) Kenntniss der Ontogenese entscheiden, zu welcher von jenen drei Gruppen die vorliegende Form gehört.

## § 80. Zweite Classe der Cnidarien:

### **Hydromedusae = Craspedotae.**

(*Medusae cryptocarpae. Gymnophthalmata. Acalephae hydrophorae.*)

PLANKTONISCHE HAUPTGRUPPE DER SCHWIMMENDEN HYDROZOEN.

Freischwimmende Cnidarien-Personen von Medusen-Form, mit muskulöser Umbrella, deren Rand einen

Schwimmring (Velum) trägt, aber keinen Kranz von Rndlappen. Magenhöhle ohne Gastral - Filamente. Gonaden vom Exoderm gebildet.

Die Classe der Hydromedusen oder *Craspedoten* umfasst alle diejenigen, zu voller Medusen - Form entwickelten und freischwimmenden Cnidarien, welche als Schwimmorgan eine muskulöse Umbrella mit Velum besitzen, und in deren Mitte eine einfache Magenhöhle ohne Gastral - Filamente. Dadurch unterscheiden sich diese „niederen Scheibenquallen“ von den „höheren Medusen“, den Scyphomedusen oder *Aeraspeden*; diese letzteren besitzen stets in der Magenhöhle freie Gastral-Filamente und am Schirmrande radiale Rndlappen, aber kein Velum. Im Uebrigen ist die Aehnlichkeit der äusseren Körperform und der inneren Organisation, welche in beiden Medusen - Classen durch Convergenz, durch die gleiche Anpassung an schwimmende Lebensweise bewirkt wurde, so gross, dass verschiedene Angehörige beider Classen mehrfach verwechselt oder als nächstverwandt betrachtet worden sind. Dennoch haben sich die Hydromedusen und Scyphomedusen ganz unabhängig von einander entwickelt, erstere aus Hydro - polypen, letztere aus Scyphopolypen. Aus der Ontogenie der Hydromedusen, und insbesondere aus den Verhältnissen ihres Generations - wechsels mit den Hydro - polypen, ergiebt sich klar, dass die Exumbrella der Craspedote dem Kelche der Hydro - polypen - Amme entspricht, die Subumbrella der erstenen der Mund scheibe der letzteren. Der Tentakel - Kranz, welcher diese beiden Körper - Regionen trennt, ist gleich diesen selbst durch Vererbung übertragen worden. Der ganze Magenraum der Craspedote samt dem peripheren radialen Canal - System der Subumbrella entspricht dem einfachen Urdarm des Hydro - polypen, das Mundrohr der erstenen dem Rüssel des letzteren. Anderseits hat die Anpassung an die schwimmende Lebensweise, und vor Allem die beständige Schwimmbewegung selbst, ferner die erhöhte Thätigkeit der Tentakeln und des Mundrohrs, bei den Hydromedusen zur Erwerbung folgender Organe geführt: 1) der Ringmuskelschicht der Subumbrella und des Velum; 2) des Nervenringes am Schirmrande; 3) der marginalen Sinnesorgane (Ocellen der Anthomedusen, Hörbläschen der übrigen Craspedoten). Die Hörbläschen sind doppelten Ursprungs: aus dem Velum gebildet (mit exodermalen Otolithen) bei den Leptomedusen; aus acustischen Tentakeln entstanden (mit entodermalen Otolithen) bei den Trachomedusen und Narcomedusen. 4) Die voluminöse Gallertmasse der Umbrella ist aus der dünnen Stützplatte der Hydro - polypen entstanden.

**Grundform der Craspedoten.** Als die ursprüngliche Grundform der Hydromedusen ist die Quadrat - Pyramide zu betrachten; bei

der grossen Mehrzahl derselben ist mit absoluter Vollkommenheit die regulär-vierstrahlige Form ausgebildet, mit 4 congruenten Gastrocanälen und 4 Tentakeln an deren Distal-Ende. Diese bezeichnen die 4 Perradien oder die Strahlen erster Ordnung; in ihnen liegen auch die 4 Mundlappen, falls solche entwickelt sind. In der Mitte zwischen denselben entwickeln sich häufig interradiale Organe (z. B. Cordylien, secundäre Tentakeln). Zwischen den 4 perradialen und den 4 interradialen Tentakeln entstehen oft 8 adradiale Organe (z. B. die velaren Randbläschen der Leptomedusen). Bei allen diesen regulär-vierstrahligen Craspedoten (— der grossen Mehrzahl der Classe —) besteht der Körper aus vier congruenten Parameren oder aus acht Antimeren, welche paarweise spiegelgleich sind.

Häufig geht die ursprünglich vierstrahlige Form in andere Grundformen über. Regulär-sechsstrahlige Craspedoten finden sich unter den *Cannotiden* und *Geryoniden*; häufiger sind regulär-achtstrahlige: so die *Melicertiden*, *Octocanniden*, *Aglauriden*, *Trachynemiden* und viele *Narcomedusen*. Bei diesen letzteren und bei den *Aequoriden* entwickeln sich mit dem Wachsthum des Schirmes oft zahlreiche Parameren (24—32 und mehr), bei einigen Aequoriden mehrere hundert; die Zahl ist dann meistens unbeständig.

Die amphithecete oder zweischneidige (meistens zugleich vierstrahlige) Grundform entsteht bei vielen Hydromedusen verschiedener Familien dadurch, dass von den 4 primären Tentakeln (— oft auch von den entsprechenden Gonaden —) 2 gegenständige verschwinden, während die beiden anderen allein sich entwickeln. Viel seltener als diese *dissonemulen* sind *mononemale* Craspedoten, mit nur einem einzigen Tentakel; sie finden sich in der Anthomedusen-Familie der *Euphytiden*, ihre Grundform ist die amphipleurisch-vierstrahlige.

### § 81. Leptolinen und Trachylinen.

Die formenreiche Classe der Craspedoten theilen wir in zwei Subklassen oder Legionen: *Leptolinen* und *Trachylinen*. Beide Legionen unterscheiden sich durch wichtige und beständige Merkmale, sowohl in anatomischer als in ontogenetischer Hinsicht. Bei allen Trachylinen (den beiden Ordnungen der *Trachomedusen* und *Narcomedusen*) hat ein Theil der Tentakeln acustische oder statische Functionen übernommen und sich zu eigenthümlichen Hörkölbchen oder Cordylien umgebildet; diese enthalten stets entodermale Otolithen (aus den terminalen Zellen der Tentakel-Axe gebildet). Diese characteristischen Organe fehlen stets der zweiten Legion, den Leptolinen (den beiden Ordnungen der *Anthomedusen* und *Leptomedusen*); die meisten haben gar keine

„Hörorgane“; und wo solche vorkommen (bei den *Eucopiden* und *Aequoriden*), sind es velare Randbläschen (mit exodermalen Otolithen), ohne Beziehung zu Tentakeln entstanden. Auch die Bildung der Tentakeln selbst ist in beiden Legionen ursprünglich verschieden, wie ihr Name ausdrückt: die *Leptolinien* haben weiche und biegsame Tentakeln, welche ursprünglich hohl sind und sehr bedeutend verlängert werden können; die *Trachylinien* hingegen besitzen derbe und steife Tentakeln, die ursprünglich solid und nur geringer Verlängerung fähig sind (— secundär können sich auch hier hohle Tentakeln ausbilden, z. B. bei Pectylliden und Geryoniden —). Ferner ist das Vellum, der Muskelring des Schirmrandes, bei den *Leptolinien* zart und dünn, bei den *Trachylinien* derb und dick (— auch an diesen Unterschied erinnert der Name, da *Linon* sowohl Faden (Tentakeln), als Segel (Vellum) bedeutet). Endlich unterscheiden sich beide Legionen wesentlich durch ihre Ontogenese; die Leptolinien sind (allgemein?) durch Generationswechsel mit Hydropolyphen verknüpft; bei den Trachylinien ist dies nicht der Fall; sie entwickeln sich direct, durch Hypogenese. Dieser Unterschied der biontischen Entwicklung steht wahrscheinlich in causalem Zusammenhang mit der verschiedenen Lebensweise beider Legionen; die neritischen *Leptolinien*, an den Küsten lebend, haben die ursprüngliche Metagenese durch Vererbung conservirt; die oceanischen *Trachylinien* dagegen haben durch Anpassung an das Hochsee-Leben die Möglichkeit, ihre benthonische Polypen-Brut festzusetzen, verloren und so Hypogenese erworben.

## § 82. Polyphyletischer Ursprung der Craspedoten.

Die Frage vom Ursprung der Hydromedusen-Classe und der Stammverwandtschaft ihrer verschiedenen Hauptgruppen erscheint in verschiedenem Lichte, je nachdem wir ihre Anatomie oder ihre Ontogenie vergleichend ins Auge fassen. Wenn wir bloss den Körperbau der entwickelten Craspedoten vom Standpunkte der vergleichenden Anatomie betrachten, so erscheint es zunächst leicht, die zahlreichen Familien und Gattungen der vier Ordnungen auf vier einfache (tetranemale und tetracanale) Stamm-Gattungen zurückzuführen: *Codonium*, *Tetranema*, *Petasus* und *Cunantha*; auch lassen sich diese vier Stammformen weiterhin ohne Schwierigkeit aus einer einfachsten Craspedoten-Urform ableiten, einer *Codonium*-ähnlichen Meduse mit vier Radial-Canälen, vier einfachen Tentakeln und einem einfachen Gonaden-Rohr in der Magenwand. Obgleich die Differenzirung der vielen verschiedenen Hydro-medusen-Formen sehr weit geht, so erscheinen sie doch durch so zahlreiche connectente Formen verknüpft, dass eine monophyletische

Ableitung derselben von jener hypothetischen „*Urcraspedote*“ auf keine morphologischen Schwierigkeiten stösst.

Anders gestaltet sich aber die Frage, wenn wir die Ontogenie der Hydromedusen vergleichend betrachten. Da ergibt sich zunächst für die beiden Legionen dieser Classe der wichtige Unterschied, dass die neritischen Leptolinien sich mit *Metagenese* entwickeln, die oceaniischen Trachylinien dagegen mit *Hypogenese*. Aber auch die vier Ordnungen unterscheiden sich weiterhin auffallend in ihrer Entwicklung, soweit dieselbe bisher bekannt ist. Die Larven, welche sich aus der Gastrula entwickeln, und die Metamorphose, die sie erleiden, sind in beiden Ordnungen den hypogenetischen Trachylinien (bei *Trachomedusen* und *Narcomedusen*) wesentlich verschieden; ja sogar die einzelnen Familien und Gattungen zeigen oft beträchtliche Differenzen. Noch auffallender sind diese in den verschiedenen Gruppen der metagenetischen Leptolinien; hier entwickeln sich die *Leptomedusen* aus *Campanaria*-Polypen, die *Anthomedusen* hingegen aus *Tubularia*-Polypen. Unter diesen letzteren entsprechen sogar die einzelnen Gattungen der Tubularien-Ammen ganz bestimmten Gruppen der Anthomedusen. Alle diese Verhältnisse machen es wahrscheinlich, dass die *Hydromedusen* polyphyletischen Ursprungs, aus verschiedenen Gruppen der *Hydro-polypen* entstanden sind.

### § 83. Gastrocanal-System der Craspedoten.

Das characteristische Gastrocanal-System der Hydromedusen besteht aus einem einfachen centralen Hauptdarm (*Axogaster*, *Cavitas principalis*) und einem strahltheiligen peripheren Kranzdarm (*Peregaster*, *Cavitas coronalis*). Diese typische Bildung ist aus dem einfachen Gastralraum ihrer Vorfahren, der *Hydromedusen*, dadurch entstanden, dass in der Peripherie des scheibenförmig abgeflachten Urdarms die beiden genäherten Wände desselben (umrale und subumrale Wand) in vier kreuzförmig gestellten Radien mit einander verwachsenen. Diese Verwachsungen oder Concrecenzen der beiden Schirmwände sind die interradialen Septen oder Cathammen; sie trennen als breite Scheidewände die perradialen Canäle, die offen bleibenden Reste des peripheren Gastralraums. Dass die vier Radial-Canäle des letzteren ursprünglich in dieser Weise (und nicht durch centrifugales Wachsthum radialer Ausstülpungen des Centralmagens) entstanden sind, ergibt sich aus der Persistenz einer breiten Cathammal-Platte im Innern der interradialen Septen. Diese wichtige Cathammal-Platte (— auch „Gefässplatte, gastrale Lothplatte oder Entoderm-Lamelle“ genannt —) ist eine Zellen-Schicht des Entoderms, welche die offenen perradialen

Canäle in morphologischer Continuität erhält. Ursprünglich besteht dieselbe aus einer doppelten Epitel-Lage (einer äusseren umbralen und inneren subumbralen); gewöhnlich sind aber beide zu einer einzigen Platte verschmolzen. Die Radialcanäle der Craspedoten sind gewöhnlich am distalen Schirmrande durch einen Ringcanal verbunden; dieser scheint nicht der offen gebliebene Marginal-Theil des ursprünglichen Hydropolyphen-Magens zu sein, sondern dadurch zu entstehen, dass die Distal-Enden der offen gebliebenen Radial-Canäle sich durch marginale Ausläufer (durch Auseinander-Weichen der beiden verlöhten Cathammal-Platten) verbinden. Dadurch unterscheidet sich dieser „secundäre Ringcanal“ der *Craspedoten* von dem „primären Ringsinus“ der *Acraspedoten*.

**Centraldarm der Craspedoten.** Der Hauptdarm oder Centraldarm (*Axogaster*) ist bei den meisten Hydromedusen von ziemlich einfacher Bildung, ein kürzeres oder längeres Rohr, welches sich unten am Oralpol der verticalen Hauptaxe durch den Mund öffnet, oben am Aboralpol durch radiale Spalten (Gastral-Ostien) mit dem Kranzdarm in offener Verbindung steht. Ursprünglich ist dies einfache „Magenrohr“ cylindrisch oder vierseitig-prismatisch, mit kreisrunder oder quadratischer Mundöffnung, oft im mittleren Theile erweitert. Sehr lang ist dasselbe bei den *Codoniden*, wo es oft weit aus der Schirmhöhle herausragt; sehr verkürzt ist es umgekehrt bei vielen *Cannotiden*, *Eucopiden*, *Aequoriden* u. A.; bei *Staurophora* ist es sogar fast verschwunden, indem die 4 Radial-Canäle vom Centrum an gespalten sind. Bei vielen Hydromedusen lassen sich am Centraldarm drei Abschnitte unterscheiden, entsprechend den drei Theilen des einfachen Gastralraums ilirer Hydropolyphen-Ahnen: unten das Mundrohr, in der Mitte der Central-Magen, oben der Basalmagen.

Das Mundrohr (*Tubus oralis*, *Gaster buccalis*) ist selten einfach, mit kreisrunder Mundöffnung, meistens in 4 perradiale Mundlappen gespalten, zarte Blätter mit zierlich gefaltetem Rande. Bei einigen *Anthomedusen* treten an deren Stelle Mundgriffel, einfache oder verästelte Mundtentakeln. Der Mittelmagen (*Gaster centralis*), gewöhnlich der grösste und wichtigste Theil des Hauptdarms, hat eine drüsige und muskulöse Wand, in welcher sich bei den *Anthomedusen* und *Narcomedusen* die Gonaden entwickeln. Ein besonderer Basalmagen oder „Scheitel-Canal“ (*Gaster basalis*) ist nur bei einem Theile der *Anthomedusen* zu finden, als ein enger blinder Canal, welcher die Axe des Scheitel-Aufsatzen der Schirmkuppel durchsetzt; er erscheint als Ueberrest des Stielcanals, durch welchen die Medusen-Knospe mit ihrer Polypen-Amme (*Tubularia*) zusammenhangt. Bisweilen ist er zu einer, die Brut enthaltenden, Scheitelhöhle erweitert.

**Coronaldarm der Craspedoten.** Der peripherische Abschnitt des Gastrocanal-Systems, welcher den centralen Hauptdarm als „Kranzdarm“ (*Perogaster*) umgibt, besteht ursprünglich aus 4 perradialen Canälen, welche an ihrem Proximal-Ende in den Centralmagen einmünden, an ihrem Distal-Ende (am Schirmrande) durch einen Ringcanal verbunden sind. Von letzterem gehen periphere Canäle in die Tentakeln ab. Die ursprüngliche Vierzahl der Radial-Canäle wird in den grösseren Formen einzelner Familien durch die Sechszahl ersetzt (bei einigen *Cannontiden* und *Geryoniden*). Durch Gabeltheilung der 4 perradialen Canäle entstehen 8 adradiale bei mehreren *Cladonemiden*. Wenn hingegen zwischen die 4 perradialen nachträglich 4 interradiale eingeschaltet werden, entstehen regulär-achtstrahlige Formen (mit 8 gleichen Principal-Radien), z. B. *Melicertiden*, *Octocanniden*, *Trachynemiden*, *Aglauriden*). Durch sehr zahlreiche Canäle (40—80, bisweilen mehrere hundert) sind die grossen *Aequoriden* ausgezeichnet. Die Radial-Canäle der meisten Hydromedusen sind einfache enge Röhren; selten sind sie gefiedert oder baumförmig verästelt (*Cannontiden*). Blinde „Centripetal-Canäle“, welche vom Ringcanale ausgehen, zeichnen einen Theil der *Trachomedusen* aus (*Pectis*, *Olindias*, *Carmarina*). Eigenthümliche Umbildungen erleidet der Ringcanal bei den *Narcomedusen*, im Zusammenhang mit der exumbrialen Wanderung der Tentakeln (§ 61). Bei vielen Craspedoten entwickelt sich im Centrum der Subumbrella ein starker, gallertiger, längerer oder kürzerer Magenstiel, dessen Distalende den Magensack trägt; in diesem Falle bildet jeder Radial-Canal einen Bogen und zerfällt in zwei Abschnitte, einen aufsteigenden Stielcanal und einen absteigenden Subumbral-Canal; so bei den *Eutimiden* und *Ireniden* unter den Leptomedusen, bei den *Aglauriden* und *Geryoniden* unter den Trachomedusen.

#### § 84. Neurodermal-System der Craspedoten.

Die animalen Organe der Bewegung und Empfindung, die wir unter dem Begriffe des Neurodermal-Systems zusammenfassen, sind bei den schwimmenden *Hydromedusen* weit höher entwickelt, als bei ihren Vorfahren, den sessilen *Hydropolyphen*. Als voluminöser Bewegungsapparat hat sich aus der Peristom-Scheibe der letzteren die gelatinöse Umbrella entwickelt, an ihrer concaven Unterfläche (Subumbrella) die Schwimm-Musculatur, an ihrem freien Rande das Nervensystem, die Sinnesorgane und Tentakeln. Die Exumbrella, die convexe Aussenfläche des Schirms, trägt gewöhnlich keine besonderen Organe (bisweilen vorspringende radiale Nesselrippen); nur bei einem Theile der Trachylinen (besonders Narcomedusen) wandert ein Theil der Randorgane vom Schirmrande aufwärts.

Die Musculatur der Subumbrella besteht aus zwei verschiedenen Systemen: Circular-Muskeln und Radial-Muskeln; die Fasern der ersten sind meistens quergestreift, die der letzteren glatt. Zum System der Circular-Muskeln gehören die Ringmuskeln des Mundrohres und Magens, der grosse Kranzmuskel der Subumbrella (als Haupt-Schwimm-Organ) und der Velar-Muskel (der frei vorspringende Muskelring des Velum am Schirmrande). Zum System der Radial-Muskeln gehören die Längsmuskeln des Mundrohrs und Magenstiels, die Glockenmuskeln der Subumbrella und die Längsmuskeln der Tentakeln. Je grösser die Hydromedusen werden und je kräftiger ihre Schwimmbewegungen, desto vollkommener gestaltet sich die Differenzirung dieses Muskel-Systems.

Das Nervensystem der Craspedoten hat als Centralorgan einen doppelten Nervenring an der Velum-Insertion, am Schirmrande (*Cycloneurae*); beide Ringe sind durch die Stützplatte der Velum-Insertion getrennt. Der exumbrale oder dorsale Nervenring scheint vorzugsweise ein sensibles, der subumbrale oder ventrale Ring ein motorisches Central-Organ zu sein. Da, wo der Nervenring mit den marginalen Tentakeln und Sensillen in Verbindung steht, zeigt er oft gangliöse Anschwellungen.

Die Sinnenorgane der Hydromedusen sind sehr mannichfaltig differenzirt; nur selten sind sie einfache Tentakeln (denjenigen ihrer Hydropolyphen-Ahnen gleich). Gewöhnlich sind am Schirmrande entweder Augen entwickelt (bei den *Anthomedusen* und *ocellaten Leptomedusen*), oder acustische (und statische) „Randbläschen“. Diese sind bei den *vesiculaten Leptomedusen* exodermale Producte des Velum, dagegen bei den *Trachylinen* aus umgebildeten Tentakeln entstanden (§ 62).

### § 85. Ontogenie der Hydromedusen.

Die individuelle Entwicklung der Craspedoten verläuft in deren beiden Subklassen verschieden, als Metagenesis bei den Leptolinien (*Anthomedusen* und *Leptomedusen*), als Hypogenesis bei den Trachylinien (*Trachomedusen* und *Narcomedusen*). Der Generationswechsel der ersten ist palingenetisch zu beurtheilen und besteht in der Regel darin, dass die Leptolinien-Person durch laterale Knospung aus einem Hydropolyphen entsteht, und aus den Eiern der ersten sich wieder der letztere entwickelt. Die hydroiden Ammen der *Anthomedusen* sind *Tubularien*, diejenigen der *Leptomedusen* hingegen *Campanarien*. Diese wichtige ontogenetische Thatsache scheint die selbständige phylogenetische Ausbildung beider Leptolinien-Ordnungen zu beweisen.

Die Trachylinien hingegen, die beiden Ordnungen der *Trachomedusen* und *Narcomedusen*, scheinen niemals Generations-Wechsel zu besitzen; nach den wenigen Beobachtungen, welche bisher über ihre Ontogenese angestellt sind, entsteht aus dem Ei eine schwimmende Gastrula, welche sich direct in die Trachylinien-Person verwandelt. Wahrscheinlich ist diese Hypogenese *cenogenetischer* Natur, durch Ausfall der ursprünglichen Polypen-Generation und durch abgekürzte Vererbung zu beurtheilen, ähnlich wie bei der Discomeduse *Pelagia* und bei einigen anderen oceanischen Acraspeden. Wie bei diesen letzteren, dürfte auch bei den oceanischen *Trachylinien* die Ursache dieser abgekürzten Entwicklung in der Anpassung an das Hochsee-Leben zu suchen sein. Die schwimmende Gastrula, die sich aus dem planktonischen Ei dieser Medusen entwickelte, fand auf der hohen See keine Gelegenheit mehr, sich festzusetzen und in einen sessilen Polypen zu verwandeln; sie musste sich, um erhalten zu bleiben, direct in die schwimmende Meduse umbilden. Die Ammen-Generation der Polypen fiel aus, und mit ihr der Generations-Wechsel. So verwandelte sich die primäre *Metagenesis* der älteren neritischen Hydromedusen in die secundäre *Hypogenesis* der jüngeren, von jenen abzuleitenden, oceanischen Craspedoten. Dieser Vorgang hat sich jedenfalls öfter in verschiedenen Gruppen von neritischen, im Küsten-Meere ansässigen Hydromedusen wiederholt, von denen einzelne Formen durch Strömungen oder Stürme auf das hohe Meer verschlagen wurden. Die nähtere Betrachtung dieses polyphyletischen Proesses ist, ebenso wie diejenige der einzelnen Organ-Umbildungen in der Ontogenese der Hydromedusen, höchst lehrreich für wichtige allgemeine Probleme der Descendenz-Theorie.

(§ 86 auf S. 145.)

### § 87. Erste Ordnung der Hydromedusen:

#### **Anthomedusae. Blumenquallen.**

##### LEPTOLINE CRASPEDOTEN MIT GASTRAL-GONADEN.

Metagenetische Hydromedusen, deren Geschlechtsdrüsen in der subumbralen Magenwand liegen. Hörkölbchen und Randbläschen fehlen. Ocellen an der Tentakel-Basis. Meistens Generationswechsel: Polypen-Ammen sind Tubularien.

Die Ordnung der Anthomedusen umfasst diejenigen Craspedoten, welche sich aus der Hydropolypen-Ordnung der Tubularien ent-

## § 86. System der Craspedoten.

Ordnungen	Character der Familien	Familien	
I. Anthomedusae Leptolinien mit Gastral-Gonaden, ohne Hörkölbchen. Metagenesis: <i>Ammen Tubularien.</i>	Gonade einfach röhrenförmig, nicht in radiale Lappen gespalten; Tentakeln einfach Gonade in 4 oder 8 radiale Lappen gespalten	1. <i>Codonidae</i> — <i>Codonium</i> 2. <i>Tiaridae</i> — <i>Protiera</i> 3. <i>Margelidae</i> — <i>Cytaeis</i> 4. <i>Cladonemidae</i> — <i>Ctenaria</i> 5. <i>Thaumantidae</i> — <i>Tetranema</i> 6. <i>Cannotidae</i> — <i>Staurodiscus</i> 7. <i>Eucopidae</i> — <i>Eucopium</i> 8. <i>Aequoridiae</i> — <i>Octocanna</i>	
II. Leptomedusae Leptolinien mit Canal-Gonaden, ohne Hörkölbchen. Metagenesis: <i>Ammen Campanarien.</i>	Ohne velare Randbläschen Mit velaren Randbläschen	Radial-Canäle einfach Radial-Canäle verstärkt Radial-Canäle vier Radial-Canäle acht oder zahlreich	
III. Trachomedusae Trachylinien mit Canal-Gonaden, mit Hörkölbchen. Hypogenesie (kein Generations-Wechsel)	Magen lang, schlauchförmig, ohne Magenstiel Magen kurz, glockenförmig, mit solidem Gallerstiel	4 Radial-Canäle und 4 Gonaden 8 Radial-Canäle und 8 Gonaden 8 Radial-Canäle, Hörkölbchen frei 4 oder 6 Radial-Canäle, Hörkölbchen in Bläschen eingeschlossen Magentaschen pernemal, Peronial-Canäle doppelt Magentaschen fehlen, Kranz von Lappen-Canälen Magentaschen internemal, Peronial-Canäle doppelt Magentaschen verschieden, Ringcanal und Peronial-Canäle fehlen	9. <i>Petasidae</i> — <i>Petasus</i> 10. <i>Trachynemidae</i> — <i>Trachynema</i> 11. <i>Aglauridae</i> — <i>Aglantha</i> 12. <i>Geryonidae</i> — <i>Liriantha</i> 13. <i>Cunanthidae</i> — <i>Cunantha</i> 14. <i>Peganthidae</i> — <i>Polycolpa</i> 15. <i>Aeginidae</i> — <i>Aegina</i> 16. <i>Solmaridae</i> — <i>Solmissus</i>
IV. Narcomedusae Trachylinien mit Gastral-Gonaden, mit Hörkölbchen. Hypogenesie (kein Generations-Wechsel)	Hörkölbchen an der Basis mit Otoporpen (radialen Nessellstreifen der Exumbrella) Hörkölbchen an der Basis ohne Otoporpen oder Hörspangen		

wickelt haben (§ 78); noch heute stehen sie mit diesen in Generationswechsel. Characterisiert ist die Ordnung durch die Entwicklung der Sexual-Zellen in der subumbralen Wand des grossen Magenrohrs, welches weit in die tiefe Schirmhöhle hinabhangt. Der Schirmrand trägt weder Hörkölbchen noch Randbläschen, meistens aber Ocellen. Die Tentakel sind stets lang, hohl und sehr beweglich.

Die einzelnen Familien und selbst Gattungen der *Anthomedusen* scheinen (— soweit ihre Entwicklung bekannt ist —) in Generationswechsel zu stehen mit bestimmten Gruppen der *Tubularien-Polyphen*. So stammen die *Codoniden* ab von *Syncoryne* und *Corymorpha*, die *Tiariden* von *Clavula* und *Halocharis*, die *Margeliden* von *Eudendrium* und *Podocoryne*, die *Cladonemiden* von *Clavatella* und *Stauridium* u. s. w. Will man diese ontogenetischen Thatsachen unmittelbar palingenetisch deuten und jede einzelne Gruppe der Anthomedusen auch phylogenetisch von einer entsprechenden Gruppe der *Tubularia-Polyphen* ableiten, so muss man einen polyphyletischen Ursprung dieser Ordnung annehmen. Man könnte jedoch auch eine monophyletische Abstammung derselben behaupten und annehmen, dass die historischen Umbildungen der einzelnen *Tubularien-Arten* Hand in Hand gingen mit entsprechenden Veränderungen der von ihnen erzeugten Medusen. In diesem Falle würden wir als Stammgruppe der Ordnung die Familie der *Codoniden* betrachten, welche sich durch die primitive Einfachheit ihrer Organisation vor den übrigen Anthomedusen auszeichnen. Ihre Gonade bildet ein einfaches, nicht radial getheiltes Rohr in der Magenwand, während dieselbe bei den übrigen in 4 perradiale oder 8 adradiale Drüsen zerfallen ist (bisweilen zu 4 interradialen Stücken nachträglich verschmolzen). Auch ist die Mundöffnung der *Codoniden* ganz einfach, kreisrund; hingegen ist dieselbe bei den *Tiariden* und *Pteronemiden* in 4 gekräuselte Mundlappen getheilt, bei den *Margeliden* und *Cladonemiden* mit einfachen oder verästelten Mundgriffeln besetzt. Die engen und schmalen Radial-Canäle der Anthomedusen sind bei den *Tiariden* allein zu breiten, bandförmigen Gefässen ausgedehnt, deren Ränder bisweilen sogar mit Drüsenreihen besetzt sind (bei *Turris* und *Catablema*). Die Tentakeln bleiben bei den meisten Anthomedusen einfach (oft büschelweise vereinigt, bei den *Lizusiden* und *Hippocreniden* in 4 oder 8 Bündel gruppiert); nur bei den *Cladonemiden* und *Pteronemiden* sind sie dichotom verästelt oder halbgefiedert (ähnlich den Tentakeln der meisten Siphonophoren und Ctenophoren mit einer Reihe Tentillen besetzt). Für die morphologische Gruppierung ist es nicht schwierig, diese verschiedenen Familien der Anthomedusen (und ihre Subfamilien) als divergente Gruppen aus der einfacher gebauten *Codoniden*-Form

(mit der tetranemalen Stammgattung *Codonium*) abzuleiten; die Tubularien-Amme dieser letzteren ist *Syncoryne*.

## § 88. Zweite Ordnung der Hydromedusen:

### Leptomedusae. Faltenquallen.

#### LEPTOLINE CRASPEDOTEN MIT CANAL-GONADEN.

Metagenetische Hydromedusen, deren Geschlechtsdrüsen im Verlaufe der Radial-Canäle liegen. Hörkölbchen mit entodermalen Otolithen fehlen; statt deren oft velare Randbläschen mit exodermalen Otolithen. Meistens Generationswechsel; Polypen-Ammen sind Campanarien.

Die Ordnung der Leptomedusen umfasst diejenigen Craspedoten, welche sich aus der Hydropolypen-Ordnung der Campanarien entwickelt haben (§ 79); noch heute sind sie durch Generationswechsel mit ihnen eng verknüpft. Die formenreiche Ordnung theilt mit der vorhergehenden Ordnung der Anthomedusen den Mangel echter Hörkölbchen (mit entodermalen Otolithen), sowie die Structur der langen, hohlen, äusserst dehnbaren und beweglichen Tentakeln. Die Sexualzellen entwickeln sich aber bei den Leptomedusen stets in der Wand der Radial-Canäle, nicht in derjenigen des Magens.

Die umfangreiche Ordnung der Leptomedusen zerfällt in zwei Unterordnungen, die beide von ähnlichen Campanaria-Polyphen abstammen: die Optomedusen oder *Ocellaten* besitzen keine Randbläschen (Otocysten), dafür aber Augenflecke (Ocelle) an der Tentakel-Basis; die Cystomedusen oder *Vesiculaten* hingegen sind durch den Besitz velarer Randbläschen (Otocysten mit exodermalen Otolithen) ausgezeichnet; dieselben entwickeln sich (unabhängig von Tentakeln) aus offenen Hörgrübchen an der Basis des Velums und sind demnach gänzlich verschieden von den Hörkölbchen der Trachylinen (mit entodermalen Otolithen). Die vesiculaten *Cystomedusen* und die ocellaten *Optomedusen* sind vielleicht besser als zwei verschiedene Ordnungen der Leptomedusen zu trennen; beide scheinen sich unabhängig von einander aus verschiedenen Zweigen der *Campanarien* entwickelt zu haben. Jedoch stehen sich die primitiven Stammformen beider Ordnungen, das ocellate *Tetranema* und das vesiculare *Eucopium*, im Ganzen sehr nahe.

Die Unterordnung der Optomedusen oder *Ocellaten*, von *Tetranema* abzuleiten, beginnt mit den einfach gebauten tetracanalen

*Laodiciden*; aus ihnen haben sich als divergente Zweige entwickelt: die octocanalen *Melicertiden* durch Einschaltung von 4 interradialen Canälen zwischen die 4 ursprünglichen perradialen; die polycanalen *Orchistomiden* durch secundäre Ausbildung zahlreicher Radial-Canäle, 16—32 und mehr; die *Cannotiden* durch Verästelung der Radial-Canäle.

Die Unterordnung der Cystomedusen oder *Vesiculaten* zeigt eine reichere Mannichfaltigkeit der Gestaltung. In der grossen Familie der *Eucopiden* bleiben die 4 primären Radial-Canäle einfach und unverästelt, während ihre Zahl bei den *Aequoriden* beträchtlich vermehrt wird und sie oft sich gabeln oder verästeln. Ursprünglich sind bei den einfachsten Cystomedusen nur 8 adradiale Randbläschen zu finden, und diese Zahl bleibt permanent bei den *Octotessae* (*Obeliden* und *Eutimiden*); hingegen wird die Zahl der Otocysten nachträglich vermehrt bei den *Polytessae* (*Phialiden* und *Ireniden*). Bei den *Aequoriden* beträgt die Minimal-Zahl der Randbläschen 16 (bei *Octocanna*); gewöhnlich aber sind sie hier sehr zahlreich und unregelmässig verteilt (oft mehrere hundert, bei der grossen *Polycanna* 400—800 und darüber). Die morphologische Ableitung aller dieser *Vesiculaten* von dem einfachen *Eucopium* (— ebenso wie der *Ocellaten* von *Tetranema* —) ist leicht durchzuführen; wie weit dieselbe aber phylogenetisch begründet ist, wird sich erst zeigen, wenn die Ontogenie einer grösseren Zahl von Leptomedusen besser bekannt sein wird.

### § 89. Dritte Ordnung der Hydromedusen: Trachomedusae. Kolbenquallen.

#### TRACHYLINE CRASPEDOTEN MIT CANAL-GONADEN.

Hypogenetische Hydromedusen, deren Geschlechtsdrüsen im Verlaufe der Radial-Canäle liegen. Schirmrand mit Hörkölbchen und entodermalen Otolithen-Zellen; meistens keine Peronien; niemals Peronial-Canäle. Tentakeln meistens starr, solide. Kein Generationswechsel; keine Polypen-Ammen.

Die Ordnung der Trachomedusen bildet zusammen mit der folgenden Ordnung der Narcomedusen die formenreiche Legion der oceanischen *Trachylinen* oder *Cordylioten*: Craspedoten mit Hörkölbchen oder Cordylien (acustischen Tentakeln mit entodermalen Otolithen-Zellen). Diese characteristischen Sinnesorgane fehlen den neritischen *Leptolinen* oder *Acordylien* (den beiden Ordnungen der

*Leptomedusen* und *Anthomedusen*). Von diesen *Leptolinen* unterscheiden sich die *Trachylinen* ferner durch die starre Beschaffenheit der soliden Tentakeln und durch den Mangel des Generationswechsels; sie scheinen sich Alle direct fortzupflanzen, durch Hypogenesis; viele erleiden eine auffallende Metamorphose. Die Geschlechtszellen entwickeln sich bei den *Trachomedusen* im Verlaufe der Radialcanäle (meistens in Form beutelförmiger oder blattförmiger Aussackungen); sie gleichen darin den *Leptomedusen*, denen sie auch im Habitus oft sehr ähnlich sind. Dagegen entwickeln sich die Gonaden der nahe verwandten *Narcomedusen* in der subumbraalen Wand des Magens und der Magentaschen; ausserdem findet hier eine eigenthümliche Umbildung des Schirmrandes statt, mit Bildung von Schirmspangen oder Peronien; bei den meisten *Trachomedusen* fehlen dieselben. Als gemeinsame Stammgruppe der *Trachomedusen* betrachten wir die Familie der *Petasiden* (mit der tetraneuralen Stammgattung *Petasus*); sie haben 4 Radialcanäle, 4 Gonaden und keinen Magenstiel. Aus ihnen haben sich als drei divergente Aeste die Familien der *Trachynemiden*, *Aglauroiden* und *Geryoniden* entwickelt. Die beiden letzteren sind durch einen langen Magenstiel ausgezeichnet, welcher an seinem Ende den kurzen glockenförmigen Magen trägt. Bei den *Geryoniden* (mit 4 oder 6 Radialcanälen und blattförmigen Gonaden) werden die Hörkölbchen in Bläschen eingeschlossen. Die *Aglauroiden* und *Trachynemiden* haben 8 Radialcanäle; als eine besondere Gruppe eigenthümlicher Tiefsee-Medusen (mit Saugfüsschen und Mesogonien) haben sich aus letzteren die *Pectylliden* entwickelt.

## § 90. Vierte Ordnung der Hydromedusen: Narcomedusae. Spangenquallen.

### TRACHYLINE CRASPEDOTEN MIT GASTRAL-GONADEN.

Hypogenetische Hydromedusen, deren Geschlechtsdrüsen in der subumbraalen Magenwand oder besonderen Magentaschen liegen. Schirmrand mit Hörkölbchen und entodermalen Otolithen-Zellen; dazwischen Peronien und meistens Peronal-Canäle. Tentakeln starr, solide. Kein Generationswechsel; keine Polypen-Ammen.

Die Ordnung der Narcomedusen ist nahe verwandt der vorhergehenden Ordnung der Trachomedusen und bildet mit ihr vereinigt die Legion der oceanischen *Trachylinen* oder *Cordylioten*; sie

besitzt dieselben characteristischen Hörkölbchen mit entodermalen Otolithen und dieselben starren soliden Tentakeln. Dagegen unterscheiden sich die *Narcomedusen* von den *Trachomedusen* durch die eigenthümliche Umbildung des Schirmrandes und des Canalsystems, und besonders dadurch, dass sich die Geschlechtszellen in der subumbralen Wand des Magens oder den peripheren Magentaschen entwickeln, nicht in derjenigen der Radial-Canäle. Der Schirmrand der Narcomedusen erfährt dadurch eigenthümliche und oft sehr auffallende Veränderungen, dass die starren (ursprünglich am Schirmrande liegenden) Tentakeln in der Exumbrella aufwärts wandern und sich zu rückenständigen Fühlern ausbilden; dabei nehmen dieselben einen Nesselstreifen vom Nesselring des Schirmrandes mit, und dieser radiale Streif gestaltet sich zu einer characteristischen Schirmspange (*Peronium*). Zwischen den Peronien springt der Schirmrand mit seinem Ringcanal lappenförmig vor, und so entsteht ein Lappenkranz mit einem eigenthümlichen Feston-Canal, zusammengesetzt aus den doppelten Peronial-Canälen. Als Stammgruppe der Narcomedusen betrachten wir die Familie der *Cunanthiden*; aus dieser haben sich als drei divergente Aeste die *Aeginiden*, *Peganthiden* und *Solmissiden* entwickelt; durch Obliteration des Ringcanals sind aus den Peganthiden die *Solmonetiden* und aus den *Aeginiden* die *Solmariden* entstanden. Die phylogenetischen Beziehungen dieser theilweise polyphyletischen Gruppen sind verwickelt und bedürfen weiterer Aufklärung.

### § 91. Dritte Classe der Cnidarien:

#### **Siphonophorae. Staatsquallen.**

##### PELAGISCHE CORMEN VON POLYMORPHEN CRASPEDOTEN.

Freischwimmende Cnidarien-Stöcke, zusammengesetzt aus polymorphen Hydromedusen-Personen, welche durch Arbeitstheilung stark differenzirt und theilweise reducirt sind.

Die Classe der Siphonophoren besteht aus pelagischen, freischwimmenden Stöcken von *Hydromedusen*, welche in vielfach wechselnder Form aus polymorphen Medusen-Personen zusammengesetzt sind. Diese haben durch weitgehende Arbeitstheilung und durch specielle Anpassung an einzelne Lebensaufgaben sehr bedeutende Umbildungen erfahren, und zugleich ist der ganze Cormus physiologisch so centralisiert, dass er als ein einheitliches Individuum erscheint, und dass die morphologische Deutung seiner Bestandtheile oft schwierig wird. Drei

sehr verschiedene Auffassungen derselben stehen sich gegenüber. Nach der ältesten Ansicht, der Polyorgan-Theorie, ist die ganze Siphonophore eine einzige Medusen-Person, mit Multiplication, Transformation und theilweiser Dislocation ihrer Organe. Dagegen ist dieselbe nach der herrschenden Polyperson-Theorie als ein schwimmender Polypen-Cormus aufzufassen, zusammengesetzt aus zahlreichen polymorphen hydroiden Personen. Nach unserer eigenen Auffassung, welche zwischen jenen beiden Theorien in der Mitte steht, ist die Siphonophore zwar stets ein Stock oder Cormus, aus zahlreichen Personen gebildet; aber diese Personen sind ursprünglich nicht *Hydropolypen*, sondern *Hydromedusen*; dieser Medusen-Cormus ist also phylogenetisch unmittelbar von schwimmenden Hydromedusen abzuleiten, nicht von festsitzenden Hydropolypen. Natürlich wird aber durch diese Medusom-Theorie nicht geleugnet, dass die letzteren zu den Vorfahren der ersteren gehören. Wir kennen entschieden echte Hydromedusen, welche durch Knospung eine zweite Medusen-Generation erzeugen (*Sarsia siphonophora* durch Gemmation am Manubrium, *Gastroblasta* durch Sprossung an der Subumbrella, u. A.). Denken wir uns, dass diese Medusen-Knospen mit ihrer Mutter vereinigt bleiben, aber durch Ergonomie verschiedene Formen annehmen, so erhalten wir den Organismus der Siphonophoren.

### § 92. Ergonomie und Polymorphismus.

Die Siphonophoren verdanken ihre eigenthümliche Organisation, durch die sie sich von ihrer Stammgruppe, den Hydromedusen, so weit zu entfernen scheinen, vor Allem der weitgehenden Arbeitstheilung und Formspaltung ihrer zu einem Cormus verbundenen Personen. Der morphologische Polymorphismus, welcher in Folge jener physiologischen Ergonomie sich ausgebildet hat, wird verständlich durch die vergleichende Anatomie und Ontogenie der verschiedenen Ordnungen und Familien. In allen Fällen ist die jugendliche Larve, welche sich aus dem Ei der Siphonophoren entwickelt, eine einfache Medusen-Person, mit den zwei constanten Haupt-Organen: dem locomotorischen Schirm (*Umbrella*) und dem nutritorischen Magenrohr (*Manubrium*). Dieser Zweittheilung entsprechend sondert sich auch am Cormus der Siphonophoren der obere (aborale oder proximale) Theil als Schwimmkörper (*Nectosoma*) von dem unteren (oralen oder distalen) Theil als Nährkörper (*Siphosoma*). Bei den monogastrischen Siphonophoren erscheint das Nectosom als modifizierte *Umbrella*, das Siphosom als umgebildetes *Manubrium*. Bei den polygastrischen Siphonophoren entwickeln sich diese beiden Haupttheile

unabhängig von einander weiter, mit getrennten Vegetations-Punkten. Wenn der Stamm spiraling gewunden ist, erscheint die Spiraldrehung meistens in beiden Theilen entgegengesetzt, beim *Nectosom* als Lambda-Spirale, beim *Siphosom* als Delta-Spirale. Die polymorphen Personen, die sich aus beiden Haupttheilen des Stockes entwickeln, haben am Nectosom vorzugsweise animale (motorische), am Siphosom dagegen vegetale Functionen (Ernährung und Fortpflanzung).

Am *Nectosom* sind zwei verschiedene Schwimmorgane zu unterscheiden: passive Schwimmblassen (*Pneumatophorae*) und active Schwimmglocken (*Nectophorae*). Die verschiedene Form, Structur und Anordnung derselben dient vorzugsweise zur Unterscheidung der fünf Ordnungen. Den *Calyconecten* allein fehlt die Pneumatophore; den *Cystonecten* und *Discoconnecten* fehlen die Nectophoren; dagegen besitzen die *Physonecten* und *Auronecten* beiderlei Schwimmwerkzeuge, und die letzteren dazu noch ein ganz eigenthümliches Organ, die Luftglocke (*Aurophora*). Wahrscheinlich ist diese letztere als Gasdrüse und zugleich als Regulator der Luftpfüllung der Pneumatophore wirksam. Die Luftkammer oder Schwimmbase selbst (*Pneumatophora*) ist ursprünglich eine Gasdrüse, aus dem Exoderm der Exumbrella der primären Meduse entstanden; sie dehnt sich meistens dergestalt aus, dass sie den ganzen Schirm für sich in Anspruch nimmt. Die Schwimmglocken dagegen (*Nectophorae* oder *Nectocalyces*) sind gewöhnliche Medusen-Schirme, mit Subumbrella und Velum, vier Radial-Canälen und einem Ringcanal; man kann sie als Personen von Hydromedusen auffassen, welche nur den Schwimm-Apparat entwickelt, dagegen Manubrium und Tentakeln verloren haben.

Am *Siphosom* treten beständig wenigstens zwei verschiedene Formen von Personen auf, die *Siphonen*, welche die Ernährung, und die *Gonophoren*, welche die Fortpflanzung besorgen; dazu kommen stets noch Tentakeln mit Nesselknöpfen, als Fangorgane der Siphonen. Ursprünglich ist nur ein einziger Siphon oder „Nährpolyp“ vorhanden, und dieser *Polypit* oder Magenschlauch (auch „Saugröhre“ oder *Gastrozooid* genannt) ist das Magenrohr (Manubrium) der primären Meduse. Solche monogastrische Siphonophoren sind die *Eudoxien* unter den Calyconecten, die *Circaliden* und *Athoriden* unter den Physonecten, die *Cystaliden* unter den Cystonecten und die *Discaliden* unter den Discoconnecten. Alle übrigen Siphonophoren sind polygastrisch: ihr primärer Siphon verwandelt sich in einen axialen Stamm (*Truncus*), aus welchem zahlreiche secundäre Siphonen hervorsprossen, ferner die Gonophoren, und oft auch noch polymorphe Individuen von verschiedenen Functionen: Palponen oder Taster (meist mit Tastfäden oder Palpakeln versehen), Cystonen oder Afterblasen, Bracteen oder Deckstücke u. A.

Die Gonophoren oder Geschlechts-Personen haben unter allen Theilen des Siphonophoren-Stockes die ursprüngliche Medusenbildung am treuesten bewahrt; die Geschlechtszellen entwickeln sich stets in der Magenwand (aus dem Exoderm des Manubrium, wie bei den *Anthomedusen*); die Mundöffnung bleibt gewöhnlich geschlossen. In einigen Gruppen lösen sich die reifen Gonophoren ab und schwimmen als freie Medusen umher: bei vielen *Calyconecten*, *Cystonecten*, *Disconecten*.

### § 93. Ontogenie der Siphonophoren.

Aus der *Gastrula* aller Siphonophoren entwickelt sich eine pelagische Larve, welche den morphologischen Werth einer einfachen Medusen-Person besitzt. Diese Larve erscheint aber in zwei sehr verschiedenen Formen, bei den *Disconanthen* als reguläre octoradiale Meduse, mit 8 Radial-Canälen und 8 primären Rand-Tentakeln (*Disconula*); bei den *Siphonanthen* dagegen als bilaterale Meduse mit einem ventralen Schirmspalt und einem einzigen primären Tentakel (*Siphonula*). An der regulär-octoradialen *Disconula* der *Disconanthen* entwickeln sich die polymorphen Personen des Stockes durch Knospung aus der Subumbrella in concentrischen Ringen. An der bilateralen *Siphonula* der *Siphonanthen* hingegen entstehen die Personen in einer einzigen (ursprünglich geradlinigen, meistens spiral aufgerollten) Reihe, welche der ventralen Mittellinie des Manubrium entspricht.

Dieser fundamentale Gegensatz in der Ontogenese der beiden Hauptgruppen steht in Uebereinstimmung mit zahlreichen und bedeutenden Unterschieden, welche die beiden Legionen der Siphonophoren im gröberen und feineren anatomischen Bau, wie in der ganzen Zusammensetzung des Cormus und der Cormidien zeigen. Wir müssen daraus nach dem biogenetischen Grundgesetze den Schluss ziehen, dass auch ihre Phylogenie sich von Anfang an in getrennten und sehr verschiedenen Bahnen bewegt hat. Die Classe der Siphonophoren ist demnach polyphyletisch aus mehreren (mindestens zwei) verschiedenen Gruppen von *Hydromedusen* entstanden. Die Ontogenie der beiden Legionen dieser Classe ist so verschieden, dass sie nicht von einer gemeinsamen Stammform abgeleitet werden können, welche bereits den Character der *Siphonophoren* besass. Vielmehr müssen wir annehmen, dass die *Disconanthen* von regulären vierstrahligen oder achtstrahligen Craspedoten abstammen, welche Knospen an der Subumbrella bildeten (gleich *Gastroblasta*), die *Siphonanthen* hingegen von bilateralen und mononemalen Craspedoten, welche eine Reihe von Knospen in der ventralen Medianlinie des verlängerten Manubrium trieben (gleich *Sarsia*).

### § 94. Siphonanthen und Disconanthen.

Der tiefgreifende Gegensatz zwischen den beiden Legionen der Siphonophoren, welcher uns in ihrer Ontogenese von Beginn an entgegentritt, findet seine weitere Bestätigung auch in der ganz verschiedenen Ausbildung des Cormus und der Cormidien in den verschiedenen Zweigen beider Hauptgruppen. Bei den *Disconanthen* bleibt die voluminöse Umbrella, an deren Unterfläche die secundären Medusen-Knospen entstehen, der wichtigste Theil des Cormus; sie erfährt die mannichfachsten Umbildungen und bewahrt durch ihr Uebergewicht dauernd dem Stock scheinbar den Charakter einer einfachen Medusen-Person. Die centrale Pneumatophore hat einen complicirten octoradialen Bau, ist vielkammerig und mit einer eigenthümlichen Drüse (*Centradenia*) verbunden, in welche „Tracheen“ hineingehen. Dagegen erscheint das Manubrium der *Disconanthen* einfache, und die secundären Siphonen, welche in dessen Umgebung aus der Subumbrella hervorsprossen, behalten ebenfalls den Charakter einfacher Magenschläuche. Umgekehrt verhalten sich die *Siphonanthen*; hier ist die Umbrella von Anfang an unbedeutend oder reducirt, sie wird häufig schon frühzeitig abgeworfen oder durch eine secundäre Bractee ersetzt (*Calycophoriden*), oder in eine Pneumatophore verwandelt (*Physophoriden*). Die Centradenia und die Tracheen der *Disconanthen* fehlen den *Siphonanthen*; auch hat die Pneumatophore der letzteren niemals den complicirten und polythalamen Bau der ersteren. Um so stärker entwickelt sich bei den *Siphonanthen* das Manubrium der primären Meduse; es wird bei den monogastrischen Formen zu einem anschnlichen Siphon, mit mehreren, stark differenzierten Abtheilungen; bei den polygastrischen zu einem langen Stämme (*Truncus*), in dessen ventraler Mittellinie zahlreiche Cormidien sich durch Knospung entwickeln. Diese „Individuen-Gruppen“, von denen jede aus zwei oder mehreren polymorphen Personen (*Medusomen*) besteht, sind gewöhnlich ordinat, d. h. an dem gegliederten Stämme in regelmässigen Abständen vertheilt, welche durch freie Internodien getrennt erscheinen. Seltener sind die Cormidien dissolut oder aufgelöst; die ursprüngliche Ordination und regelmässige Composition der Meduse verliert sich, die einzelnen Personen und ihre einzelnen Organe treten aus einander und werden dislocirt; viele Organe sind theils rückgebildet, theils multiplicirt. Diese eigenthümliche „Dislocation und Multiplication der Organe“, ferner der Ersatz verlorener Primär-Organe durch secundäre „Vicarien“ („Reservetheile oder Ersatz-Organe“) geht bei den dissoluten Cormen vieler *Physophoriden* so weit, dass es nicht mehr möglich ist, ihre ursprünglichen Beziehungen in dem verwickelten Bau des centralisirten Cormus wieder-

zuerkennen; sie imponirten daher den älteren Beobachtern als einfache Medusen-Personen mit multiplicirten Organen.

Diese und andere eigenthümliche Bildungs-Verhältnisse der beiden Siphonophoren-Legionen haben wir in unserer Monographie dieser Classe (— enthalten im 28. Bande der „Challenger“-Reports, 1888 —) ausführlich erörtert und durch viele Abbildungen erläutert. Wir können daher hier auf eine weitere Begründung unserer „Medusom-Theorie“ verzichten und wollen nur noch die Frage kurz zu beantworten versuchen, welche von den bekannten Gruppen der Hydromedusen als die Stamm-Eltern der Siphonophoren betrachtet werden können. Wir hatten dort die Hypothese aufgestellt, dass die *Siphonanthen* von Anthomedusen (*Euphysiden*), die *Disconanthen* dagegen von Trachymedusen (*Pectylliden*) abzuleiten seien. Diese letztere Annahme möchten wir jetzt dahin berichtigen, dass auch die *Disconanthen* von Anthomedusen abstammen, aber von einem anderen Zweige dieser Ordnung als die *Siphonanthen*, nämlich von den *Margeliden*. Allerdings besitzt die Disconula der Disconecten in dem ganzen, regulär-octoradialen Körperbau die grösste Aehnlichkeit mit einigen Trachymedusen (*Trachynemiden* oder *Pectylliden*); aber diese Uebereinstimmung dürfte nur auf Convergenz beruhen. Die Gonaden der geschlechtsreifen Medusen (*Discomitra*), welche aus den Gonostylen der *Disconanthen* hervorsprossen und sich ablösen, sind vier Packete von Geschlechtszellen in deren vierseitiger Magenwand; sie verhalten sich ganz ähnlich, wie bei den *Margeliden*. Dagegen besitzen die Gono-phoren aller *Siphonanthen* nur eine einzige ringförmige Gonade, welche den Magenschlauch der Sexual-Meduse gürtelförmig umgibt, wie bei den Codoniden; unter diesen Anthomedusen sind es die *Euphysiden*, welche in der bilateralen Ausbildung der Umbrella und nur eines einzigen Tentakels die grösste Aehnlichkeit mit den *Siphonula*-Larven dieser Legion besitzen. Auch zeigen gerade bei diesen Anthomedusen (die von Tubularien abstammen) einzelne Genera eine besondere Neigung zur Production von Knospen in der Magenwand und zur Bildung von schwimmenden „Meduso-Cormen“. Trat zwischen den Personen derselben Ergonomie ein, so wurden sie zu *Siphonanthen*.

(§ 95 auf S. 156.)

## § 96. Erste Ordnung der Siphonophoren: **Calyconectae = Calycophoridae.**

### SIPHONANTHEN OHNE PNEUMATOPHORE.

Siphonophoren mit einer oder mehreren Nectophoren, ohne Pneumatophore, ohne Auropore und ohne

## § 95. System der Siphonophoren.

Legionen	Ordnungen	Unter-Ordnungen	Familien
I. Legion: <b>Siphonanthae</b>  Coenosom oder Truncus des Cormus durch das Manubrium der primären, bilateralen Meduse gebildet, an dessen ventraler Median-Linie die Knospen entstehen. Pneumatophore nicht vielkammerig, ohne Centradenia und ohne Tracheen. Larve bilateral, mit einem Tentakel (Siphonula)	<p><b>I. Calyconectae</b> Pneumatocyst fehlt. Nectophoren ansehnlich entwickelt, bald einzeln, bald zahlreich</p> <p><b>II. Physonectae</b> Pneumatocyst klein, monothalam, ohne Auophore. Nectophoren zahlreich, bisweilen in Bracteen verwandelt</p> <p><b>III. Auronectae</b> Pneumatocyst sehr gross, mit Auophore. Nectophoren in Kränzen</p> <p><b>IV. Cystonectae</b> Pneumatocyst gross, ohne Auophore, mit Apical-Stigma. Nectophoren und Bracteen fehlen</p>	<p><b>I A. Acrocalycta</b> Nectosom acrostel, gipfelständig, nicht biserial</p> <p><b>I B. Stélocalycta</b> Nectosom biserial</p> <p><b>II A. Siphostelia</b> Siphosom-Stamm ein Siphon</p> <p><b>II B. Macrostelia</b> Siphosom-Stamm lang, röhrenförmig</p> <p><b>II C. Brachystelia</b> Siphosom-Stamm kurz, blasenförmig</p> <p><b>III A. Stephalaria</b> Siphosom mit einem Central-Canal</p> <p><b>III B. Rhodalaria</b> Siphosom ohne Central-Canal</p> <p><b>IV A. Monostelia</b> Siphosom-Stamm ein Siphon</p> <p><b>IV B. Cannostelia</b> Siphosom-Stamm lang u. dünn, röhrenförmig</p> <p><b>IV C. Saccostelia</b> Siphosom-Stamm kurz u. weit, blasenförmig</p>	<p>1. <i>Monophyida</i> 2. <i>Diphyida</i> 3. <i>Stephanophyida</i></p> <p>4. <i>Desmophyida</i> 5. <i>Polyphyida</i></p> <p>6. <i>Circalida</i> 7. <i>Athorida</i></p> <p>8. <i>Apolemida</i> 9. <i>Agalmida</i> 10. <i>Forskålida</i></p> <p>11. <i>Nectalida</i> 12. <i>Discolabida</i> 13. <i>Anthophysida</i></p> <p>14. <i>Stephalida</i></p> <p>15. <i>Rhodalida</i></p> <p>16. <i>Cystalida</i></p> <p>17. <i>Rhizophysida</i> 18. <i>Salacida</i></p> <p>19. <i>Epibulida</i> 20. <i>Physalida</i></p>
II. Legion: <b>Disconantha</b>  Coenosom oder Truncus des Cormus durch die Umbrella der primären octoradialen Meduse gebildet, an deren Subumbrella die Knospen entstehen. Pneumatophore vielkammerig, mit Centradenia und mit Tracheen. Larve octo-radial, mit acht Tentakeln (Disconula)	<p><b>V. Disconectae</b> Pneumatocyst polythalam, mit zahlreichen Stigmen und Tracheen. Zwischen ihm und dem grossen Central-Siphon eine eigenthümliche Central-Drüse („Leber“), Centradenia</p>	<p><b>V A. Porpitaria</b> Umbrella kreisrund und im Centraltheil octoradial, ohne vertikalen Segel-Kamm</p> <p><b>V B. Veellaria</b> Umbrella elliptisch oder viereckig, bilateral, mit einem verticalen Segel-Kamm</p>	<p>21. <i>Discalida</i> 22. <i>Porpitida</i></p> <p>23. <i>Ratarida</i> 24. <i>Veellida</i></p>

Palponen. Siphosoma bald monogastrisch, bald polygastrisch (meist mit Metagenesis). Primäre Larve eine bilaterale Siphonula.

Die Ordnung der Calyconecten bildet eine sehr formenreiche, aber sehr einheitlich organisierte, monophyletische Gruppe, welche sich sogleich durch den völligen Mangel der Schwimmblase von allen anderen Siphonophoren unterscheidet. Man kann daher diese letzteren als *Physophoridae* den ersteren (als *Calycophoridae*) gegenüberstellen. An Stelle der Pneumatophore, welche die primäre Larve der Physophoriden entwickelt, bildet diejenige der Calycophoriden eine primäre Nectophore; diese wird meistens bald abgeworfen und durch eine secundäre bleibende ersetzt. Palponen (Taster) und Palpakeln (Tastfäden) fehlen den Calyconecten ganz. Ihre Siphonen besitzen allenthalben denselben wesentlichen Bau, und ebenso die Tentakeln; letztere tragen an ihren Tentillen stets einen nackten Cnidosack von constanter Structur (ohne besonderes Involucrum).

Die Mehrzahl der Calyconecten ist durch einen typischen Generationswechsel ausgezeichnet. Die erste Generation bildet ein characteristisches, geschlechtsreifes und monogastrisches Cormidium: *Eudoxia* oder *Ersaea*. Aus dem befruchteten Ei derselben entwickelt sich eine medusenförmige Larve, und aus dieser durch Metamorphose die zweite polygastrische Generation: ein langgestreckter, röhrenförmiger Stamm, der an der Spitze eine oder mehrere grosse Schwimmglocken trägt, am Siphosom eine grosse Zahl von monogastrischen Cormidiern, die durch regelmässige Abstände (freie Internodien) getrennt sind. Jedes dieser Cormidiern besteht aus zwei oder drei medusoideen Personen; die eine von diesen ist steril und besitzt ein Deckstück (Umbrella), einen Siphon (Manubrium) und einen Tentakel. Die andere Person ist eine complete sexuelle Anthomeduse; ihre Umbrella hat 4 Radial-Canäle und einen Ringcanal, sowie ein Velum; in der Wand ihres mundlosen Magenrohrs entwickeln sich die Geschlechts-Producte. Die medusoide Gonophore der *Eudoxia* löst sich zur Reifezeit meistens vom Stocke ab und schwimmt umher. In anderen Fällen verliert dieselbe ihr Manubrium und verwandelt sich in eine „Special-Schwimmglocke“, und an ihre Stelle tritt eine (dritte) medusoide Person, die geschlechtsreif wird (*Ersaea*). Wenn die *Eudoxia* oder *Ersaea* nicht frei wird, sondern am Stocke sitzen bleibt, so tritt an die Stelle der echten Metagenese eine eigenthümliche Hypogenese, ein „maskirter Generationswechsel“, ähnlich wie bei den Hydropoden (den *Tubularien* und *Campanarien* unter den Hydropolyphen, vergl. §§ 78 und 79).

**§ 97. Zweite Ordnung der Siphonophoren:  
Physonectae = Physophoridae.**

SIPHONANTHEN MIT PNEUMATOPHORE UND NECTOPHOREN.

Siphonophoren mit einer einfachen monothalamen Pneumatophore, ohne Auophore, und mit mehreren Nectophoren. Siphosoma stets mit zahlreichen Palponen und Bracteen. Primäre Larve eine bilaterale Siphonula.

Die Ordnung der Physonecten oder *Physophoridae* umfasst sehr zahlreiche und mannichfaltig organisierte Siphonophoren, die aber alle übereinstimmen in dem Besitze von zwei verschiedenen Schwimmorganen, der passiven Pneumatophore und den activen Nectophoren. Sie theilen diesen doppelten Besitz mit der folgenden Ordnung der *Auronecten*, unterscheiden sich aber von diesen sehr wesentlich durch den Mangel der Auophore und durch den einfachen röhrenförmigen, nicht verdickten und von einem Canalnetz durchzogenen Stamm. Alle Physonecten besitzen außerdem zahlreiche Palponen oder Cystonen; und meistens ist der Stamm dicht mit Bracteen besetzt. Auch die junge medusiforme Larve der Physonecten (*Physonula*), in deren Umbrella sich sehr frühzeitig eine Schwimmblase ausbildet, producirt meistens zahlreiche solche Blätter. In einigen Familien (bei *Athoriden* und *Anthophysiden*) sind auch die Schwimmglocken in Deckblätter (die als Ruder fungiren) umgewandelt. Sonst sind die Nectophoren gewöhnlich gut entwickelt, zahlreich und in zwei gegenständige Reihen geordnet (seltener in mehrere Spiralreihen). Bei den *Circaliden* bilden sie einen Kranz (wie bei den *Stephaliden*).

Zwei Familien der Physonecten sind monogastrisch; der Stamm wird durch den primären Siphon vertreten, der nur einen Tentakel trägt (*Circaliden* mit einem Kranz von Schwimmglocken, *Athoriden* mit Deckstücken). Dieser permanente Zustand gleicht dem vorübergehenden Larven-Zustande (*Physonula*) der übrigen Physonecten; diese sind alle polygastrisch. Der Stamm ist lang, dünn und röhrenförmig bei den *Apolemiden* und *Agalmiden* (beide mit zwei Reihen von Schwimmglocken), sowie bei den *Forskaliden* (mit vielen Spiralreihen von Nectophoren). Dagegen ist der Stamm verkürzt und sackförmig bei den *Nectaliden* und *Discolabiden* (erstere mit, letztere ohne Deckblätter), sowie bei den *Anthophysiden*. Vielfach verschieden ist in dieser Ordnung die Structur der Pneumatophore und der Nectophoren am Nectosom; ebenso die Bildung der Tentakeln und Tentillen am Siphosom. Diese mannichfaltigen Modificationen werden zur Unter-

scheidung der zahlreichen Genera benutzt, deren phylogenetischer Zusammenhang sich mit grosser Wahrscheinlichkeit aus ihrer vergleichenden Morphologie und Ontogenie ergibt.

### § 98. Dritte Ordnung der Siphonophoren:

#### **Auronectae = Auophoridae.**

##### SIPHONANTHEN MIT AUOPHORE.

Siphonophoren mit grosser apicaler Pneumatophore, unterhalb welcher ein Kranz von Nectophoren steht, und in der dorsalen Mittellinie desselben eine eigenthümliche Auophore. Siphosom mit verdicktem, rübenförmigem Truncus, dessen knorpelharte Gallertmasse von einem dichten Canalnetz durchzogen ist. Am Truncus viele Kränze von Cormidien, jedes mit einem Siphon und einem Tentakel. Primäre Larve eine bilaterale Siphonula.

Die Ordnung der Auronecten oder *Auophoriden* umfasst eine Anzahl von merkwürdigen, erst neuerdings bekannt gewordenen Siphonophoren, welche sich durch auffallende Merkmale von allen anderen Ordnungen der Classe unterscheiden und in eigenthümlicher Weise an das Leben in der Tiefsee angepasst sind. Das Nectosom vereinigt in sich die grosse voluminöse Pneumatophore der *Cystonecten* und den Kranz von Schwimmglocken, der sich bei einigen *Physonecten* findet (*Circaleidae*, *Forskålidae*). Aber von diesen nächstverwandten, ebenso wie von allen übrigen Siphonophoren, unterscheiden sich die Auronecten durch zwei auffallende Merkmale; erstens den Besitz eines eigenthümlichen pneumatischen Organs, der Auophore (wahrscheinlich einer Gasdrüse), und zweitens durch den dicken, rübenförmigen Stamm des verkürzten Siphosoms, dessen knorpelharte Gallertmasse von einem dichten Canalnetz durchzogen ist (ähnlich wie das Mesoderm der Alcyoniden). Bei den kleineren und phyletisch älteren Stephaniden (deren Tentakeln einfach sind, ohne Tentillen) ist der dicke Stamm von einem Axencanal durchbohrt; dies ist der primäre Siphon, der sich unten durch den bleibenden Mund öffnet (*Stephalia*, *Stephonalia*). Dagegen ist dieser zugewachsen und verschlossen bei den grösseren und höher entwickelten Rhodaliden (*Auralia*, *Rhodalia*); diese tragen auch zusammengesetzte Tentakeln, mit einer Reihe von Tentillen. Die zahlreichen grossen Schwimmglocken bilden unterhalb der Pneumatophore einen einfachen Kranz bei *Stephalia* und *Auralia*, einen mehrfachen Kranz bei *Stephonalia* und *Rhodalia*.

**§ 99. Vierte Ordnung der Siphonophoren:  
Cystonectae = Pneumatophoridae.**

SIPHONANTHEN OHNE NECTOPHOREN.

Siphonophoren ohne Nectophoren, Aurophoren und Bracteen, mit einer grossen Pneumatophore, welche ein apicales Stigma trägt. Siphosoma mit monostylistischen Gonodendren und Gonopalponen. Primäre Larve eine bilaterale Siphonula.

Die Ordnung der Cystonecten oder *Pneumatophoriden* unterscheidet sich durch den Mangel der Schwimmglocken und die Ausbildung einer grossen, mit Stigma versehenen Pneumatophore von den übrigen Siphonanthen; sie stimmt darin mit der folgenden Ordnung, den *Disconecten* überein. Indessen ist ihre übrige Organisation von derjenigen der letzteren ganz verschieden und schliesst sich vielmehr an diejenige der *Physonecten* an. Wahrscheinlich sind die Cystonecten von einem älteren Zweige der Physonecten durch Verlust der Nectophoren abzuleiten; vielleicht hat diese Ordnung aber auch einen selbständigen Ursprung. Schon die monogastrische Larve (*Cystonula*) entbehrt der primären abfälligen Schwimmglocke, welche alle übrigen Siphonanthen besitzen, und trägt statt dessen am Scheitel des primären Siphon eine grosse Schwimmblase, welche die ungebildete Umbrella der Medusa darstellt; unterhalb dieser sitzt ein einfacher Tentakel. In der monogastrischen Gattung *Cystalia* (Familie der *Cystalidae*) zeigt sich jene Cystonula-Form permanent und geschlechtsreif. Bei allen übrigen Cystonecten entwickeln sich dagegen aus derselben polygastrische Cormen, zusammengesetzt aus zahlreichen Cormidiern. Der Stamm des Siphosoms ist röhrenförmig, sehr lang und dünn bei den *Rhizophysiden* (mit monogastrischen Cormidiern) und den *Salaciden* (mit polygastrischen Cormidiern). Dagegen ist der Stamm sackförmig, sehr weit und verkürzt bei der *Epibulidae* und *Physalidae*; bei den Epibuliden bilden die Cormidiern einen Spiralkranz an der Basis der subverticalen Schwimmblase, bei den Physaliden sitzen sie dichtgedrängt in vielfachen Reihen an der Bauchseite des Stammes, in dessen Rückenseite die Pneumatophore eingedrungen ist.

**§ 100. Fünfte Ordnung der Siphonophoren:  
Disconectae = Discophoridae.**

DISCONANTHEN MIT CENTRADENIA UND TRACHEEN.

Siphonophoren mit discoidalem Stamm, welcher eine polythalame (ursprünglich achtstrahlige) Pneumatophore einschliesst. Am Rande der Scheibe ein Kranz von Tentakeln; auf der Unterseite ein grosser steriler

Central-Siphon, umgeben von zahlreichen Gonostylen, welche Medusen produciren. Zwischen Pneumatophore und Central-Siphon eine eigenthümliche voluminöse Drüse (Centradenia). Nectophoren, Aurophoren und Bracteen fehlen. Primäre Larve eine octoradiale Disconula.

Die Ordnung der Disconecten oder *Discophoriden* entfernt sich durch ihre gesammte Organisation und Ontogenie so weit von den übrigen Siphonophoren, dass wir für sie einen ganz selbständigen Ursprung annehmen müssen; wir haben daher die letzteren als *Siphonanthae* den ersten als *Disconanthae* gegenüber gestellt. Beide Legionen oder Subklassen haben nur den allgemeinen Charakter aller Siphonophoren gemeinsam: es sind „schwimmende Cormen von polymorphen Hydromedusen“. Allein in der gesammten Entwicklung und Ausbildung der Personen verhalten sich beide Legionen völlig verschieden: Der Stamm oder Truncus wird bei den Disconanthen von der Umbrella der primären Meduse gebildet, bei den Siphonanthen dagegen von ihrem Manubrium; die polymorphen Personen sprossen bei ersteren aus der Subumbrella hervor, bei letzteren aus dem Manubrium; die primäre Larve ist bei den ersten octoradial, bei den letzteren bilateral. Ausserdem besitzt die Ordnung der Disconanthen in ihrer eigenthümlichen Centraldrüse (Centradenia), in den Tracheen, welche von der radial gekammerten Pneumatophore in die erstere hineinwachsen, in der Structur der Umbrella und der Tentakeln, in der concentrischen Anordnung der Knospen u. s. w. besondere Merkmale, welche sie scharf allen Siphonanthen gegenüberstellen.

Als Stammgruppe der Disconecten betrachten wir die monogastrischen *Discaliden*, bei welchen der centrale Siphon allein Nahrung aufnimmt, während die umgebenden Palponen nur Medusen produciren; Schirm und Schwimmblase sind hier kreisrund, ihre Structur regulär-octoradial. Dieselbe Form haben auch die *Porpitiden* bewahrt; sie unterscheiden sich von ersten nur dadurch, dass die Palponen (oder Blastostyle) Mundöffnungen erhalten haben und so zu secundären Siphonen geworden sind. Aus den regulär-radialen Porpitiden haben sich später die amphitheceten *Velelliden* entwickelt, und zwar durch Ausbildung eines Segels auf der Exumbrella.

#### Vierte Classe der Cnidarien:

### § 101. Ctenophorae. Rippenquallen.

(*Vibrantes. Ciliogradae. Kammquallen.*)

PLANKTONISCHE SPECIALISTEN-GRUPPE DER VIBRANTEN HYDROZOOEN.

Freischwimmende Cnidarien-Personen von amphithect-vierstrahliger Grundform, mit acht adradialem

„Rippen“ oder Meridian-Reihen von wimpernden Ruderplättchen. Acht Rippengefäße entspringen paarweise aus einem „Trichter“, über welchem am Aboral-Pol ein Acroganglion mit Statocyste liegt.

Die Classe der Ctenophoren bildet eine circumscripte, nicht sehr formenreiche Gruppe von pelagischen Cnidarien, welche in vielen Verhältnissen von den übrigen Nesselthieren abweicht; ihre phylogenetischen Beziehungen sind sehr interessant, aber auch sehr schwierig festzustellen. Nicht weniger als drei verschiedene Hypothesen sind über ihren Ursprung aufgestellt worden; bald sind die *Hydromedusen*, bald die *Anthozoen*, bald die *Turbellarien* als die nächsten Verwandten und zugleich als die unmittelbaren Ahnen der Ctenophoren in Anspruch genommen worden. Indem wir der ersten Hypothese hier den Vorzug geben, stützen wir uns zunächst darauf, dass die Ctenophoren mit den Hydromedusen in folgenden wichtigen Punkten übereinstimmen: 1) im vierstrahligen Körperbau (der hier stets, wie auch bei vielen Hydromedusen, zweischneidig modifiziert ist); 2) in der allgemeinen Configuration des Gastrocanal-Systems; 3) in der Entwicklung der Gonaden längs der Radial-Canäle; 4) in der Bildung der Sexualzellen aus dem Exoderm; 5) in dem gänzlichen Mangel von Gastral-Filamenten.

Alle Ctenophoren leben als einzelne Personen schwimmend im Meere und haben in Folge dessen die hyaline Beschaffenheit der pelagischen Glasthiere angenommen; ihr Körper ist äusserst zart, weich und wasserreich, meist vollkommen durchsichtig. Nur sehr wenige Formen (die *Ctenoplaneen*) haben sich an kriechende Lebensweise auf dem Meeresboden gewöhnt und haben dadurch ein opakes compacteres Parenchym erworben. Die kriechende Ortsbewegung auf der abgeplatteten Oralfläche gleicht bei den Letzteren derjenigen der Turbellarien (Polycladen). Die gewöhnliche schwimmende Locomotion der Ctenophoren ist ganz eigenthümlich und sehr verschieden von derjenigen der Medusen; sie besteht in einem sanften und gleichmässigen Hingleiten durch das Wasser, welches durch einen hochentwickelten Flimmer-Apparat vermittelt wird. Ueber die Oberfläche des rundlichen, meist eiförmigen oder birnförmigen Körpers ziehen acht adradiale Meridian-Reihen von grossen Flimmer-Plättchen, die aus verwachsenen Wimperzellen entstanden sind: Durch diese Einrichtung entfernen sich die Ctenophoren von allen anderen Cnidarien, ebenso durch die Ausbildung eines Acroganglion und von vier perradialen Sinnesorganen am Scheitelpol, ferner dadurch, dass frühzeitig aus dem Entoderm der Gastrula eine krenzförmige Mesoderm-Platte sich abscheidet, die grösstentheils zur Bildung von glatten Muskelzellen und Connectivzellen in dem voluminösen

Gallertgewebe verwendet wird. Auch in histologischer Beziehung zeigen die Ctenophoren Eigenthümlichkeiten, welche den übrigen Cnidarien fehlen; die Nesselzellen der letzteren werden durch eigenthümliche Klebzellen ersetzt.

Aus diesen und anderen Gründen hat man neuerdings die Ctenophoren als selbständiges Cladom von den beiden Hauptstämmen der Hydrozoen und Scyphozoen abgetrennt, und als dritte Hauptgruppe der Nesselthiere hingestellt; oder man hat sie den Turbellarien ange-reiht. Wenn wir diesem Vorgange hier nicht folgen, sondern die Ctenophoren als einen divergenten, frühzeitig specialisierten Seitenzweig der Hydrozoen betrachten, so geschieht es, weil uns die überwiegende Mehrzahl der ontogenetischen und morphologischen Gründe dafür zu sprechen scheint.

### § 102. Grundform der Ctenophoren.

Die äussere Gestalt der Ctenophoren ist meistens birnförmig oder melonenförmig, bisweilen fast kugelig, selten bandförmig zusammengedrückt. Der Querschnitt des Körpers ist meistens elliptisch, oft achteckig, bisweilen kreisrund. Die Grundform ist eine sehr charakteristische, in der ganzen Classe streng erbliche. Stets ist der Körper der Ctenophoren-Person aus vier Parameren zusammengesetzt, von welchen je zwei benachbarte verschieden, je zwei gegenständige congruent sind. Jedes Paramer oder jeder Quadrant besteht aus zwei spiegelgleichen Antimeren. Die geometrische Grundform des Körpers ist demnach die Rhomben-Pyramide. Indessen sind auf der Oberfläche des Körpers eine Anzahl wichtiger Organe in der Achzahl entwickelt, so dass die acht Antimeren als homotypische Theile erscheinen; mit Rücksicht hierauf sind die Ctenophoren auch als zweischneidig-achtstrahlige Thiere bezeichnet worden, ihre stereometrische Grundform als „achtseitige amphithecte Pyramide“. Anderseits ist dieselbe Grundform als „zweistrahlig“ oder „doppelt-symmetrisch“ aufgefasst worden, weil jede der beiden verticalen Kreuzebenen (sagittale und laterale) den Körper in zwei congruente (nicht nur in spiegelgleiche) Hälften zerlegt. Keine dieser beiden extremen Auffassungen drückt die promorphologischen Eigenthümlichkeiten der Ctenophoren-Form richtig aus. Vielmehr ist dieselbe, besonders mit Rücksicht auf ihre Entwicklung, als amphithec-tvierstrahlige Grundform zu bezeichnen.

Die wichtigsten Organe sind im Körper der Ctenophoren stets dergestalt verteilt, dass die vierstrahlige und zugleich zweischneidige Grundform rein ausgeprägt ist. Die verticale Hauptaxe ist die

Axe der grossen Schlundhöhle und der kleineren über ihr liegenden Magenhöhle (oder Trichterhöhle); oberhalb der letzteren, am Apical-Pol, liegt das Nervencentrum mit dem axialen Sinnesorgan; unten am Oralpol liegt die weite Mundöffnung. Meistens ist die allopole verticale Hauptaxe länger als die beiden horizontalen isopolen Kreuzaxen; von diesen ist gewöhnlich die sagittale oder mediane länger als die transversale oder laterale, seltener umgekehrt. Da die beiden Kreuzaxen gleichpolig sind, so ist die Dorsalhälfte des Körpers von der ventralen nicht verschieden; ebenso ist die rechte Hälfte der linken congruent.

Von den beiden verticalen Kreuzebenen kann die Sagittal-Ebene oder Median-Ebene als „Schlund-Ebene“ bezeichnet werden, da in ihr der grösste Durchmesser des lateral comprimirten Schlundrohrs liegt (ähnlich wie bei den meisten Corallen); demnach verläuft auch der Mundspalt sagittal; wenn sich an den beiden Mundwinkeln desselben (bei den Lobaten) je ein Mundlappen entwickelt, so ist der eine von diesen dorsal, der andere ventral. Senkrecht gekreuzt wird die sagittale von der Frontal-Ebene (oder Lateral-Ebene); in dieser liegen die beiden lateralen Tentakeln und Tentakel-Taschen (rechte und linke), sowie der grösste Durchmesser der Trichterhöhle; sie wird daher auch „Trichter-Ebene“ genannt. Durch die horizontale Kreuzebene oder die Zonar-Ebene (auch Aequatorial-Ebene genannt) wird die Ctenophore in zwei verschiedene Hauptstücke zerlegt: die Basalhälfte oder der Oral-Theil enthält Mund und Schlund; die Acralhälfte oder der Aboral-Theil schliesst Trichter und Sinnesorgane ein.

Die Organe, welche in den beiden verticalen Kreuzebenen liegen, sind als perradiale zu bezeichnen; schon im Embryo werden frühzeitig die 4 Mesoderm-Streifen kreuzförmig in diesen 4 Radien erster Ordnung angelegt. In der Mitte zwischen ihnen erscheinen 4 Entoderm-Taschen (als Ausstülpungen des Urdarms), diese sind demnach interradial und bezeichnen die Strahlen zweiter Ordnung. Später theilen sich dieselben an der Peripherie gabelförmig und liefern so die 8 adradialen Rippen-Canäle, welche als Meridian-Gefässe an der Oberfläche unter den 8 äusseren Flimmerkämmen verlaufen und als deren Ausstülpungen sich die 8 Paar Zwittrerdrüsen entwickeln. In den promorphologischen Beziehungen, welche durch diese Vertheilung der ursprünglich vierstrahlig angelegten Haupt-Organe bestimmt werden, gleichen die Ctenophoren vollständig jenen Formen der vierstrahligen Hydromedusen (besonders der Anthomedusen), welche nur ein Paar gegenständige laterale Tentakeln besitzen (unter den Cladonemiden *Gemmaria* und *Ctenaria*).

### § 103. Gastrocanal-System der Ctenophoren.

Bei allen Ctenophoren zeigt das Gastrocanal-System im Wesentlichen denselben Bau, welcher sich auf die Verhältnisse einer amphicteten vierstrahligen Hydromeduse zurückführen lässt. Die weite Mundöffnung führt in eine geräumige exodermale Schlundhöhle (die der Schirmhöhle der Hydromedusen verglichen werden kann); im Grunde der letzteren führt eine „Schlundpforte“ (Pylorus — ursprünglich der Urmund der jungen Larve —) in den eigentlichen entodermalen Magen, der gewöhnlich als Trichter bezeichnet wird. Aus der Peripherie des Trichters entspringen 4 interradiale, gabelspaltige Canäle, deren Aeste an die 8 Wimperrippen treten und als 8 adradiale Rippencanäle in Meridian-Linien unter denselben verlaufen; meistens treten sie unten am Munde durch einen Ringcanal in Verbindung (entsprechend dem Ringcanal am Schirmrande der Medusen). Ausserdem entspricht vielleicht dem „Scheitelcanal“ vieler Anthomedusen ein axialer Canal, welcher von der Trichterspitze oben sich abhebt und gegen die Scheitelplatte verläuft. Dieser „Trichterkanal“ oder Scheitelcanal theilt sich unterhalb des Sinneskörpers in der Sagittalebene gabelspaltig, und jeder Gabelast spaltet sich wieder in zwei laterale Aeste. So entstehen 4 interradiale Trichter-Ampullen, die sich bisweilen (z. B. bei *Callianira*) durch 4 Excretions-Poren oben am Scheitel öffnen (gewöhnlich sind nur 2 gegenständige geöffnet, die 2 anderen geschlossen).

Zu diesen wesentlichen Theilen des Gastrocanal-Systems, die allen Ctenophoren gemeinsam zukommen, gesellen sich noch mancherlei secundäre Erwerbungen. Fast alle lebenden Formen dieser Classe (— nur die älteste Mertenside, *Haeckelia* ausgenommen —) besitzen 2 gegenständige Schlundcanäle, welche in der Lateral-Ebene liegen und den Breitseiten des Schlundes entlang gegen den Mund verlaufen (unpassend so genannte „Magengefäße“). Die Lobaten sind durch gewundene „Lappencanäle“ ausgezeichnet, welche in den beiden grossen Mundlappen verlaufen. Alle mit Tentakeln versehenen Ctenophoren (— also nur die *Beroideen* ausgenommen —) haben 2 gegenständige laterale Tentakel-Canäle, welche an die Basis der Fangfäden gehen. Die beiden Ordnungen der *Beroideen* und *Ctenoplanteen* zeichnen sich durch die Entwicklung eines reich verästelten peripheren Canal-Systems in der Körperwand aus, welches den drei übrigen Ordnungen fehlt.

Die grosse Schlundhöhle (*Pharynx, Stomodaeum*) ist bei den Ctenophoren, ebenso wie bei den Anthozoen, Platoden und Bilaterien, eine secundäre Einstülpung des Exoderms und darf daher nicht (wie

noch oft geschieht) als „Magenhöhle“ bezeichnet werden. Sie ist stets mehr oder weniger stark lateral comprimirt und in der Sagittal-Richtung taschenförmig ausgedehnt; daher erscheint der geschlossene Mund als ein langer sagittaler Spalt. Die kleinere Trichterhöhle (*Infundibulum*) oder der eigentliche, vom Entoderm ausgekleidete „Centralmagen“ ist umgekehrt sagittal comprimirt und daher in der Lateral- und Frontal-Ebene ausgedehnt („Trichter-Ebene“). Die verschliessbare Schlundpforte („*Pylorus*“), durch welche der Schlund mit dem centralen Magen communicirt, ist der Urmund der Gastrula. Die 4 interradialen Hauptcanäle entspringen ursprünglich und gewöhnlich getrennt aus dem Centralmagen; wenn jedoch die lateralen Organe (und besonders der Tentakel-Apparat) sich sehr stark ausbilden, wie bei den Cydippeen, so verschmelzen jederseits 2 Canäle im Proximaltheil zu einem perradialen (lateralen) Hauptstamm; es entspringen dann aus dem Trichter direct nur 2 gegenständige (laterale) Hauptcanäle, die sich doppelt gabelspaltig theilen. Die 8 Rippencanäle sind ursprünglich gleich; oft entwickeln sich später die 4 submedialen stärker als die 4 sublateralen.

Die Gonaden der Ctenophoren zeigen eine sehr characteristische, streng erbliche Bildung. Jeder der 8 adradialen Rippen-Canäle liefert die Grundlage einer langgestreckten Zwittrdrüse, indem sich an seinem einen Rande Ovarien, am anderen Rande Spermarien in Form kleiner Blindsäckchen (aus dem Exoderm) entwickeln. Die 8 Eierstücke sind den 4 Perradien zugekehrt, die 8 Hoden hingegen den 4 Interradien; somit sind die 8 Intercostalfelder (oder die Meridian-Platten zwischen den 8 Flimmerrippen) abwechselnd weiblich und männlich; 4 perradiale weibliche Octanten alterniren mit 4 interradialen männlichen. Die reifen Gonidien fallen in die Rippencanäle, gelangen von da in den Trichter und den Schlund, und durch den Mund nach aussen. Bei den Cestoideen werden nur die 4 submedialen Rippen geschlechtsreif, während die 4 sublateralen steril bleiben. Die Entwicklung der Geschlechtsproducte aus dem Exoderm und über den Seitenästen der Radial-Canäle gleicht ganz derjenigen mancher Hydro-medusen (*Ptychogena*, *Gonionemus*).

#### § 104. Neurodermal-System der Ctenophoren.

Im Gegensatze zu dem entodermalen Gastrocanal-System der Ctenophoren, welches sich morphologisch leicht auf dasjenige der Hydromedusen zurückführen lässt, zeigt ihr exodermales Neurodermal-System höchst eigenthümliche, für die Classe durchaus characteristische Bildungs-Verhältnisse. Bei den Medusen ist das Centralorgan dieses

Systems ein Nervenring am Schirmrande (— welcher eventuell dem Mundrande der Ctenophoren entsprechen würde —), und mehrere (mindestens vier) Sinnesorgane sind radial an diesem Nervenring verteilt. Bei den Ctenophoren kommt diese Einrichtung niemals vor; dagegen liegt allgemein ein einziges axiales Sinnesorgan oben am Scheitelpol, und von diesem „*Acral-Sensillum*“ gehen folgende peripherie Nervenorgane ab: 1) zwei gegenständige Polplatten (Riechorgane) in der Sagittal-Ebene; 2) zwei gegenständige Tentakel-Nerven in der Lateral-Ebene; 3) vier interradiale Flimmerrinnen, welche nach kurzem Verlaufe sich gabeln und in die acht adradialen Wimperrippen fortsetzen. Alle diese Centralorgane des Nervensystems sind differenzierte Theile des Exoderms und liegen oberflächlich im Epitel, scheinen aber mit einem continuirlichen, sehr feinen Nervenplexus in Verbindung zu stehen, der das ganze Mesoderm durchzieht. Auf die Existenz dieses Plexus schliessen wir aus physiologischen Gründen, insbesondere aus der Coordination und Correlation der Bewegungen, sowie aus der Centralisation der Empfindung und der Reflex-Thätigkeit.

Das axiale Nerven-Centrum besteht aus dem scheitelständigen Sinnesorgan oder dem *Acral-Sensillum* und einer vierlappigen, dessen Basis bildenden Epitel-Platte; letztere kann als Scheitelknoten (*Acroganglion*) bezeichnet und dem gleichnamigen Nerven-Centrum der Turbellarien (— und weiterhin der Helminthen —) verglichen werden. Auf dieser „Scheitel-Platte“ ruht ein dünnwandiges kugeliges, oben offenes Bläschen, welches früher als Hörbläschen (*Otocystis*) betrachtet wurde, auf Grund neuerer Experimente aber mit mehr Recht als „Gleichgewichts-Organ“ (*Statocystis*) angesprochen wird. Innerhalb desselben entspringen von der Scheitelplatte 4 interradiale elastische Federn; diese empfindlichen, gegen die Hauptaxe concav gekrümmten „Tragfedern“ tragen an ihrem apicalen Ende einen kugeligen, aus Körnern zusammengesetzten Statolithen (früher *Otolithen*). Be merkenswerth ist, dass dieses acrale Sensillum sehr frühzeitig in der jugendlichen Larve auftritt und zwar zuerst in Form von 4 getrennten interradialen Statolithen, die erst später im Centrum zusammen treten und durch Apposition neuer (in Zellen gebildeter) Körner verstärkt werden. Die Hauptfunction dieses statischen Sinnesorgans besteht in der Regulirung des normalen Gleichgewichts (mit verticaler Haltung der Hauptaxe: Geotropismus).

Als 4 perradiale Sinnesorgane der Ctenophoren betrachten wir die 2 sagittalen Polplatten und die 2 lateralen Tentakeln. Die ersten entwickeln sich zu ovalen oder lanzettförmigen Riechgruben; ihr concaves „Polfeld“ (mit Platten-Epitel bedeckt) ist von einem erhöhten Ringe, dem Riechwulste, umgeben; dieser zeichnet sich

durch chemotropisches Cylinder-Epitel aus und ist bei den scharf riechenden Beroideen mit verästelten Riechplatten besetzt. Als empfindliche Tastorgane (und zugleich Fangorgane) fungiren die langen lateralen Tentakeln oder „Senkfäden“. Nur bei der alten *Haeckelia* sind sie einfach, sonst stets halbgefiedert oder mit einer Reihe von Tentillen besetzt. Bemerkenswerth ist, dass die beiden lateralen Tentakeln bei den jugendlichen Larven der Ctenophoren hoch oben zu beiden Seiten der Statocyste angelegt werden und hier mit den (in der gleichen horizontalen Transversal-Ebene liegenden) sagittalen Polplatten alterniren. Vielleicht darf man daraus schliessen, dass auch diese letzteren ursprünglich durch Arbeitswechsel aus Tentakeln entstanden sind, und dass die Stammformen der Classe, die *Proctenophoren*, 4 perradiale Tentakeln besassen (vergl. § 106).

Die 4 interradialen Neuroglyphen oder „Wimperrinnen“, welche mit diesen 4 perradialen Sensillen alterniren, entspringen von der Basis der 4 Tragfedern des Statolithen; sie theilen sich alsbald in je 2 divergirende Gabeläste, und diese setzen sich continuirlich in die 8 adradialen Wimperrippen fort. Auch diese betrachten wir nicht bloss als Bewegungsorgane, sondern zugleich als empfindliche Sinneswerkzeuge, wie sich aus ihrer lebhaften Reflex-Action ergiebt.

Die 8 adradialen Wimperrippen oder Flimmerkämme (*Ciliostae*), welche alle Ctenophoren schon äusserlich auf den ersten Blick erkennen lassen, bestehen aus je einer Meridian-Reihe von grossen Ruderplättchen, die aus verklebten Wimperreihen entstanden sind; es sind die grössten und vollkommensten Flimmerapparate, die in der organischen Welt überhaupt vorkommen. Ihre physiologische Bedeutung ist sehr gross, indem sie mehrere wichtige Functionen gleichzeitig vermitteln: die Locomotion, die Tastempfindung, die Respiration (indem durch ihre Bewegungen immer neues Wasser der Körperoberfläche zugeführt wird). Die eigenthümliche gleitende Schwimmbewegung der Ctenophoren wird ausschliesslich durch den Schlag dieser zahlreichen Ruderplättchen vermittelt; die Muskeln des Mesoderms dienen nur zur Formveränderung des Körpers und zur Bewegung einzelner Organe. Ihre morphologische Deutung ist schwierig. Leitet man die Ctenophoren von Hydromedusen ab, so kann man die 8 Wimperkämme der ersteren aus 8 adradialen Flimmerstreifen der Exumbrella entstanden denken, welche bei den jungen Larven mancher Hydromedusen auftreten; ihnen entsprechen 8 permanente adradiale Nesselbänder in der Exumbrella einiger Anthomedusen (*Ctenaria*). Ursprünglich sind die 8 Rippen der Ctenophoren von gleicher Grösse und Form, so bei den kugeligen, birnförmigen und cylindrischen Arten, deren Querschnitt kreisrund und beide Kreuzaxen gleich sind (*Pleuro-*

*brachiden, Beroideen, Herpoctenien*). Bei der Mehrzahl jedoch tritt eine Differenzirung der 8 Rippen und ihrer Canäle ein, welche derjenigen der beiden Kreuzaxen entspricht. Die *Mertensiden* und *Callianiriden*, deren Körper sagittal comprimirt ist, besitzen 4 längere sublaterale und 4 kürzere submediale Rippen. Bei den *Bolinaceen* oder *Lobaten* hingegen, mit lateral comprimirtem Körper, sind umgekehrt die 4 submediale Rippen länger als die 4 sublateralen; noch stärker ausgeprägt ist diese Differenz bei den bandförmigen *Cestoideen*.

### § 105. Ontogenie der Ctenophoren.

Alle Ctenophoren pflanzen sich ausschliesslich auf geschlechtlichem Wege fort, und ihre *Hypogenesis* bietet keinerlei directen Anhalt dafür, dass früher bei ihren älteren Ahnen *Metagenesis* existirt hat, und dass sie gleich den Hydromedusen ursprünglich von sessilen Hydropolyphen abstammen. Allein auch bei zahlreichen Medusen ist dasselbe der Fall, so bei allen *Trachylinen* (*Trachymedusen* und *Narcomedusen*); und doch nehmen wir an, dass sie gleich den *Leptolinen* (*Anthomedusen* und *Leptomedusen*) ursprünglich von Hydropolyphen abstammen, und dass nur durch abgekürzte Vererbung die Polypen-Generation unterdrückt und aus gefallen ist. Dasselbe könnte also auch für die Ctenophoren geltend gemacht werden; um so mehr, als so zahlreiche Analogien (— vielleicht Homologien —) im Körperbau der Letzteren und der Ersteren existiren.

Die *Gastrulation* der Ctenophoren beginnt mit einer totalen inäqualen Furchung. Die 4 ersten (durch 2 auf einander senkrechte, perradiale Kreuzebenen getrennten) Blastomeren sollen die Mutterzellen der 4 Parameren oder Körperquadranten sein (?). Nachdem dieselben durch 2 neue (interradiale?) Meridian-Ebenen halbiert sind, zerfällt jedes der 8 gleichen Blastomeren in ein basales grösseres Macromer (Entoderm) und ein acrales kleineres Micromer (Exoderm). Die 8 kleineren Mutterzellen des Exoderms vermehren sich viel rascher als die 8 grösseren Mutterzellen des Entoderms und umwachsen die letzteren haubenförmig (*Amphigastrula epibolica*). Nachdem der kleine Urdarm durch Invagination sich dem Acrapol genähert hat, erfolgt am Basalpol (am Urmund) eine zweite Einstülpung, welche den exodermalen Schlund bildet; der Urdarm wird zum „Trichter“. Nachdem 16 oder 32 Entoderm-Zellen gebildet sind, erzeugen dieselben durch Knospung eine kreuzförmige Zellengruppe, die Anlage des Mesoderms. Die 4 Schenkel dieses Kreuzes liegen perradial; sie alternieren mit 4 interradialen Gastral-Taschen oder Entoderm-Säcken, welche vom Trichter aus in die 4 Quadranten hineinwachsen. Diese 4 Gastraltaschen treten an die 4 primären Wimperrippen, welche ursprünglich (mit den

4 Neuroglyphen?) interradial angelegt werden und sich erst secundär in 8 adradiale Rippen spalten. Frühzeitig wird sodann am Scheitelpol das axiale Acroganglion mit der Statocyste angelegt, und rings um dasselbe, über dem Mesodermkreuz, die 4 perradialen Sensillen (die sagittalen Polplatten und die lateralen Tentakeln).

Die Larve, welche in dieser Weise bei den meisten Ctenophoren übereinstimmend aus der *Amphigastrula* zu entstehen scheint, gleicht in vielen Stücken den primitiven Formen der Cydippeen, insbesondere der Mertensiden (*Haeckelia*, *Mertensia*). Wir ziehen daraus den Schluss, dass diese Gruppe die ältesten Formen unter den lebenden Ctenophoren enthält, diejenigen, welche sich am wenigsten von der gemeinsamen ausgestorbenen Stammgruppe (*Proctenophorae*) entfernt haben. Die Metamorphose, welche diese *Mertensia*-förmige Larve in den verschiedenen Ordnungen erfährt, ist zum grossen Theil palingenetisch, durch progressive Vererbung bedingt; sie deutet nach dem biogenetischen Grundgesetze den Weg an, auf welchem sich die divergent modifizierten Ctenophoren-Gruppen aus der primären Stammgruppe der ältesten Cydippeen historisch entwickelt haben.

### § 106. Ursprung der Ctenophoren.

Alle lebenden Ctenophoren stimmen in den wesentlichen Grundzügen der Organisation und Entwicklung so sehr überein, dass es verhältnismässig leicht gelingt, sie auf eine gemeinsame Stammform der ganzen Classe zurückzuführen. Diese Urctenophore (*Archictenia*) findet ihren Platz in der Ordnung der *Cydippeen*, in der Familie der *Mertensiden*, und dürfte die Merkmale der Gattungen *Haeckelia* (*Euchlora*) und *Pleurobrachia* (*Cydiipe*) vereinigt haben. Wir stellen sie uns vor als eine kugelige, ellipsoide oder eiförmige Person mit kreisrundem Querschnitt; die beiden Kreuzaxen sind gleich und die 8 Rippen von gleicher Länge. Das Gastrocanal-System ist sehr einfach: die 8 Rippen-Canäle gleich lang, unverästelt, unten blind geendigt; Ringgefäß und Schlundcanäle fehlen. Der Scheitelecanal spaltet sich in 4 interradiale Trichteranäle von gleicher Form und Grösse, die sich oben durch 4 Excretions-Poren öffnen. Die 4 interradialen Hauptgefässe verhielten sich bei der *Archictenia* wahrscheinlich wie bei den *Bolinaceen* und entsprangen getrennt aus dem Trichter, um sich dann in gleichen Abständen zu gabeln und die adradialen Aeste für die 8 Rippen abzugeben. Den bilateralen Ursprung der 4 Hauptgefässe, durch Gabeltheilung von 2 gegenständigen Lateral-Aesten des Trichters, wie er sich bei den *Cydippeen* findet, betrachten wir als secundär entstanden, durch die ausnehmend starke Entwicklung der beiden

Tentakeln und ihrer Tentakel-Säcke bedingt. Bei *Archictenia* waren diese lateralen Organe wahrscheinlich viel schwächer entwickelt und standen hoch oben am Trichter, mit den beiden sagittalen Polplatten alternirend. Wollten wir in unserer hypothetischen Construction der „Urcetenophore“ noch einen Schritt weiter zurückgehen, so würden wir annehmen, dass auch diese Polplatten Tentakeln trugen, und dass somit 4 perradiale Tentakeln den Trichter umstanden. Möglicherweise alternirten mit diesen früher 4 interradiale Tentakeln, an welche die „Aurikeln“ der *Lobaten* erinnern. In jedem Falle dürfen wir annehmen, dass die vierstrahlige Grundform (obwohl bereits amphithect modifizirt) bei jener *Archictenia* stärker hervortrat als bei allen Ctenophoren der Gegenwart, und dass die specielle Differenzirung der paarigen Organe weniger ausgeprägt war. Als selbständige Ordnung würden diese Proctenophoren die gemeinsame Wurzelgruppe darstellen, aus deren divergenten Aesten die fünf heute lebenden Ctenophoren-Ordnungen sich abgezweigt haben. Am wenigsten von ihr entfernt haben sich die *Cydipteen*, am meisten die *Beroideen* (durch Verlust des Tentakel-Apparates); mitten inne stehen die beiden verwandten Ordnungen der *Bolinaceen* und *Cestoideen*, die sich durch die eigenthümliche Entwicklung sagittaler Fortsätze auszeichnen. Als selbständigen Seitenzweig der *Proctenophoren* betrachten wir die *Ctenoplanteen*, welche die schwimmende pelagische Lebensweise mit der kriechenden benthonischen vertauscht haben.

Viel schwieriger, als diese Construction eines monophyletischen Stammbaums der bekannten Ctenophoren, ist die Beantwortung der Frage nach dem Ursprung ihrer gemeinsamen hypothetischen Stammform und die Ableitung derselben von einer anderen bekannten Thiergruppe. In dieser Beziehung kommen drei phylogenetische Hypothesen in Betracht, die wir gesondert betrachten wollen, und die sich stützen auf die nahen morphologischen Beziehungen der Ctenophoren zu drei verschiedenen Thiergruppen, zu den *Hydrozoen*, *Scyphozoen* und *Turbellarien*.

### § 107. Ctenophoren und Hydromedusen.

Die nahe Verwandtschaft der Ctenophoren und Hydromedusen scheint zunächst durch die allgemeine Vergleichung des Körperbaues begründet zu werden, die vierstrahlige Grundform und die Anordnung des Gastrocanal-Systems. Specielle Vergleichungspunkte bieten insbesondere die Anthomedusen und unter diesen die Familie der Cladonemiden. Zwei Gattungen dieser Familie, *Gemmaria* und *Ctenaria*, zeichnen sich durch den Besitz von nur 2 gegenständigen

Tentakeln aus, während die 2 anderen rückgebildet sind; ihre vierstrahlige Grundform ist mithin zweischneidig modifizirt. Während *Gemmaria* die gewöhnlichen 4 einfachen Radial-Canäle besitzt, sind dieselben bei *Ctenaria* gabelspaltig; die 8 adradialen Canäle verbinden sich am Schirmrande durch einen Ringcanal (ähnlich wie bei *Cladonema* und bei vielen Ctenophoren). Ueber diesen 8 Canälen verlaufen in der Exumbrella 8 adradiale Nesselbänder, welche man den 8 Wimperrippen vergleichen könnte. Die beiden Tentakeln von *Ctenaria* sind mit einer Reihe von Nebenfäden besetzt und können jederseits in eine laterale Tasche zurückgezogen werden (wie bei den *Cydippeen*). Eine weitere auffallende Aehnlichkeit entsteht dadurch, dass über dem Magen von *Ctenaria* eine geräumige Scheitelhöhle liegt, die man dem Trichter der Ctenophoren vergleichen könnte. Alle diese Eigenthümlichkeiten kommen einzeln auch bei einigen anderen *Anthomedusen* vor; allein bei *Ctenaria* finden sich dieselben vereinigt, und dadurch schliesst sich diese Cladonemide so nahe an die Cydippeen an.

Auf Grund dieser anatomischen Vergleichung — und zum Theil noch anderer, specieller, morphologischer Parallelen — könnte man die Cydippeen und Proctenophoren von Cladonemiden oder ähnlichen Anthomedusen ableiten, wobei als wichtigstes Causal-Moment ein Arbeitswechsel der Schirmhöhle in Betracht zu ziehen wäre; ihre Schwimmthätigkeit würde sie mit der Verdauungsfuction vertauscht haben, und so zur Schlundhöhle der Ctenophoren geworden sein. Auch manche echte Hydromedusen (namentlich zarte Leptomedusen) haben die Gewohnheit angenommen, den Schirm nach Art eines Hutes seitlich zusammenzuklappen und so kleine Beutethiere festzuhalten, die in die Schirmhöhle hineingelangt sind. Das exodermale Schlundepitel der Ctenophoren würde so aus dem subumbralen Exoderm-Epitel der Hydromedusen entstanden sein; die entodermale Magenhöhle (und Scheitelhöhle) der letzteren würde zur „Trichterhöhle“ der Ctenophoren geworden sein. Die eigenthümlichen 8 Gonaden-Paare der Ctenophoren könnte man auf die Fiederäste der Radial-Canäle zurückführen, welche bei einigen Hydromedusen (*Gonianemus*, *Ptychogena*) als Geschlechtsdrüsen fungiren, bei anderen (*Catablema*, *Ctenaria*) als digestive Drüsen. Die übrigen Analogien beider ähnlichen Formen liegen so klar zu Tage, dass die phylogenetische Ableitung einer *Cydippe*-ähnlichen Proctenophore von einer *Ctenaria*-ähnlichen Anthomeduse (— vielleicht auch einer *Ptychogena*-ähnlichen Leptomeduse? —) keinerlei Schwierigkeiten darbietet.

Anders dagegen gestaltet sich diese nahe Beziehung, wenn wir den feineren histologischen Bau und die Ontogenese beider Formen vergleichen. *Ctenaria* ist gleich der nahe verwandten *Cladonema* von

Tubularia-Polyphen abzuleiten; noch heute steht letztere in Generationswechsel mit *Stauridium*. In der Hypogenese der Ctenophoren findet sich keine Andeutung dafür, dass dieselbe aus einer ähnlichen Metagenese durch abgekürzte Vererbung (— Ausfall der Polypen-Generation —) entstanden sei. Indessen lässt sich diese letztere dennoch hypothetisch annehmen, mit demselben Rechte wie bei den hypogenetischen Hydromedusen (*Trachylinen* = Trachymedusen und Narcomedusen). Die pelagische (grossenteils oceanische) Lebensweise der Ctenophoren würde diese Abkürzung der Entwicklung ebenso wie bei den *Trachylinen* und bei *Pelagia* erklären. Die Annahme einer solchen exclusiv pelagischen, seit Millionen von Jahren erblich gewordenen Lebensweise würde auch, in Zusammenhang mit dem Arbeitswechsel der Schirmhöhle, genügend die auffallenden morphologischen Veränderungen erklären, welche bei der allmählichen Umbildung der Hydromedusen in die Ctenophoren stattgefunden haben müssten. Diese würden vor Allem die höhere Ausbildung der Exumbrella betreffen und die Verlagerung wichtiger animaler Organe, welche vom Schirmrande der Hydromedusen (== dem Mundrande der Ctenophoren) allmählig auf der Aussenfläche des Schirms und auf dieser centripetal gegen den Scheitelpol hinauf wandern. Hierbei ist aber daran zu erinnern, dass auch bei einem Theile der Craspedoten (besonders Narcomedusen: Peganthiden, Aeginiden) eine ähnliche Wanderung der Tentakeln und der Hörbläschen, sowie anderer Randorgane stattfindet. Auch das ausgezeichnete Wimperkleid der Ctenophoren würde sich als eine weitere Entwicklung eines allgemeinen (oder auf 8 Meridian-Bänder beschränkten) Flimmerkleides auffassen lassen, welches sich noch in den jugendlichen Larven einiger Craspedoten erhalten hat. Für die Beurtheilung des apicalen Sinnesorganes der Ctenophoren und seiner Phylogenie ist auch die ontogenetische Thatsache sehr wichtig, dass der centrale Statolith ursprünglich aus 4 interradialen Anlagen entsteht, welche getrennt unterhalb des Scheitelpols (in den embryonalen Quadranten) liegen und erst nachträglich gegen den letzteren hinauf wandern und sich vereinigen.

Die histologischen Bedenken, welche gegen die Ableitung der Ctenophoren von Hydromedusen erhoben worden sind, scheinen vielleicht schwerer zu wiegen; sie lassen sich aber durch die Annahme beseitigen oder doch beschwichtigen, dass die Abzweigung der Proctenophoren von den Craspedoten zu einer Zeit stattgefunden habe, in welcher die Gewebe der letzteren noch nicht den heute vorhandenen Grad histologischer Differenzirung erlangt hatten. Die Ctenophoren könnten die primitivere Beschaffenheit (namentlich im Bau des Nervensystems) desshalb getreuer durch Vererbung bewahrt haben, weil bei

ihnen frühzeitig die Exumbrella durch die Ausbildung der 8 Wimpernrippen eine grosse locomotorische Bedeutung gewann. Zugleich wanderten die Organe des Schirmrandes (Tentakeln, Otozysten) centripetal in der Exumbrella aufwärts, bis sie zuletzt den (bei der Bewegung nach vorn gerichteten) Apicalpol erreichten.

In neuester Zeit ist vorgeschlagen worden, die Ctenophoren nicht auf *Hydromedusen*, sondern auf schwimmende *Hydropolyphen* (mit 4 oder 8 Tentakeln) zurückzuführen. Durch diese Annahme scheint uns Nichts gewonnen, da die fraglichen schwimmenden Polypen-Ahnen *eo ipso* bereits die Organisation einer einfachen Hydromeduse hätten annehmen müssen. Die hypothetischen Hydropolyphen, welche danach als die unmittelbaren Vorfahren der Ctenophoren zu betrachten wären, müssten bereits die vierstrahlige (oder achtstrahlige) Differenzirung des Gastrocanal-Systems, und damit einen echten Medusen-Character gewonnen haben.

### § 108. Ctenophoren und Anthozoen.

Die anatomische Vergleichung der Ctenophoren mit Anthozoen, und speciell mit Octocorallen, hat zu der Annahme geführt, dass die ersten von den letzteren abstammen möchten und somit einen Zweig des Scyphozoen-Stammes repräsentiren. In manchen neueren Systemen werden demnach die beiden Classen der Ctenophoren und Corallen unter dem Namen *Actinzoa* vereinigt und als solche den niederen und einfacher gebauten *Hydrozoa* gegenübergestellt. Maassgebend für diese Auffassung war in erster Linie die Vergleichung des exodermalen Schlundrohres in beiden Classen. Denkt man sich die 8 interradialen Septen eines schwimmenden achtstrahligen Anthozoen so stark verdickt und ausgedehnt, dass die 8 Magentaschen zwischen ihnen zu schmalen Radial-Canälen reducirt werden, denkt man sich ferner den Tentakelkranz apicalwärts verschoben und stark reducirt, an der Oberfläche der Kelchwand über jedem Canal eine Flimmerrippe entwickelt, und am (ursprünglich festsitzenden!) Apical-Pol einen Sinneskörper entstanden, so würde man das Schema einer primitiven Ctenophore gewinnen. Auch würde die Entstehung der Gonaden längs der Radial-Canäle sich vergleichen lassen. Indessen sind nicht allein die anatomischen und histologischen, sondern auch die ontogenetischen Bedenken, die einer solchen Vergleichung sich entgegenstellen, so gross, dass sie nicht mehr haltbar erscheint.

Annehmbarer könnte die Hypothese erscheinen, dass die Ctenophoren sich ursprünglich aus älteren pelagischen Scyphozoen entwickelt hätten, welche gewissen schwimmenden Anthozoen-Larven ähnlich

organisiert waren. Dabei könnten namentlich jene eiförmigen oder birnförmigen Flimmerlarven der *Actinien* in Betracht kommen, welche noch keine Tentakeln besitzen, wohl aber bereits den eingestülpten exodermalen Schlund und den Kranz von 8 entodermalen Magentaschen, welcher letzteren umgibt. Da bei diesen schwimmenden pelagischen Actinien-Larven der Mund nach hinten gekehrt ist, der Apical-Pol mit seinem Flimmerschopf nach vorn, so könnte dieser letztere sich zu dem acralen Sinnesorgan der Ctenophoren entwickelt haben, während gleichzeitig das Flimmer-Epitel des Exoderms über den 8 Canälen sich stärker entwickelte und die 8 Wimpernrippen lieferte. Die Vertheidiger dieser Hypothese nehmen an, dass jene Scyphozoen-Ahnen der Ctenophoren (und der Anthozoen?) das ursprüngliche Flimmerkleid ihrer Gastraeiden-Ahnen und die pelagische Lebensweise stets beibehielten, und dass sich unter ihren Vorfahren keine festsitzenden Formen befanden.

Gegen diese Hypothese ist zunächst einzuwenden, dass sie in der Ontogenese der Ctenophoren keinerlei Anhaltspunkte findet; diese ist ganz verschieden von derjenigen der Corallen und der Scyphozoen überhaupt. Ausserdem müssen wir auf alle Fälle festsitzende vierstrahlige Ahnen (mit vier Tentakeln und vier Magentaschen) unter den Ahnen der letzteren annehmen, da allein die Annahme der sessilen Lebensweise uns die Entstehung der vierstrahligen Grundform erklärt. Aus demselben Grunde müssen wir sessile vierstrahlige Ahnen auch für die Ctenophoren annehmen; diese sind aber nicht im Stämme der *Scyphozoen*, sondern in dem der *Hydrozoen* zu suchen. Denn die Ctenophoren zeigen keine Spur der gastralnen Taeniolen und Filamente, welche von Anfang für alle Scyphozoen characteristisch sind, im Gegensatze zu den Hydrozoen; auch entwickeln sich ihre Gonaden aus dem Exoderm, wie bei letzteren, während sie bei den Scyphozoen ursprünglich im Entoderm gebildet werden. Vor Allem aus diesen Gründen bleiben wir bei der Ansicht stehen, dass die Ctenophoren von den Hydrozoen abstammen, nicht von den Scyphozoen; dabei setzen wir voraus, dass sie überhaupt dem Stämme der Cnidarien angehören. Wenn man aber letzteres nicht zugeben will, so ist man gezwungen, die Ctenophoren entweder von Turbellarien abzuleiten oder direct von Gastraeiden; in letzterem Falle muss man eine lange Reihe ausgestorbener unbekannter Zwischenformen annehmen, über welche wir uns keine bestimmte Vorstellung machen können.

### § 109. Ctenophoren und Turbellarien.

Die auffallenden morphologischen Aehnlichkeiten, welche zwischen Ctenophoren und Turbellarien bestehen (sowohl hinsichtlich der Anatomie

als der Ontogenie) sind neuerdings vielfach phylogenetisch verwortheit und als Ausdruck naher Stammverwandtschaft gedeutet worden; vielfach hat man darauf hin direct die Abstammung der Turbellarien von den *Ctenophoren* behauptet. Indessen könnten wir auch umgekehrt die letzteren aus den ersten uns entstanden denken. Da nun von den Turbellarien nicht allein die *Helminthen*, sondern auch indirect alle *Bilaterien* (— als divergente Descendenten der letzteren —) abstammen, so würden die Ctenophoren nach der ersten Annahme eine ausserordentlich hohe phylogenetische Bedeutung gewinnen; sie würden zu den älteren Vorfahren aller Bilaterien und somit auch des Menschen gehören. Die Tragweite dieser Hypothese erfordert eine eingehende Prüfung derselben.

Die *Platoden*-Ordnung der Turbellarien kann in zwei Unterordnungen von ziemlich bedeutender morphologischer Differenz eingeteilt werden (§ 158): *Polycladen* und *Vorticaden*. Von diesen sind nur die grösseren und höher organisirten Polycladen den Ctenophoren direct vergleichbar, nicht die kleineren, grossenteils einfacher gebauten Vorticaden. Die nahe Verwandtschaft zwischen den *Polycladen* und Ctenophoren sollte namentlich durch die Ctenoplaneen bewiesen werden, die man als unmittelbare Uebergangsgruppe von den letzteren zu den ersten deutete. Indessen erscheinen uns die beiden, bisher allein (und nur unvollständig) bekannten Ctenoplaneen (*Coeloplana* und *Ctenoplana*) als echte Ctenophoren, die nur durch Anpassung an die kriechende Lebensweise eine starke axiale Abplattung des Körpers erfahren und sich dadurch äusserlich den Turbellarien genähert haben. Die Grundform dieser *Herpocteni* ist, wie bei allen Ctenophoren, rein vierstrahlig-zweischneidig; sie zeigt keine Spur von der echten dipleurischen Grundform, welche alle Turbellarien mit allen Bilaterien theilen. Der Körper dieser letzteren besteht aus einem Antimeren-Paar und ist nur durch eine Ebene (die Median-Ebene) in zwei symmetrisch gleiche Hälften zu zerlegen. Der Körper aller Ctenophoren hingegen besteht aus vier Antimeren-Paaren (§ 102).

Allerdings würde sich der Uebergang der Ctenoplaneen-Form in die Polycladen-Form phylogenetisch dadurch erklären lassen, dass die unbestimmte (allseitig gerichtete) Locomotion der ersten in eine constante (einseitig gerichtete) sich verwandelte. Dabei würde die verticale Hauptaxe der Ctenophoren eine Drehung in der Median-Ebene dergestalt erfahren, dass der Apical-Pol derselben (mit Scheitelganglion und Sinneskörper) nach vorn rückte, dagegen der Basal-Pol (mit Mundöffnung und Schlund) nach hinten. Die unmittelbare Folge einer solchen Axendrehung würde die Ausprägung der dipleurischen Grundform, des Gegensatzes von Bauchseite und Rückenseite sein,

welche bei den Ctenophoren völlig gleich sind. Indessen ist zu bemerken, dass bei allen Polycladen dieser Gegensatz stets dadurch scharf ausgeprägt ist, dass das Scheitelhirn vorn auf der Rückenseite liegt und die von ihm ausgehenden Nerven dipleurisch geordnet sind, gleichviel ob auf ihrer Bauchseite der Mund vorn, in der Mitte, oder hinten liegt.

Die ontogenetischen Beweise für die Abstammung der Turbellarien von den Ctenophoren sind ebenfalls nicht einwandsfrei. Als solche sind betont worden: 1) die Form der Gastrulation; 2) die vierstrahlige Anlage des Mesoderms; 3) die achtstrahlige Form der octolalen Larve. Die inäquale Gastrulation der *Polycladen* hat allerdings mit derjenigen der *Ctenophoren* grosse Aehnlichkeit; allein dieselbe findet sich auch bei mehreren Gruppen von *Bilaterien* (bei verschiedenen Hymeninen und Mollusken), bei denen zunächst 4 gleiche Blastomeren ein Kreuz bilden und darauf 4 grössere vegetale (Mutterzellen des Entoderms) sich von 4 kleineren animalen (Mutterzellen des Exoderms) sondern. Grösseres Gewicht wäre vielleicht der Bildung des vierstrahligen Mesoderms beizulegen, welches in beiden Gruppen auf ähnliche Weise vom Entoderm sich abspaltet. Bei den Ctenophoren haben die 4 perradialen Schenkel dieses Mesoderm-Kreuzes offenbar Beziehung zu den primären Sinnesorganen dieser Thiere, indem die lateralen zu den beiden Tentakeln, die sagittalen zu den beiden Polplatten treten. Bei den Polycladen ist eine solche Beziehung nicht nachweisbar; ob die vierstrahlige Form ihrer Mesoderm-Anlage (die sich bald verwischt) wirklich eine palingenetische Bedeutung hat und im Sinne jener Stammverwandtschaft verwerthet werden kann, ist noch sehr zweifelhaft. Dasselbe gilt auch von der Octolidium-Larve der Polycladen (von der pelagischen „MÜLLER'schen Larve“). Da diese bereits den Gegensatz von Bauch- und Rücken-Fläche — und somit die dipleurische Grundform — deutlich ausgeprägt hat, so können wir die 8 wimpernden Arme derselben, zwei sagittale (— einen dorsalen und einen ventralen —) und drei Paar laterale, nicht ohne Weiteres auf die 8 Wimperrippen der Ctenophoren beziehen, ebenso wenig als die 8 dipleurisch vertheilten Arme mancher Echinodermen-Larven. Gleich diesen letzteren fassen wir auch jene ersten als secundär entstandene Schwimmorgane auf, als Wimperarme, die nur entwickeltere Lappen einer präoralen Wimperschnur darstellen.

Indessen selbst wenn wir diese Bedenken beseitigen und trotz derselben eine nahe Stammverwandtschaft der *Ctenophoren* und *Polycladen* annehmen wollten, so folgt daraus noch keineswegs der Schluss, welchen alle Vertheidiger derselben daraus ziehen: die Abstammung der Turbellarien von Ctenophoren. Wir sind vielmehr der

Ansicht, dass man dieses Verwandtschafts-Verhältniss mit gleichem (oder besserem?) Rechte umkehren und daraufhin die Abstammung der Ctenophoren von Polycladen behaupten könnte. Die ersten würden aus den letzteren durch Anpassung an pelagische Lebensweise entstanden sein und in Folge dieser (seit Jahr-Millionen!) diejenigen Eigenthümlichkeiten erworben haben, welche sie mit anderen pelagischen Thieren (besonders Medusen!) theilen.

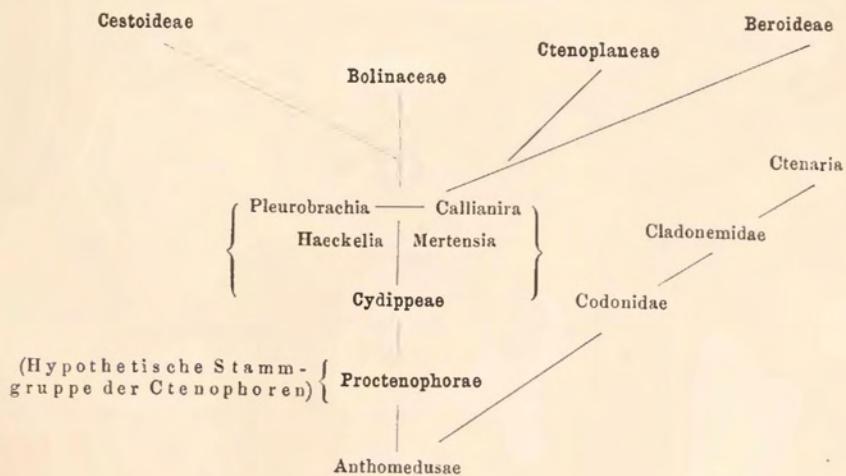
Eine besondere Schwierigkeit ergiebt sich für die Ableitung der Polycladen von Ctenophoren, wenn man die verwandtschaftlichen Beziehungen der ersten zu den übrigen Turbellarien und den Bilaterien in ihren weiteren Consequenzen erwägt. Die Classe der Turbellarien wird allgemein (und wohl mit Recht) monophyletisch aufgefasst. Da nun die nahen morphologischen Beziehungen zu den Ctenophoren nur die grossen und höher organisierten *Polycladen* betreffen, so muss man annehmen, dass die kleineren und einfacher gebauten *Vorticaden* aus den letzteren durch Rückbildung entstanden sind. Für eine solche ist kein genügender Grund gegeben; sie ist aber schon desshalb sehr unwahrscheinlich, weil die Vorticaden zugleich die Stammformen der ältesten Helminthen (und somit aller Bilaterien) enthalten. Ausserdem ist die Entwicklung der Gonaden längs der Radial-Canäle der Ctenophoren gänzlich verschieden von ihrer Anlage bei den Platten, und stimmt vielmehr mit derjenigen bei den Hydromedusen überein.

Wenn man alle diese morphologischen Beziehungen im Zusammenhang überblickt und auf ihre phylogenetische Bedeutung prüft, so gewinnt die Annahme an Wahrscheinlichkeit, dass die angeführten Aehnlichkeiten zwischen Ctenophoren und Turbellarien (*Polycladen*) auf Convergenz beruhen und keinen tieferen palingenetischen Werth haben. Dasselbe kann allerdings auch gegen die auffallenden Aehnlichkeiten zwischen Ctenophoren und gewissen Hydromedusen (*Ctenarien*) eingewendet werden. Aber auch wenn wir eine directe Ableitung der heutigen (bereits specialisirten!) Cydippeen von den Cladonemiden (*Ctenarien*) der Gegenwart nicht annehmen wollen, bleibt immer noch die bedeutungsvolle Uebereinstimmung bestehen, welche die Cydippeen (und besonders ihre Mertensia-Larven) mit den Jugendformen älterer Hydromedusen zeigen: in der vierstrahligen Anlage der wichtigsten Organe, in der allgemeinen Conformation des Gastrocanal-Systems, der Gonaden u. s. w. Diese Analogien scheinen zum Theil wirkliche Homologien zu sein und machen es wahrscheinlich, dass die Ctenophoren von älteren Hydrozoen abstammen.

## § 110. System der Ctenophoren.

I. Legion: <b>Cannocteniae.</b> Rippencanäle einfach, ohne Parenchym-Aeste. Mesoderm gefäßlos.	Rippencanäle mit blin- den Enden, ohne Anastomosen Rippencanäle durch einen oralen Ring- canal anastomo- sirend. Körper late- ral comprimiert. 4 interradiale Haupt- canäle entspringen getrennt aus dem Trichter	Tentakeln mit sack- förmigen Scheiden. Kein Ring-Canal Tentakeln mit Schei- den, Körper band- förmig, mit 2 gegen- ständigen Sagittal- Flügeln Tentakeln ohne Schei- den. Mund mit 2 sagittalen Mund- lappen. 4 inter- radiale Aurikeln	1. Cydippeae (= <i>Saccatae</i> ) <i>Haeckelia</i> <i>Pleurobrachia</i>
II. Legion: <b>Dendrocteniae.</b> Rippencanäle dendritisch verästelt, mit vielen Parenchym-Zweigen. Mesoderm gefäßreich	Kriechende Cteno- phoren mit ver- kürzter Hauptaxe Schwimmende Cteno- phoren mit hoch- entwickeltem Mus- kel- und Gefäß- System	Tentakeln mit Schei- den. Körper schei- benförmig, abge- plattet Tentakeln fehlen (rückgebildet). Riechwülste mit Zotten besetzt	2. Cestoideae (= <i>Taeniatae</i> ) <i>Vexillum</i> <i>Cestus</i>
			3. Bolinaceae (= <i>Lobatae</i> ) <i>Eurhamphaea</i> <i>Eucharis</i>
			4. Ctenoplaneae (= <i>Herpocteniae</i> ) <i>Ctenoplana</i> <i>Coeloplana</i>
			5. Beroideae (= <i>Eurystromae</i> ) <i>Idya</i> <i>Beroe</i>

## Stammbaum der Ctenophoren.



**§ 111. Erste Ordnung der Ctenophoren:**  
**Cydippeae. Saccatae.**

CANTOCENIEN OHNE CIRCORALEN RINGCANAL.

Schwimmende Ctenophoren mit zwei lateralen Tentakeln und sackförmigen Tentakel-Scheiden. Kammsystem einfach, ohne Ringcanal. Mund einfach, ohne Mundlappen. Körper kugelig, eiförmig, ellipsoid oder cylindrisch, oft sagittal comprimirt, mit verlängerter Transversal-Axe.

Die Ordnung der Cydippeen oder *Saccaten* ist unter den heute lebenden Ctenophoren diejenige, welche der gemeinsamen Stammform der ganzen Classe am nächsten steht. Unter Allen besitzen sie die einfachste Bildung des Gastrocanal-Systems, indem die 8 Rippencanäle einfach und am Distalende blind geschlossen sind, ohne zu communiciren. Bei *Haeckelia* (1863, = *Euchlora* 1880), einer der phylogenetisch ältesten und morphologisch einfachsten Formen, bleiben die Tentakeln einfach, während sie bei allen übrigen Ctenophoren mit Seitenfäden (Tentillen) besetzt sind. Auch ist *Haeckelia* die einzige Ctenophore, welche keine lateralen Schlund-Canäle besitzt, und welche noch echte Nesselzellen im Exoderm (und besonders in den Tentakeln) entwickelt, während dieselben bei allen übrigen Thieren dieser Classe durch Greifzellen ersetzt sind. Der Körper der *Pleurobrachiden* (*Cydippe* etc.) ist nahezu kugelig, auf dem Querschnitt kreisrund, und die 8 Rippen sind noch nicht differenzirt. Bei den *Mertensiden* ist der Körper etwas sagittal comprimirt, und die 4 sublateralen Rippen sind länger als die 4 submedialen; bisweilen werden die ersten allein geschlechtsreif, während die letzteren steril bleiben. Bei den *Callianiriden*, welche sich durch stärkere sagittale Compression und den Besitz von zwei apicalen Scheitel-Flügeln auszeichnen, sind alle 4 interradialen Trichter-Ampullen nach aussen geöffnet (durch „Excretions-Poren“); bei allen übrigen Ctenophoren sind nur 2 gegenständige offen, die 2 anderen geschlossen. Da nun auch die Larven der übrigen Ctenophoren in ihrer frühen Jugend Cydippen-Charactere besitzen, betrachten wir diese Ordnung (im weiteren Sinne!) nach dem biogenetischen Grundgesetze als die älteste Gruppe, aus welcher sich die übrigen vier Ordnungen der Classe divergent entwickelt haben.

**§ 112. Zweite Ordnung der Ctenophoren:**  
**Cestoideae. Taeniatae.**

CANNOCTENIEN MIT ZWEI LANGEN SAGITTAL-FLÜGELN.

Schwimmende Ctenophoren mit zwei lateralen Tentakeln und sackförmigen Tentakel-Scheiden. Kammgefässe einfach, mit Ringcanal. Mund einfach, in eine mediane Mundrinne ausgezogen, ohne Mundlappen. Körper bandförmig, lateral comprimirt, mit sehr verlängerter Sagittal-Axe.

Die Ordnung der Cestoideen oder *Taeniaten* umfasst eine geringe Anzahl von Ctenophoren, welche sich äusserlich durch die lange, bandförmige Körperf Gestalt von allen übrigen weit zu entfernen scheinen. Indessen ist diese auffällige Differenz lediglich durch die secundäre Ausbildung von zwei langen, bandförmigen Sagittal-Flügeln bedingt, welche von der ventralen und dorsalen Seite des kleinen spindelförmigen Körpers ausgehen. Auf beiden lateralen Flächen stehen zwei Tentakeln mit Tentakel-Scheiden, wie bei den *Cydippeen*. Die 4 sublateralen Wimperrippen und die zugehörigen adradialen Canäle sind sehr klein und verkümmert; um so stärker entwickelt sind die 4 submedialen Rippen und ihre Canäle, welche sich über die ganze Länge der bandförmigen Sagittal-Flügel erstrecken. Nur diese 4 submedialen Rippen werden geschlechtsreif, während die 4 sublateralen steril bleiben. Die Configuration des Tentakel-Apparates und des Trichters, der directe Ursprung von 4 interradialen Canälen aus demselben, die Bildung der Gefäss-Anastomosen u. A. sind bei den *Cestoideen* ähnlich wie bei den *Bolinaceen*, und machen es wahrscheinlich, dass beide Ordnungen aus einer gemeinsamen Wurzelgruppe der *Cydippeen* entsprungen sind. Dafür spricht namentlich auch die Aehnlichkeit der jugendlichen Larven beider Ordnungen, welche die permanente Organisation der *Mertensiden* vorübergehend zeigen.

**§ 113. Dritte Ordnung der Ctenophoren:**  
**Bolinaceae. Lobatae.**

CANNOCTENIEN MIT ZWEI SAGITTALEN MUNDLAPPEN.

Schwimmende Ctenophoren mit zwei lateralen Tentakeln und basalen Tentakel-Rinnen, ohne sackförmige Tentakel-Scheiden. Kammgefässe einfach, mit Ring-

canal. Mund mit zwei grossen sagittalen Mundlappen (einem dorsalen und einem ventralen). Körper birnförmig oder länglich-rund, lateral comprimirt, mit verlängerter Sagittal-Axe.

Die Ordnung der *Bolinaceen* oder *Lobaten* umfasst eine grosse Zahl von tentaculaten Ctenophoren, die sich vor allen übrigen Ordnungen durch zwei auffallende Merkmale auszeichnen, erstens durch den Besitz von zwei grossen sagittalen Mundlappen und zweitens durch vier interradiale Aurikeln. Die characteristischen Mundlappen, nach welchen die *Lobatae* benannt sind, liegen an den beiden Mundwinkeln und können sich sehr stark entwickeln, so dass sie parallel der Lateral-Ebene sich wie ein dorsaler und ventraler Mantellappen ausbreiten. Die 4 interradialen Aurikeln liegen, ebenso wie die 4 Hauptgefässe, welche am Proximal-Ende der Rippen aus dem Trichter entspringen, am Distal-Ende derselben in den 4 Diagonal-Ebenen und sind vielleicht als Rudimente von 4 interradialen Tentakeln der Proctenophoren zu deuten. In diesen und einigen anderen Beziehungen haben vielleicht die *Bolinaceen* die ursprünglichen Bildungs-Verhältnisse treuer bewahrt als die übrigen Ctenophoren. Dagegen ist die basale Insertion der beiden lateralen Tentakeln und der Mangel einer Tentakel-Scheide wohl nicht in diesem Sinne zu deuten. Anderseits ist das Gefässystem (besonders in den Mundlappen) höher entwickelt als bei den *Cydippeen*. Die jugendlichen Larven der Lobaten gleichen Cydippen und können sich (bei *Eucharis* u. A.) in diesem Zustande fortpflanzen. Diese und andere Thatsachen deuten auf die Abstammung der *Lobaten* von *Saccaten* hin.

#### § 114. Vierte Ordnung der Ctenophoren: Ctenoplaneae. Herpocteniae.

DENDROCTENIEN MIT TENTAKELN, MIT DISCOIDALEM KÖRPER.

Kriechende Ctenophoren mit zwei lateralen Tentakeln und Tentakel-Scheiden. Kammgefässe verstellt, mit Ringcanal. Mund einfach, ohne Mundlappen. Körper scheibenförmig, dorsoventral deprimirt, mit verkürzter Hauptaxe.

Die Ordnung der *Ctenoplaneen* oder *Herpoctenien* gründen wir für jene kriechenden Rippenquallen (*Ctenopiana*, *Coelopiana*), welche die Mundplatte in eine breite, zum Kriechen und Ansaugen dienende Fussplatte verwandelt haben. Zeitweilig thun dies auch

andere Ctenophoren (z. B. *Eucharis* und andere Lobaten, besonders aber *Lampetia* unter den Cydippeen). Aber bei den Herpoctenien ist diese Gewohnheit permanent geworden; die schwimmende Ctenophore hat sich in ein Turbellarien-ähnliches kriechendes Thier verwandelt, und in Folge davon sind auffallende äussere Umbildungen vor sich gegangen. Im Gegensatze zu allen anderen Ctenophoren ist die Hauptaxe sehr stark verkürzt, so dass der Körper die Form einer kreisrunden oder elliptischen Scheibe annimmt; die Länge der beiden Kreuzaxen ist gleich oder wenig verschieden. Der dünne Rand der plauconvexen Scheibe, welcher sich beim Kriechen wellenförmig bewegt (nach Art der *Planarien*), entspricht dem Aequator der übrigen Ctenophoren. Die Mitte der convexen Scheitelfläche nimmt bei *Ctenoplana* ein achtstrahliger, wulstförmig vorspringender Stern ein; von den 8 Armen desselben liegen 4 perradial, 4 interradial. Zwischen denselben liegen in Vertiefungen 8 adradiale Wimperrippen, von derselben Structur, wie bei allen übrigen Ctenophoren. Auch in der wesentlichen Bildung der axialen Organe (unten der abgeplattete Schlund, in der Mitte der Trichter, oben das Acroganglion mit dem Sensillum) stimmen die *Herpoctenien* ganz mit den anderen Ctenophoren überein; ebenso im Besitze von 2 lateralnen gefiederten Tentakeln. Das reich entwickelte Canal-System verhält sich ähnlich dem der *Beroideen*. Wir betrachten daher die *Ctenoplaneen* als echte Ctenophoren, welche von *Cydippeen* abstammen und ihre abweichenden Eigenthümlichkeiten durch Anpassung an kriechende Lebensweise erworben haben (§ 109).

### § 115. Fünfte Ordnung der Ctenophoren:

#### **Beroideae. Eurystomae.**

DENDROCTENIEN OHNE TENTAKELN, MIT OVALEM KÖRPER.

Schwimmende Ctenophoren ohne Tentakeln. Kammgefässe verästelt, mit Ringanal. Mund einfach spaltförmig, ohne Mundlappen. Körper cylindrisch, konisch oder eiförmig, oft lateral comprimirt, mit verlängerter Sagittalaxe.

Die Ordnung der *Beroideen* oder *Eurystomen* erscheint als ein einseitig hoch entwickelter Seitenzweig der Ctenophoren, welcher sich von den übrigen Ordnungen der Classe ziemlich weit entfernt. Die beiden lateralnen Tentakeln, welche allen Anderen zukommen, sind nebst dem ganzen Tentakel-Apparat durch Rückbildung verloren gegangen. Um so vollkommener sind dagegen, als Ersatz, bei diesen

räuberischen Ctenophoren alle übrigen Organe entwickelt, besonders der Sinnesapparat, die Musculatur, der kräftige Schlund und der weite Mund; der basale Theil des Schlundes ist stark bewaffnet mit säbel-förmigen und hakenförmigen Greifwimpern. In Correlation zu der kräftigen Musculatur hat sich auch deren ernährendes Canal-System stärker als bei allen übrigen Ctenophoren entwickelt, indem von den 8 Radial-Canälen zahlreiche verästelte Gefässe ausgehen. Ferner sind die beiden sagittalen Polplatten stärker als bei allen anderen Ctenophoren ausgebildet, und ihr Randwulst ist mit zierlichen verästelten Zotten (Riechpapillen) besetzt, welche den übrigen fehlen. Obgleich sich durch diese Eigenthümlichkeiten — die Folgen der ausgeprägten Gefrässigkeit und Raubsucht dieser Thiere — die *Beroideen* ziemlich weit von den tentaculaten Ctenophoren entfernen, sind sie doch auf dieselbe gemeinsame Stammgruppe zurückzuführen, auf die *Cydippeen*-Gruppe der *Mertensiden*; das beweist auch ihre Ontogenie.

### § 116. Zweites Cladom der Cnidarien: **Scyphozoa = Endocarpa.**

#### TAENIOLATA: NESELTHIERE MIT MAGENLEISTEN.

Cnidarien mit Taeniolen oder gastralen muskulösen Entoderm-Leisten. Magen-Querschnitt ursprünglich kreuzförmig, mit vier interradialen Gastroglyphen. Gonaden ursprünglich im Entoderm entstanden.

Das Cladom der Scyphozoen oder *Taeniolaten* umfasst die höheren und complicirter gebauten Nesselthiere, deren Gastralraum durch mehrere (— ursprünglich vier —) *Taeniolen* oder longitudinale Magenleisten in ebenso viele periphere Magenrinnen oder *Gastroglyphen* zerfällt. Der Querschnitt des Central-Magens ist daher ursprünglich kreuzförmig. Im Inneren der Taeniolen entwickeln sich longitudinale Muskeln, deren Bildung in den einzelnen Gruppen der Scyphozoen characteristische Verschiedenheiten darbietet. Am freien Axial-Rande der Taeniolen entstehen Drüsenzellen und Nesselzellen, sowie Papillen oder innere Magententakeln. Solche Gastral-Filamente zeichnen namentlich die Scyphomedusen aus, während bei den Anthozoen die langen, gewundenen Schnüre der Septal-Filamente (oder „Mesenterial-Filamente“) entstehen. Auch zu den Geschlechtsorganen haben die Taeniolen innige Beziehungen; bei den Anthozoen entwickeln sie sich in den Septen, bei den Scyphomedusen in der Nähe der Gastral-Filamente. Die Progonidien, oder die „Urkeimzellen der Geschlechts-

drüsen“ entstehen bei den Scyphozoen stets im Entoderm (daher „*Endocarpa*“). Als Stammgruppe der Scyphozoen betrachten wir die *Scyphopolypen*. Aus ihnen sind als zwei divergente Classen einerseits die *Scyphomedusen*, anderseits die *Anthozoen* hervorgegangen; die ersten durch Ausbildung der Umbrella, die letzteren durch Erwerbung eines eingestülpten exodermalen Schlundrohres und des damit verknüpften peripharyngalen Taschen-Kranzes.

### § 117. Fünfte Classe der Cnidarien:

#### **Scyphopoliyp = Taeniolata.**

##### SESSILE STAMMGRUPPE ALLER SCYPHOZOEN.

Festsitzende Cnidarien von Polypen-Form, ohne exodermale Schlundrohr, mit mehren parallelen (ursprünglich vier) gastralnen Taeniolen oder Magenleisten, aber ohne Kranz von radialen, durch Septen getrennten Magentaschen.

Die Classe der Scyphopolypen bildet die archozoische Stammgruppe des zweiten Nesseltier-Stammes, der Scyphozoen oder der *Cnidaria taeniolata*. Der wesentlichste Unterschied von den Hydropolypen, von denen wir sie ableiten, besteht in der Entwicklung von vier kreuzständigen Taeniolen oder Magenleisten; durch diese wird der peripherie Magenraum in vier perradiale Rinnen oder flache Gastroglyphen getheilt, welche mit dem einfachen centralen Magen in offener Verbindung stehen; an ihrem oberen oder oralen Ende erheben sich um den Mund herum vier Primär-Tentakeln. Die bekannte Larve der Acraspeden, welche als jugendliches *Scyphostoma* nur 4 perradiale Tentakeln, alternirend mit 4 interradialen Taeniolen, besitzt, führt uns noch heute vorübergehend jenen ältesten Jugendzustand der Scyphopolypen vor Augen; aber auch in der Ontogenese vieler Corallen tritt ein entsprechendes „*Scyphula*“-Stadium auf.

Palaeozoische Scyphopolypen sind wahrscheinlich jene zahlreichen fossilen Cnidarien, welche als *Favositiden*, *Chaetitiden*, *Auloporiden*, *Halysitiden* etc. an der Bildung der Corallen-Bänke im silurischen, devonischen und carbonischen System sich massenhaft betheiligten. Gewöhnlich werden diese röhrenbildenden Polypen als Tabulata zu den Corallen gestellt. Allein es fehlt ihnen anscheinend das exodermale Schlundrohr, welches diese Classe characterisiert, und somit auch die Radial-Septen, welche dasselbe mit der Kelchwand verbinden und den Kranz der radialen Magentaschen herstellen. Wir

betrachten daher die echten Corallen (*Anthozoa*) als eine höher entwickelte Classe der Scyphozoen, welche erst durch die Ausbildung jenes Pharynx und der zugehörigen Radial-Septen aus den älteren *Scyphopolypen* hervorgegangen ist, und zwar aus *Scyphostomarien*, welche noch nicht die Kalkröhren der *Tabulaten* ausgeschieden hatten. Aus einem anderen Zweige dieser benthonischen *Scyphostomarien* leiten wir durch Anpassung an freischwimmende Lebensweise die Acraspeden oder Scyphomedusen ab.

### § 118. Erste Ordnung der Scyphopolypen: Scyphostomaria. Urcorallen.

#### HYPOTHETISCHE STAMMGRUPPE ALLER SCYPHOZOEN.

Scyphopolypen ohne Skelet oder mit cuticularem, nicht verkalktem Röhren-Skelet.

Die Ordnung der Scyphostomarien oder „Urcorallen“, die wir hier als gemeinsame hypothetische Stammgruppe aller Scyphozoen aufstellen, ist längst ausgestorben; wir kennen keine fossilen Reste derselben. Wir dürfen aber mit Sicherheit auf ihre praecambrische Existenz auf Grund von gewichtigen Argumenten der vergleichenden Anatomie und Ontogenie schliessen. Das Urbild dieser Stammgruppe ist uns durch zähe Vererbung in der Scyphostoma-Amme der Scyphomedusen aufbewahrt, jener bedeutungsvollen palingenetischen Keimform der Acraspeden, die auch in der Ontogenie vieler Anthozoen-Larven noch deutlich zu erkennen ist. Als ursprünglichste Stammform dieser Gruppe betrachten wir ein solitäres *Scyphostomium tetraneemale*, einen Becherpolypen von regulär-vierstrahliger Bildung einfacherster Art (Grundform: Quadrat-Pyramide). Der einfache becherröhrige Kelch besass eine kreisrunde Mundöffnung, umgeben von vier einfachen kreuzständigen Tentakeln; mit diesen perradialen Tentakeln alternirten vier interradiale Taenien, als vorspringende Entoderm-Leisten der inneren Magenwand.

Als wichtigste Nachkommen sind aus dieser vierstrahligen Stammform durch Multiplication der Tentakeln achtstrahlige und vielstrahlige *Scyphostomiden* hervorgegangen, wie solche Stadien mit 8 und mit 16 Tentakeln (— bisweilen auch 32 —) noch heute in der Ontogenie vieler Scyphomedusen wiederkehren. Einige von diesen Scyphostoma-Ammen bilden durch Knospung verästelte Stöcke oder selbst ein kriechendes Wurzelgeflecht, aus dem sich zahlreiche Personen erheben, und diese konnten ein chitinöses Cuticular-Skelet ausscheiden, ähnlich

dem der *Campanarien*. Sehr entwickelt ist ein solches bei den Ammenstöcken der Cannostome *Nausithoë* (*Stephanoscyphus mirabilis*). Wir dürfen annehmen, dass ähnliche Periderm-Bildungen auch bei den ausgestorbenen Vertretern der *Scyphostomarien* (— ebenso gut wie bei den *Cornularien* —) sehr verbreitet waren. Wahrscheinlich spaltete sich dieser Stamm schon während der cambrischen oder praecambrischen Periode in mehrere Zweige: die selbständige Ordnung der *Tabulaten*, die *Staurocorallen* (als Stammformen der Anthozoen) und die *Tesseriden* (als Stammformen der Scyphomedusen).

### § 119. Zweite Ordnung der Scyphopolypen:

#### Tabulata. Tafelcorallen.

##### PALAEZOISCHE HAUPTGRUPPE DER SCYPHOPOLYPEN.

Scyphopolypen mit verkalktem Röhren-Skelet, dessen cylindrische oder prismatische Röhren durch horizontale Tafeln oder Böden in eine Reihe von Kammern zerfallen. Cormen meist massig, aus Bündeln von parallelen Röhren zusammengesetzt.

Die Ordnung der Tafelcorallen oder *Tabulata* bildet eine uralte, formenreiche Gruppe von palaeozoischen Cnidarien, die schon im Silur auftritt und eine bedeutende Entwicklung erreicht; zusammen mit den silurischen *Hydrocorallen* und *Tetracorallen* bildeten sie mächtige Bänke und Riffe. Auch in der Devon- und Carbon-Periode erscheinen noch solche Bänke; aber gegen Ende der Permzeit sterben die Tabulaten grösstentheils aus; nur einzelne Ausläufer reichen vielleicht noch in Trias und Jura hinein. Das Skelet dieser Tabulaten bildet lange cylindrische oder prismatische Kalkröhren, welche durch horizontale (ebene oder trichterförmige) Scheidewände, Tafeln oder Böden in über einander liegende Kammern abgetheilt werden. Solche *Tabulae* oder *Traversen-Tafeln* haben an sich wenig Characteristisches; sie kehren auch bei anderen Cnidarien wieder, bei echten Corallen aus den Gruppen der Aleyonarien (*Heliopora*), der Hexacorallen (*Seriatopora*, *Pocillopora*), ja sogar der Hydrocorallen (*Millepora*). Allein nach Ausschluss dieser „falschen“ Tabulaten bleibt noch eine grosse Anzahl palaeozoischer Cnidarien übrig, die durch gemeinsame Eigenthümlichkeiten ihres Wachsthums und ihrer Verbreitung als Angehörige eines alten natürlichen Stammes von Scyphozoen erscheinen. Da sie keine echten Sternleisten besitzen, hat man sie neuerdings von den Zoantharien mit Recht getrennt und zu den Aleyonarien in die

Nähe der Octocorallen gestellt. Allein mit grösserem oder doch mit demselben Rechte können wir in ihnen eine Gruppe von Scyphopolypen vermuthen, die sich unmittelbar an die Ordnung der *Scyphostomarien* anschliesst. Insbesondere erscheint *Aulopora* (die man zu den letzteren ziehen könnte) als eine unmittelbare Vorstufe von *Syringopora*; die letztere betrachten Manche als Vorläufer der Octocoralle *Tubipora*. Die einfachen Skeletröhren der Scyphostomarien haben sich in die gegliederten Röhren der Tabulaten verwandelt, indem die wachsenden Polypen aus ihren Röhren vortraten und sich von dem abgestorbenen Basaltheil des verlängerten Bechers durch Bildung einer horizontalen Tafel abgrenzten.

Als drei Hauptgruppen der Tabulaten, welche sich stark an der Bildung der palaeozoischen Corallen-Bänke betheiligen (— neben Tetra-corallen und Stromatoporen —), erscheinen die drei Familien der *Favositida*, *Chaetetida* und *Heliolithida*. Die Favositiden zeichnen sich dadurch aus, dass die prismatischen, dicht an einander liegenden Kalkröhren durch Längsreihen von Wandporen communiciren; bei vielen springen an der Innenfläche der Röhren longitudinale Leisten oder Reihen von kurzen Dornen vor, welche man als Pseudosepta bezeichnet und früher irrthümlich mit den Septen oder den Sternleisten der echten Corallen (Zoantharien) verglich. Bei den nahe verwandten *Syringoporen* verlaufen die Röhren neben einander getrennt und hängen nur durch kurze laterale Verbindungsäste zusammen. Die Stöcke der Chaetetiden bilden dichte Massen, deren dünne, dicht an einander gepresste Röhren nicht durch Poren communiciren; sie vermehren sich durch Theilung, die nahe verwandten *Monticuliporiden* dagegen durch Knospung. Bei den letzteren beginnt ein Dimorphismus, der bei den *Heliolithiden* und den nahe verwandten *Fistuliporiden* weiter ausgebildet erscheint; die prismatischen oder cylindrischen Kalkröhren, welche dicht an einander liegen, sind in grössere und kleinere differenzirt; die kleinen Nebenröhren (Parapolypen) füllen die regelmässigen Abstände aus zwischen den parallel verlaufenden Hauptröhren (Mega-polypen). In dieser Gruppe bildet sich auch theilweise ein falsches Mesenchym aus. Den Heliolithen verwandt erscheinen die *Halysitida* oder Ketten-Corallen, dadurch ausgezeichnet, dass die langen cylindrischen Röhren lateral comprimirt sind (mit elliptischem Querschnitt); sie verwachsen reihenweise nur mit ihren schmalen Rändern und bilden so verticale Blätter, die sich labyrinthisch durchkreuzen. Da im Uebrigen bestimmte morphologische Merkmale, welche auf die innere Organisation der Tabulaten hindeuteten, den fossilen Kalkröhren dieser Scyphopolypen fehlen, und da nur bei einem Theile derselben die parallelen inneren Längsleisten derselben als verkalkte Taeniolen

gedeutet werden können, erscheinen die phylogenetischen Beziehungen der verschiedenen Familien ganz unsicher; ebenso auch ihre Deutung als Vorläufer einzelner *Alcyonarien*-Familien.

## § 120. Sechste Classe der Cnidarien:

### **Anthozoa. Corallen.**

(*Corallia. Corallaria. Actinozoa. Corallenthiere. Blumenthiere.*)

#### BENTHONISCHE HAUPTGRUPPE DER SESSILEN SCYPHOZOEN.

Festsitzende Cnidarien von Polypen-Form, mit exodermalem Schlundrohr, welches von einem Kranze radialer Magentaschen umgeben ist; die interradialen Septen zwischen den perradialen Taschen enthalten die Gonaden und tragen am Axialrande Septal-Filamente.

Die Corallen oder Anthozoen bilden eine umfangreiche, ausschliesslich marine Cnidarien-Gruppe, die trotz ihres grossen Formen-Reichthums monophyletisch aufgefasst werden kann. Sie haben von ihren Vorfahren, den *Scyphopolypen*, die allgemeine Körperform geerbt, den Kelch mit Fuss scheibe am aboralen Pol, mit Mund scheibe am oralen Pol, und den Tentakelkranz, welcher letztere umgibt; sie unterscheiden sich von ihnen durch die vollständige Ausbildung des eingestülpten Schlundrohrs, welches bei den Letzteren entweder gar nicht oder nur sehr schwach entwickelt ist. Mit der Invagination dieses Pharynx (oder *Stomodaeum*) ist stets die Ausbildung von internalen Meridianfalten oder Radial-Septen verbunden, durch welche der vordere, den Schlund umgebende Gastralraum in ebenso viele Radial-Taschen oder Gastral-Kammern getheilt wird; jede derselben setzt sich vorn in die Höhle eines Tentakels fort, während sie hinten in die gemeinsame Centralhöhle des Magens einmündet. In der Peripherie des letzteren springen die aboralen Fortsetzungen der Septen in Gestalt blattförmiger Taeniolen vor und tragen an ihrem freien Axialrande Septal-Fäden oder Gastral-Filamente, in Form von Schnüren, die mit Drüs- und Nesselzellen reich ausgestattet sind. Im Innern der Septen entwickeln sich die (aus ihrem Entoderm abgeleiteten) Gonaden, außerdem die Septal-Muskeln.

Zu diesen wesentlichen und characteristischen Einrichtungen der Corallen-Organisation gesellen sich zahlreiche secundäre Modificationen, bewirkt durch die Entwicklung eines connectiven Mesoderms und eines manichfach gestalteten Kalk-Skelets sowie durch die vielgestaltige Ausbildung der Individualität.

**Monocorallen und Cormocorallen.** (Personen und Stöcke der Anthozoen.) Die Individualität der Corallen ist nicht weniger mannichfältig entwickelt, als diejenige der *Hydropolypen*. Wie bei diesen bleibt nur die Minderzahl im reifen Zustande auf der Stufe einer solitären Person stehen: Einzelcorallen (*Monocorallia*). Die grosse Mehrzahl bildet durch Knospung, seltener durch unvollständige Theilung, Stöcke (Cormen oder „Colonien“): Stockcorallen (*Cormocorallia*). Solitäre Monocorallen sind die ältesten Stammformen der Classe (die primitivsten *Staurocorallen*); ferner einzelne von den ältesten Octocorallen (*Monoxenia*, *Haimea*, *Hartea*), zahlreiche palaeozoische Tetracorallen (*Cyathaxonia*, *Omphyma*, *Zaphrentis* u. A.), viele Mesocorallen (*Edwardsida*, *Cereanthida*) und eine grosse Zahl von Hexacorallen (die meisten Actiniarien, viele Madreporarien: *Caryophyllia*, *Flabellum*, *Fungia* u. A.).

Die Corallocormen oder „Anthozoen-Stöcke“ entstehen auf sehr mannichfältige Weise durch ungeschlechtliche Vermehrung, meistens durch laterale Knospung, seltener durch unvollständige Längstheilung oder Quertheilung; die letztere kann auch als terminale Gemmation aufgefasst werden und nähert sich bisweilen der Strobilation der Scyphostomen (so bei *Gonactinia*, *Fungia* u. A.). Die Gestalt der Cormen ist äusserst mannichfältig, buschförmig, baumförmig, massig, knollig u. s. w. Die Zahl der einzelnen Personen oder „Zooide“, welche den Stock zusammensetzen, beträgt oft mehrere Tausende, bei grossen Cormen selbst über eine Million. Die grosse Mehrzahl der Corallen-Stöcke ist monomorph; alle Personen derselben besitzen dieselbe Form und Organisation. Auch die sexuelle Arbeitstheilung bedingt, abgesehen von den Geschlechts-Producten, keine sonstige Verschiedenheit beider Geschlechter. Nur bei wenigen Cormocorallen tritt Arbeitstheilung (*Ergonomie*) ein, und in deren Folge Formspaltung (*Polymorphismus*). Das ist bei mehreren Octocorallen der Fall, sowohl *Sarcophytarien* als *Gorgonarien*; hier treten zwischen den vollständig ausgebildeten Geschlechts-Personen (mit 8 Gastralschnüren und 8 Tentakeln) zahlreiche kleine Trink-Personen auf, welche die Aufnahme von Wasser besorgen (mit 2 Gastralschnüren, geschlechtslos, ohne Tentakeln). Bei den federförmigen Stöcken der Seefedern (*Pennatula*, *Renilla*) wird der Stamm durch einen grossen Mutter-Polyphen gebildet, dessen Basal-Theil einen vierkammerigen Stiel, der Apical-Theil einen „Terminal-Polyphen“ darstellt; aus dem mittleren Theil dieses Metropolypen (*Rhachis*) sprossen die secundären Personen hervor; diese entwickeln sich bei *Pennatula* zu Cormidien, in Form von regelmässig gestellten und gefiederten Seitenästen, aus welchen tertiäre Personen hervorknospen.

### § 121. Alcyonarien und Zoantharien. (Stephocorallen und Astrocorallen.)

Die monophyletische Classe der Corallen zerfällt in zwei Legionen oder Subklassen: *Alcyonarien* und *Zoantharien*; die ersteren sind älter und von einfacherer Organisation, die letzteren jünger und von verwickelterem Körperbau. Da jedoch die Zoantharien schon in der Silur-Zeit auftreten, müssen sie sich in praesilurischer Zeit aus einfachsten Alcyonarien (Staurocorallien) entwickelt haben. Die Subklasse der *Alcyonarien* besitzt einen einfachen Tentakel-Kranz (*Mono-cyclia*); die Zahl der Tentakeln und der ihnen entsprechenden per-radialen Magentaschen beträgt bei der Stammgruppe (*Staurocorallia*) 4, bei der Hauptgruppe (*Octocorallia*) 8, bei dem Seitenzweig der *Anticorallia* 6. Die *Zoantharien* hingegen haben nur in frühester Jugend den ursprünglichen einfachen Tentakelkranz von 4, 6 oder 8 Fangfäden; später werden zwischen diese primären Tentakeln neue secundäre eingeschaltet, und diesen entsprechend werden auch die primären Magentaschen durch neu gebildete secundäre Radial-Septen getheilt: *Polycyclia*. Ferner entwickeln sich bei den *Zoantharien* characteristische Sternplatten oder „Sternleisten“ (*Astroplateae*), welche den *Alcyonarien* allgemein fehlen: verticale Radialfalten der Kelchwand und der Fuss scheibe, welche sich nicht mit dem Schlundrohr verbinden („unvollständige Septa“). Oft verkalken die Sternplatten, und entsprechend der successiven Vermehrung der Tentakeln und Magentaschen werden neue secundäre Sternleisten zwischen die primären eingeschaltet. Man kann daher auch die *Zoantharien* als *Sterncorallen* bezeichnen (*Astrocorallia*), im Gegensatze zu den einfachen *Alcyonarien* als Kranzcorallen (*Stephocorallia*). Die ältesten palaeozoischen *Zoantharien* waren alle vierstrahlig (*Tetacorallia*); später entstanden aus ihnen achtstrahlige (*Mesocorallia*), und diese stellten den Uebergang her zu den mesozoischen sechsstrahligen (*Hexacorallia*). Letztere bilden in neuerer Zeit und in der Gegenwart die Hauptmasse der Anthozoen.

### § 122. Grundformen und Grundzahlen der Corallen.

Die geometrischen Grundformen, welche durch die radiale Anordnung und theilweise durch bilaterale Gruppierung der homotypischen Organe bedingt werden, sowie die entsprechenden Grundzahlen, zeigen in der Corallen-Classe einerseits eine gewisse erbliche Beständigkeit, anderseits aber zugleich eine grosse Mannichfaltigkeit; sie bieten sowohl der promorphologischen als der phylogenetischen Deutung oft be-

deutende Schwierigkeiten. Dennoch lassen sie sich alle auf eine einzige ursprüngliche Grundform zurückführen; und diese ist bereits von den *Scyphopolypen* und den älteren *Hydropolypen* durch Vererbung übertragen: die Quadrat-Pyramide oder die „vierseitige reguläre Pyramide“. Die Zahl der Parameren ist demnach ursprünglich Vier, die Zahl der Antimeren Acht; durch Verdoppelung entsteht daraus die Grundzahl 8 (mit 16 Antimeren), und durch amphithecte Differenzirung die Grundzahl 6 (mit 12 Antimeren).

Tetracorallen (*Tetractinia*) mit 4, Hexacorallen (*Hexactinia*) mit 6 und Octocorallen (*Octactinia*) mit 8 gleichwerthigen Parameren würden demnach die drei Hauptgruppen der Corallen sein, wenn man diese Classe nach der Grundzahl eintheilen wollte. Unzweifelhaft ist von diesen drei Grundzahlen (wie bei allen Cnidarien) Vier die primäre, wie durch die Uebereinstimmung der palaeontologischen, morphologischen und ontogenetischen Argumente bewiesen wird; die sechszähligen und die achtzähligen Corallen stammen alle ursprünglich von vierzähligen ab (— wie dasselbe auch für alle Medusen gilt! —). Allein dieser Satz lässt sich nicht ohne Weiteres monophyletisch für die Bildung der Hauptgruppen verwerthen; denn in beiden Subklassen der Anthozoen, sowohl in den *Alcyonarien* als in den *Zoantharien*, kann die Grundzahl variiren und die radiale Grundform aus der ursprünglichen regulären in die amphithecte und in die amphibleure Gestalt übergehen. Da diese drei Grundformen gewöhnlich nicht scharf unterschieden werden, und da ihre Bedeutung oft ganz irrtümlich aufgefasst, auch in der Systematik überschätzt wird, ist eine nähere Betrachtung derselben erforderlich.

**A. Corallen mit regulär-pyramidaler Grundform.** Als ursprüngliche Grundform der Corallen, wie sie bei der ältesten Stammform der ganzen Classe (in praesilurischer Zeit) bestand, ist wohl die Quadrat-Pyramide anzusehen. Jene längst ausgestorbenen Staurocorallen werden solitäre Personen von regulär-vierstrahligem Bau gewesen sein, mit 4 congruenten Parameren, 4 einfachen perradialen Tentakeln an den 4 Ecken der quadratischen Mundscheibe und 4 interradialen Septen zwischen den 4 Magentaschen; der Mund kreisrund, das Schlundrohr cylindrisch oder vierkantig-prismatisch.

Regulär-vierstrahlige Corallen dieser Art, mit nur vier einfachen kreuzständigen Septen, sind uns allerdings weder lebend noch fossil bekannt; aber wir können auf ihre einstmalige Existenz aus der vergleichenden Ontogenie einzelner Alcyonarien und Zoantharien schliessen. Die jugendlichen Larven derselben sind bisweilen regulärtetraradial und zeigen die palingenetische Congruenz der 4 Parameren, während diese gewöhnlich amphithect differenzirt sind. Ausserdem finden sich unter den vierstrahligen palaeozoischen Tetracorallen, welche zum grössten Theile bilateral sind, nicht wenige Formen von regulär-vierstrahligem Bau, so z. B. *Omphyma*, *Gonyophyllum*, *Stauria* u. s. w. Auch

den entwickelt bilateralen Tetracorallen werden regulär-vierstrahlige Ahnen höchst wahrscheinlich vorausgegangen sein.

**Regulär-achtstrahlige Corallen** sind selten; es gehören dahin einige der ältesten und primitivsten Octocorallen, die *Monoxeniden* (*Monoxenia*, *Haimea*, *Hartea*) und einzelne *Cornulariden* (*Clavularia*). Hier ist der Mund kreisrund, das Schlundrohr cylindrisch, und die 8 daselbe umgebenden Radial-Taschen völlig gleich. Auch in den jugendlichen Larven einzelner anderer Octocorallen tritt dieselbe Grundform der regulären achtseitigen Pyramide vorübergehend auf; gewöhnlich tritt an ihre Stelle die amphithecte achtseitige Pyramide, bedingt durch das taschenförmige Zusammenklappen des Schlundrohrs und den Uebergang der kreisrunden Mundöffnung in eine sagittale lange und schmale Mundspalte; vom ventralen Mundwinkel aus entwickelt sich eine *ventrale Flimmerrinne*, und die Muskeln der Septen ordnen sich bilateral.

**Regulär-sechsstrahlige Corallen** kommen zwar in ausgebildetem Zustande nicht selten vor (*Gyractis* unter den Actiniaria; *Turbinolia*, *Discocyathus* und viele andere Madreporaria); allein in der Jugend sind dieselben von amphithecter oder meistens amphibleurer Grundform; die Congruenz der sechs Parameren ist hier erst secundär entstanden, durch Angleichung.

**B. Corallen mit amphitheeter Grundform.** Viel häufiger als die reguläre Pyramide findet sich als geometrische Grundform der Corallen die *amphithecte* oder *zweischneidige* Pyramide: die verticale Hauptaxe ist ungleichpolig (oben Mund, unten Fuss scheibe); die beiden auf einander senkrechten Kreuzaxen sind beide gleichpolig, aber unter sich verschieden; die Sagittal-Axe (in welcher die schmale und lange Mundspalte liegt) ist grösser als die Transversal-Axe (mit rechtem und linkem Pol). Diese zweischneidige (oft auch als „*zweistrahlig*“ bezeichnete) Grundform ist sehr rein ausgebildet bei solchen Anthozoen, deren Schlundrohr zwei gegenständige Flimmerrinnen besitzt, an der dorsalen und an der ventralen Kante. Sehr deutlich ist das bei den *Hexactiniern* der Fall, und zwar ebenso wohl bei der Jugendform im vierstrahligen und achtstrahligen Larenzustande, als später bei der erwachsenen sechsstrahligen (eigentlich mit 12 Septen ausgestatteten) Form. Die beiden lateralen Parameren sind dann stets verschieden von den beiden dorsalen und den beiden ventralen, die unter sich gleich sind. Sehr ausgeprägt ist die zweischneidig-sechsstrahlige (oder hexamphibleure) Form am Kalkskelet vieler Madreporarien, z. B. *Flabellum*, *Fungia*, *Balanophyllia*, *Caryophyllia*, *Bathyeyathus* n. A. Wahrscheinlich sind bei allen diesen amphithecten Hexacorallen zwei gegenständige Schlundrinnen (dorsale und ventrale) von gleicher Grösse und Bildung vorhanden.

**C. Corallen mit amphibleurer Grundform.** Die grosse Mehrzahl der Anthozoen, sowohl der *Alcyonarien* als der *Zoantharien*, besitzt eine ausgesprochen amphibleure oder „*bilateral-radiale*“ Grundform. Bei zahlreichen Zoantharien prägt sich dieselbe schon äusserlich in der Bildung des Kalkskelets aus, und zwar ebensowohl bei *Tetracorallen* als bei *Hexacorallen*; die ersten sind vierstrahlig, die letzteren sechsstrahlig, und doch ist in beiden oft auf den ersten Blick die verticale Median-Ebene erkennbar, welche den Körper der ganzen Person in zwei symmetrisch gleiche Hälften zerlegt. Von den drei Richtaxen des Körpers sind dem-

nach hier zwei ungleichpolig (die verticale Hauptaxe und die horizontale Sagittalaxe); die dritte allein ist gleichpolig (die horizontale Frontal-Axe, mit rechtem und linkem Pol). Bei den Personen dieser amphipleuren Corallen ist demnach Rücken- und Bauchseite verschieden. Da das Kalkskelet der meisten Zoantharien ausgeprägte Sternleisten entwickelt, welche in den Median-Ebenen der radialen Magentaschen liegen (alternirend mit den gastralen Septen), so tritt die zweiseitig-strahlige Grundform meist sehr deutlich hervor: in der Median-Ebene steht eine grössere dorsale Sternplatte einer kleineren ventralen gegenüber, und zu beiden Seiten derselben sind die übrigen Astroplatten paarig gruppiert.

Aber auch bei zahlreichen skeletlosen Corallen ist die bilaterale Anordnung der radialen Parameren, zu beiden Seiten einer sagittalen Hauptebene, deutlich ausgeprägt, und zwar hauptsächlich durch die Anordnung der Muskelfasern an den Radial-Septen. So sind dieselben bei den meisten Octocorallen (— nur die niedersten ausgenommen —) so geordnet, dass alle 8 Septen nur an einer, der ventralen Mittellinie zugekehrten Seite Muskelstreifen zeigen; es hängt dies wahrscheinlich mit der einseitigen Ausbildung nur einer (ventralen) Schlundrinne zusammen. Unter den Zoantharien sind die *Cereanthiden*, *Zoanthiden* u. A. mit einer solchen einfachen Schlundrinne ausgestattet, welche die bilaterale Entwicklung der Septen-Paare zu beiden Seiten der Median-Ebene bestimmt. Während bei vielen Monocorallen vermutlich diese einseitige Ausbildung einer ventralen Schlundrinne, und die damit verknüpfte Art der Muskel-Contractio die Ursache der amphipleuren Differenzirung ist, dürfte dagegen bei vielen Polycorallen die Stellung der Personen am Stocke und ihr Verhältniss zu dessen Structur als bewirkende Ursache derselben anzusehen sein (ähnlich wie bei den zygomorphen Blüthen der Phanerogamen-Stöcke).

### § 123. Gastrocanal-System der Corallen.

Der Schwerpunkt der typischen Corallen-Structur und ihrer phylogenetischen Beurtheilung liegt in der characteristischen Bildung ihres Gastrocanal-Systems und vor Allem des Kranzes von entodermalen Radial-Taschen, welcher das eingestülpte, vom Exoderm ausgekleidete Schlundrohr umgibt. Dieses typische Schlundrohr (*Pharynx* oder *Stomodaeum*) entsteht frühzeitig durch röhrenförmige Einstülpung am Oralpol der *Planula* (die durch cenogenetischen Verschluss des Urmundes aus der *Gastrula* hervorgegangen ist). Im Grunde der eingestülpten cylindrischen Schlundröhre bricht als innere Oeffnung die Schlundpforte (*Pylorus*) durch, welche somit an der Stelle des geschlossenen Urmundes (*Prostoma*) entsteht; die äussere Schlundöffnung ist der Dauermund (*Menostoma*).

In der Keimesgeschichte der Corallen erfolgt die Einstülpung des Schlundrohrs bald an der bereits festgesetzten Larve, bald schon früher, an der freischwimmenden Planula; die Tentakeln, welche im Kranze den Dauermund umgeben, erscheinen bald vor der Einstülpung des

Schlundes, bald nach derselben; auch die Radial-Septen, welche mit den Tentakeln alterniren und die Gastral-Kammern trennen, entwickeln sich bald nach den Tentakeln, bald vor denselben. Diese Verschiedenheiten sind cenogenetisch zu erklären, durch allmähliche *Heterochronie* oder Wechsel der ontogenetischen Succession; denn allgemein (— und mit Recht —) wird die Classe der Anthozoen monophyletisch aufgefasst. Demnach halten wir folgende Stufenreihe — mit Rücksicht auf die Abstammung der Corallen von *Scyphopolypen*, und dieser von *Hydropolypen* — für die ursprüngliche: am Oralpole der Planula, die sich mit dem Aboralpol festgeheftet hat, bricht der geschlossene Urmund wieder auf, und rings um ihn erscheint zunächst der Kranz der Tentakeln; dann erfolgt die Einstülpung des Mundrohrs, und mit diesem zugleich (in directem mechanischen Zusammenhang) die Bildung von intertentacularen Meridianfalten, den Septen, und den durch sie getrennten Radial-Taschen.

**Pharynx und Pylorus.** Das Schlundrohr (*Pharynx* oder *Stomodaeum*) ist dasjenige Organ der Anthozoen, welches diese Classe am durchgreifendsten von den übrigen Cnidarien unterscheidet; durch seine Gestalt und seine Beziehung zu dem umgebenden Taschenkranze ist dasselbe von grosser morphologischer Bedeutung für die Classe. Ursprünglich ist das Schlundrohr, wie aus der Ontogenie aller Corallen übereinstimmend hervorgeht, eine Einstülpung des Peristoms, am Oralpole des jungen Polypen. Die Schlundhöhle ist daher stets vom Exoderm ausgekleidet, und ihre innere Oeffnung allein, der Innenmund oder die Schlundpforte (*Pylorus*), entspricht dem ursprünglichen Urmunde (der Gastrula) und dem bleibenden Munde der Scyphopolypen und Hydropolypen. Der Dauermund der Corallen hingegen oder ihr Aussenmund (*Menostoma*) bezeichnet die Invaginations-Stelle des Peristoms. Schon hieraus ergiebt sich, dass das Schlundrohr der Anthozoen nicht (— wie früher allgemein geschah —) als Magen bezeichnet werden darf. Der wahre (vom Entoderm ausgekleidete) Magen (*Stomachus*) ist vielmehr die unterhalb des Schlundes gelegene Centralhöhle (— früher irrthümlich als „Leibeshöhle“ bezeichnet —); von ihr gehen nach oben die Magentaschen oder Radialkammern ab, welche im Kranze den Schlund umgeben und sich in die Höhlen der Tentakeln fortsetzen.

Die Form des Schlundrohrs ist für die Systematik und Phylogenie der Anthozoen sehr wichtig, da sie (— wohl in erster Linie —) die radiale Differenzirung und die entsprechende Grundform der Corallen-Person bestimmt. Wir unterscheiden drei Hauptformen des Schlundrohrs, für welche die Ausbildung von Schlundrinnen (*Pharyngaulen*) oder von „longitudinalen Flimmerrinnen“ im Exoderm

der Schlundwand maassgebend zu sein scheint. Als ursprüngliche Form betrachten wir das cylindrische Schlundrohr, mit kreisrunder Mundöffnung, ohne Schlundrinnen (*Pharynx anaulaeus*); der Querschnitt desselben kann auch regulär-polygonal sein, indem durch Zug der muskulösen Radialsepten das Rohr prismatisch wird. Diese primäre Form des Pharynx ist nur noch bei wenigen lebenden Corallen permanent, bei *Monoxenia* und *Clavularia* unter den Octocorallen, bei *Gyraeatis* unter den Mesocorallen und einigen anderen. Sie tritt aber noch vorübergehend bei den jugendlichen (vierstrahligen und achtstrahligen) Larven mehrerer Zoantharien auf, ehe dieselben amphithect werden. Unter den palaeozoischen Tetracorallen haben wahrscheinlich die meisten regulären Personen (z. B. *Omphyma*) ein solches cylindrisches oder vierseitig-prismatisches Schlundrohr besessen.

Die zweite Form des Schlundrohrs ist die zweischneidige oder amphithecte, mit zwei gegenständigen Schlundrinnen (*Pharynx amphaulaeus*). Das lateral comprimirte Rohr zeigt auf dem Querschnitt Lanzet- oder Bisquitform, und der Mund bildet in der Sagittal-Ebene einen Median-Spalt; von beiden Mundwinkeln (dorsalem und ventralem) geht eine Flimmerrinne in den Schlund hinein. Dieselben bleiben offen und vermitteln Ein- und Austritt von Wasser in den Magen, auch wenn der mediane Mundspalt geschlossen ist. Diese amphaulace Form findet sich bei vielen Corallen von amphitheeter Grundform, bei den meisten Mesocorallen und Halirhodarien, ferner bei vielen Madreporarien.

Die dritte Form des Schlundrohrs ist die zweihälfelige oder „bilateral-symmetrische“, mit nur einer ventralen Flimmerrinne (*Pharynx monaulaeus*). Sie findet sich bei Corallen von amphiplerer Grundform, bei den meisten Octocorallen, bei den Cereanthiden und Zoanthiden, sowie bei vielen Madreporarien. Offenbar bewirkt hier die einseitige Ausbildung der ventralen Flimmerrinne die mehr oder weniger auffallende bilaterale Symmetrie, welche namentlich in der Vertheilung der characteristischen Muskelfahnen an den Radialsepten sich ausspricht.

Die physiologische Ursache, welche diese folgenreichen morphologischen Differenzirungen bewirkte, dürfte ursprünglich sehr einfach gewesen sein. Bei den ältesten Corallen (die jedenfalls sehr klein waren, ähnlich *Monoxenia*) behielt das Schlundrohr die ursprüngliche Cylinder-Form (mit kreisrunder Mundöffnung). Als aber die Personen der Anthozoen grösser wurden, klappte das Schlundrohr zusammen und wurde zweiseitig comprimirt (mit spaltförmiger Mundöffnung). Je nachdem nun eine oder zwei Rinnen an den Mundwinkeln offen blieben,

entwickelte sich in den verschiedenen Gruppen entweder die amphipleure oder die amphithecte Grundform der Person.

**Radial-Taschen und Radial-Septen.** Die perradialen Magentaschen der Corallen sind eine dieser Classe eigenthümliche Einrichtung; sie dürfen nicht mit den ähnlichen Bildungen vieler *Scyphomedusen* verwechselt werden, welche auf andere Weise entstehen und ihnen nicht homolog sind. Ihre Entstehung wird bedingt durch die Einstülpung des exodermalen Schlundrohrs, welche sowohl den Scyphopolypen als auch den Acraspeden fehlt. Indem der Pharynx des bereits mit Tentakel-Kranz ausgestatteten jungen Polypen nach innen in den Urdarm sich einstülpt, wird das Entoderm, welches zwischen den Tentakeln in Form der Taeniolen vorspringt, zu plattenförmigen Radial-Falten ausgedehnt, und dadurch der peripharyngale Gastralraum in ebenso viele Furchen oder Kammern getheilt: Radial-Kammern oder Gastral-Taschen (*Camerae radiales, Bursae interseptales*). Die vordere oder orale Oeffnung dieser Kammern setzt sich in die Höhle des darüber stehenden Tentakels fort; ihre hintere oder aborale Oeffnung geht in den Central-Magen über.

Die Radial-Septen oder Parieten (— früher unpassend „Mesenterien“ genannt —), die Scheidewände zwischen den perradialen Magentaschen, sind wegen ihrer Differenzirung von ganz besonderer Bedeutung. Ursprünglich sind dieselben plattenförmige Verbreiterungen der Taeniolen, jener characteristischen inneren Magenleisten, welche allen Scyphozoen zukommen; sie liegen also interradial und trennen die perradialen Magentaschen in ihrer ganzen Länge; ihr innerer (axialer) Rand verschmilzt mit dem Pharynx, ihr äusserer (abaxialer) mit dem Calyx; der obere Rand inserirt sich an der Mundscheibe (zwischen je 2 Tentakeln), der untere läuft als plattenförmige vorspringende Leiste bis zum Grunde des Kelches. Am freien Axial-Rande dieser Leiste ist eine solide, mit Drüs- und Nesselzellen reichlich ausgestattete Schnur angeheftet, welche unten meist knäuelartig aufgewunden ist, das Septal-Filament (oft auch *Gastral-Filament* oder *Mesenterial-Filament* genannt). Nach aussen vom Filament entwickeln sich im Mesoderm der Septen die Gonaden, und weiter nach aussen die Septal-Muskeln.

Die Geschlechtsdrüsen der Corallen sind einfache Anhäufungen von Sexual-Zellen, welche aus dem Entoderm hervorgehen; sie werden durch Platzen in den Gastral-Raum und aus diesem durch den Schlund nach aussen entleert. Fast alle Corallen sind Gonochoristen; auch die Cormen meistens dioecisch. Selten tritt *Hermafroditismus* auf (z. B. bei *Cereanthus*).

### § 124. Neurodermal-System der Corallen.

Die animalen Organe der Empfindung und Bewegung zeigen bei den sessilen Anthozoen im Gegensatte zu ihren schwimmenden Verwandten, den Acraspeden, eine geringe und einförmige Ausbildung; auch für ihre Stammesgeschichte sind sie nur von untergeordneter Bedeutung: höhere differenzirte Sinnesorgane, Augen und Hörbläschen, sind niemals entwickelt. Zur Perception der Sinnesempfindungen dienen Sinneszellen verschiedener Art, welche in den Epitelien (sowohl Entoderm als Exoderm) zerstreut sind. Ihre reichste Ausbildung erlangen sie in den circoralen Tentakeln, welche ebenso-wohl als feine Fühlfäden, wie als kräftige Fangarme von grösster Wichtigkeit sind.

**Nervensystem.** Im Allgemeinen ist bei den Anthozoen das Nervensystem sehr wenig entwickelt. Sein Central-Theil ist ein dünner und breiter Mundring, eine exodermale Nervenplatte, welche aus einem Geflecht feiner Nervenfasern und Ganglienzellen gebildet wird und zwischen dem Epitel und der Muskelschicht des Exoderms liegt. Da dieselbe den Raum der Mundscheibe zwischen der Mundöffnung und dem Tentakel-Kranz einnimmt, umgibt sie den Mund ringförmig. Von diesem centralen Mundring gehen allenthalben feine Nervenfasern an die Tentakeln, den Kelch und die übrigen Körpertheile ab.

**Muskelsystem.** Die Musculatur der Anthozoen zeigt eine kräftige und manichfaltige Entwicklung; sie gehört zum grösseren Theile dem Exoderm, zum kleineren dem Entoderm an. Die weichen Körpertheile, vor Allem Mundscheibe und Schlundrohr, sowie die Radial-Septen, welche letzteres mit der Kelchwand verbinden, sind allenthalben contractil, mit longitudinalen oder radialen, transversalen oder circularen Muskelfasern ausgestattet. Unter diesen besitzt eine besondere systematische oder theilweise auch phylogenetische Bedeutung die Musculatur der Radial-Septen. In der Regel ist jedes blattförmige Septum auf der einen Seite mit schwachen transversalen, auf der anderen Seite mit starken longitudinalen Muskeln ausgestattet. Die letzteren erzeugen durch vielfache Faltenbildung eine charakteristisch zusammengesetzte Muskelplatte, welche wulstförmig in die benachbarte Magentasche vorspringt und wegen ihres Querschnitts die „Muskelfahne“ heisst. Die symmetrische Anordnung dieser Muskelfahnen in den Radialkammern, zu beiden Seiten der Median-Ebene, bestimmt theilweise die Grundform der Corallen-Person und die davon abgeleitete Classification.

**Skeletbildungen.** Die grosse Mehrzahl der bekannten Anthozoen besitzt ein Skelet von characteristischer Gestalt und sehr manich-

fältiger Entwicklung; man kann diese skeletbildenden als Hartcorallen oder *Sclerocorallia* zusammenfassen. Indessen giebt es auch heute noch eine grosse Anzahl von weichen, skeletlosen Anthozoen: Fleischcorallen oder *Lapocorallia*; solche sind *Monoxenia* unter den Octocorallen, die Paractinarien (*Edwardsia*, *Cereanthus*, *Paractinia* etc.) unter den Mesocorallen, die grosse Gruppe der Hali-rhodarien unter den Hexacorallen. Jedenfalls ist aber auch die praesilurische Stammgruppe der ganzen Classe, die primitive Familie der *Protocorallen*, skeletlos gewesen, da ja in allen Fällen die Skeletbildung erst eine secundäre Production des Malacoms ist. Auch dürfen wir sicher annehmen, dass neben den zahlreichen *Sclerocorallen* aller Gruppen seit Beginn der Existenz dieser Classe (— also seit praesilurischer Zeit —) immer eine grosse Zahl von weichen *Lapocorallen* existirt hat; sie sind zu Grunde gegangen, ohne uns Spuren ihrer Existenz zu hinterlassen.

Die Skeletbildungen der Sclerocorallen zerfallen ihrer Entstehung nach in zwei wesentlich verschiedene Haupt-Gruppen, in cuticulare und mesodermale. Die ersten sind äussere zellenlose Ausscheidungen des Exoderms; die letzteren entstehen aus Zellen des Mesoderms; da jedoch auch das Mesoderm ein Derivat des Exoderms ist, sind ursprünglich alle skeletbildenden Zellen als Abkömmlinge des äusseren Keimblattes zu betrachten. Das chemische Material des Skeletes ist theils chitinös (sogenannte Hornsubstanz), theils kohlensaurer Kalk; sehr oft sind beide Substanzen verbunden. Auch kommt es vor, dass beiderlei Skeleformationen von einem und demselben Polypen gebildet werden, so z. B. besitzen die Gorgoniden ein cuticulare Axenskelet und ein mesodermales Rindenskelet.

Cuticular-Skelete, als zellenlose Ausscheidungen an der Oberfläche des Exoderm-Epitels, sind theils äussere Hüllskelete, theils innere Axenskelete; oft kommen beide vereinigt vor. Äussere cuticulare Hüllskelete sind die Chitiröhren und Chitinbecher der primitiven *Cornulariden*, welche deren Stolonen und Kelche einhüllen; sie gleichen ganz den entsprechenden Periderm-Gebilden der *Campanarien*. Innere cuticulare Axenskelete sind die chitinösen (oder „hornigen“), theilweise verkalkten, meist baumförmig verzweigten Gerüste der *Antipathiden* und *Gorgoniden*; ihre Bildung beginnt mit Ausscheidung einer Cuticular-Platte aus dem Exoderm-Epitel der basalen Fuss scheibe; sie wachsen sodann in die Axe des Metropolypen und weiterhin des von ihm sprossenden Stockes hinein. In gleicher Weise entstehen auch die massigen und vielgestaltigen Kalkskelete der Zoantharien, die man früher irrthümlich für innere Verkalkungen des Mesoderms hielt; auch hier wird zuerst vom Exoderm der Fuss scheibe eine Fussplatte

abgeschieden. Indem die Fuss scheibe radiale Falten bildet und auch diese aus ihrem Exoderm Kalk abscheiden, entstehen die charakteristischen Sternplatten oder Sternleisten (Astroplatten); sie liegen ursprünglich in den Meridian-Ebenen der Magentaschen und sind den Zoantharien eigenthümlich. Erhebt sich dann an ihrem Aussenrande eine Ringfalte, so entsteht durch deren Kalkabscheidung die Mauerplatte (Theca). Eine Reihe weiterer Kalkbildungen im Kelche der Zoantharien, sowie die Production gemeinsamer Kalkmasse des Stockes (durch cuticulare Kalkabscheidung des Coenenchymhs) ist die Ursache sehr mannichfältiger Skeletformen in dieser Gruppe.

Mesodermale Kalkskelete treten in grosser Mannichfältigkeit in der Ordnung der Octocorallen auf. Zuerst erscheinen nur zerstreut Spicula im Bindegewebe des Mesoderms, sehr vielgestaltig in der Gruppe der Alcyoniden. Indem diese Spicula oder Scleriten mit einander verschmelzen, entsteht das eigenthümliche Axenskelet der Edelcorallen (*Eucorallium*) und das röhrenförmige Kelch-Skelet der Orgelcorallen (*Tubipora*). Bei anderen Octocorallen werden die Spicula durch dicke Hornscheiden vereinigt (*Sclerogorgia*, *Melithaea*). Die echten Gorgoniden haben ein doppeltes Skelet, indem sie im Inneren ein cuticulares Axenskelet bilden, im Mesoderm der Rinde hingegen freie Spicula.

### § 125. Ontogenie der Corallen.

Die individuelle Entwicklungsgeschichte der Anthozoen ist meistens eine Hypogenese mit Metamorphose, selten eine reguläre Metagenese. Bei der Minderzahl bleibt das ausgebildete Individuum auf der Stufe einer solitären Person stehen; bei der grossen Mehrzahl erzeugt die primäre Person (der Metropolyp) durch Knospung oder Theilung Stöcke (§ 120). In einzelnen Fällen (bei einigen Actinien, Fungien etc.) fungirt der Metropolyp als Amme, indem er selbst nicht geschlechtsreif wird, sondern ungeschlechtlich Personen erzeugt, die sich ablösen und erst später geschlechtsreif werden. In diesen Fällen kann man von einem Generationswechsel reden; derselbe besitzt jedoch keine phylogenetische Bedeutung.

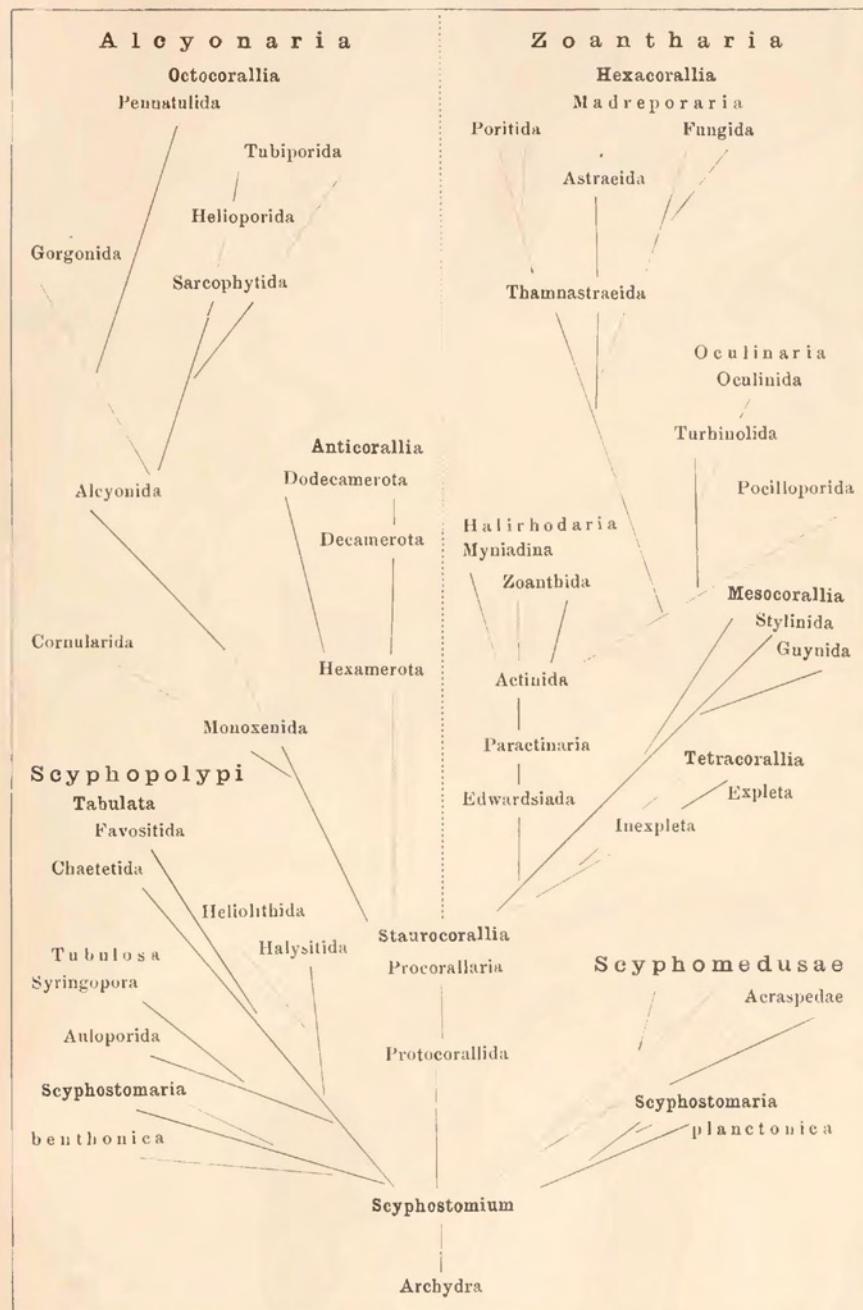
Die Gastrulation der Corallen verläuft in der Mehrzahl der beobachteten Fälle typisch, indem sich durch Invagination einer Blastula eine echte schwärmende *Gastrula* mit offenem Urmund bildet, so bei der primitiven *Monoxenia* unter den Octocorallen, und bei den meisten Hexacorallen; in anderen Fällen schwimmt die Flimmerlarve als Mundlose *Planula* umher, und die Mundöffnung bricht erst später durch, nachdem sie sich festgesetzt hat; so bei den meisten Octocorallen. In

allen Fällen setzt sich die Flimmerlarve mit dem aboralen Pole des birnförmigen oder keulenförmigen Körpers fest, der beim Schwimmen nach vorn gerichtet ist. Gewöhnlich erfolgt schon während des freien Umherschwärmens am hinteren (oralen) Pole die Einstülpung des exodermalen Schlundrohrs, und zugleich die Anlage der radialen Septen, durch welche die radialen Magentaschen geschieden werden. Bei den Larven der Octocorallen treten gleichzeitig alle 8 Septen auf; bei den Hexacorallen dagegen in einer bestimmten Reihenfolge, die durch cogenetische Modificationen mehrfach abgeändert erscheint. Gewöhnlich wird bei diesen sechszähligen Corallen der peripharyngale Gastralraum zunächst durch ein paar gegenständige transversale Septen in eine grössere dorsale und eine kleinere ventrale Kammer geschieden, worauf die erstere durch ein zweites gegenständiges Septen-Paar in drei Kammern zerfällt, eine unpaare (dorsale) und zwei paarige (oberhalb der ventralen Kammer). Aus dieser vierstrahligen Larvenform geht nunmehr eine achtstrahlige hervor, indem die beiden gegenständigen unpaaren Kammern (zuerst die ventrale, dann die dorsale) durch je zwei, zu beiden Seiten der Median-Ebene liegende Septen in je drei Kammern zerfallen. Gleichzeitig wird bereits das centrale Schlundrohr (und seine Mundspalte) seitlich comprimirt, so dass es in sagittaler Richtung länger erscheint; die Grundform ist somit jetzt amphithect - achtstrahlig. An den beiden Mundwinkeln (dorsalem und ventralem) bildet sich je eine flimmernde Schlundrinne. Diese beiden Larven-Stadien der sechsstrahligen Corallen, sowohl das vierzählige als das achtzählige, besitzen eine hohe phylogenetische Bedeutung, weil sie als erbliche Wiederholungen uralter vierstrahliger und achtstrahliger Ahnenformen aufzufassen sind. Das achtstrahlige Stadium wird oft als *Edwardsia*-Stadium bezeichnet, weil diese Mesocoralle permanent auf dieser Stufe stehen bleibt und den phylogenetischen Uebergang von den Tetracorallen zu den Hexacorallen anzeigen. Die typische achtstrahlige Larve der Hexacorallen verwandelt sich später in eine zwölffstrahlige, indem zu den vier primären (principalen) Septenpaaren noch zwei neue (laterale) hinzutreten. Die sechs Taschenpaare, welche durch diese 12 Septen getrennt werden, ordnen sich dann dergestalt um, dass 6 kleinere Taschen mit 6 grösseren alterniren; von den ersten liegen 2 gegenständige (sagittale) in der Medianebene (an der dorsalen und ventralen Schlundrinne), 4 grössere zu beiden Seiten derselben; die Grundform ist jetzt zweischneidig-sechsstrahlig; sie wird zweiseitig, wenn sich nur eine (ventrale) Schlundrinne entwickelt (*Monaulea*, *Cereanthea*). Erst die Ausbildung der zwölffstrahligen Larve fixirt den sechsstrahligen Typus der Hexactinien.

## § 126. System der Corallen.

Legionen	Ordnungen	Unter-Ordnungen	Familien
I. Legion: <b>Alcyonaria</b> Kranzcorallen ( <i>Anthozoa monocyclia</i> ). Zahl der Tentakeln, Kammern und Septen in der Ontogenese permanent. Zwischen die inter- radialen Septen werden keine per- radialen Sternplatten eingeschaltet. ( <i>Stephocorallia</i> )	1. Staurocorallia ⊖ (= <i>Corallarcha</i> ) Constant 4 Parameren, Tentakeln einfach II. Octocorallia (= <i>Octactinia</i> ) Constant 8 Para- meren, 8 Tentakeln gefiedert III. Antiecorallia (= <i>Antipatharia</i> ) Constant, 6, 10 oder 12 Parameren, Tentakeln einfach	1. Procorallaria ⊖ Ohne Skelet 2. Tetractinaria ⊖ Mit Stückel-Skelet 3. Sarcophytaria Mit Stückel-Skelet 4. Tubiporaria Mit Röhren-Skelet 5. Gorgonaria Mit Axen-Skelet 6. Hexamerota Mit 6 Magen-Septen 7. Dodecamerota Mit 12 Magen- Septen 8. Decamerota Mit 10 Magen- Septen	Protocorallida ⊖ <i>Tetractinida</i> ⊖ <i>Monoxenida</i> <i>Cornularida</i> <i>Sarcophytida</i> <i>Tubiporida</i> <i>Helioporida</i> <i>Gorgonida</i> <i>Pennatulida</i> <i>Cladopathida</i> <i>Liopathida</i> <i>Antipathida</i>
II. Legion: <b>Zoantharia</b> Sternkorallen ( <i>Anthozoa polycyclia</i> ). Zahl der Tentakeln, Kammern und Septen in der Ontogenese zunehmend. Zwischen die inter- radialen Septen werden perradiale Sternplatten (Astro- septen) eingeschaltet. ( <i>Astrocorallia</i> )	IV. Tetracorallia (= <i>Rugosa</i> ) Vier Parameren. Zahlreiche (4 $\times$ x) Astrosepten V. Mesocorallia (= <i>Octozantha</i> ) Acht Parameren. Zahlreiche (8 $\times$ x) Astrosepten VI. Hexacorallia (= <i>Hexactinia</i> ) Sechs Parameren. Zahlreiche (6 $\times$ x) Astrosepten	9. Inexpleta Ohne Füllungs- Skelet 10. Expleta Mit Füllungs- Skelet 11. Paractinaria Ohne Skelet 12. Stylinaria Mit Skelet 13. Halirhodaria (= <i>Actiniaria</i> ) Ohne Skelet 14. Oculinaria Ohne Füllungs- Skelet, nur mit compactem Skelet 15. Madreporaria Mit Füllungs-Skelet, mit porösem oder compactem Skelet	<i>Cyathaxonida</i> <i>Palaeocyclida</i> <i>Cyathophyllida</i> <i>Zaphrentida</i> <i>Cystiphyllida</i> <i>Edwardsiida</i> <i>Gonactinida</i> <i>Paractinida</i> <i>Grynnida</i> <i>Stylinida</i> <i>Actiniida</i> <i>Zoanthida</i> <i>Myniadina</i> <i>Oculinida</i> <i>Turbinolida</i> <i>Pocilloporida</i> <i>Thamnastraeida</i> <i>Madreporida</i> <i>Poritida</i> <i>Astraeida</i> <i>Fungida</i>

## § 127. Stammbaum der Corallen.



### § 128. Erste Legion der Anthozoen:

#### **Alcyonaria. Kranzcorallen.**

##### **ANTHOZOA MONOCYCLIA. STEPHOCORALLIA.**

Corallen mit permanenter Zahl der Tentakeln, der Magenkammern und Septen. Zwischen die interradialen Septen werden keine perradialen Sternplatten eingeschaltet.

Die erste Legion der Corallen bilden die Alcyonarien oder *Stephocorallen*, characterisiert durch einfachen Tentakel-Kranz und permanente Zahl der Magentaschen, sowie durch Mangel der Sternplatten. Die Zahl der perradialen Tentakeln und der mit ihnen communicirenden Magentaschen, sowie der interradialen Septen zwischen letzteren, ist bald 4, bald 6, bald 8; ursprünglich ist sie Vier, bei der gemeinsamen Stammgruppe, den *Stauroporiden*. Sie ist verdoppelt bei der grossen Ordnung der *Octocorallen*, die ohne Ausnahme acht gefiederte Tentakeln besitzen und ebenso viele Gastral-Septen. Die Zahl Sechs findet sich in der eigenthümlichen Ordnung der *Anticorallen*, deren phylogenetische und systematische Stellung noch zweifelhaft ist. Die achtstrahligen Octocorallen sind jedenfalls durch Verdoppelung der Tentakel-Zahl aus den vierstrahligen Stauroporiden entstanden. Die sechsstrahligen Anticorallen könnten entweder aus einem anderen Zweige der Stauroporiden hervorgegangen sein (durch Einschaltung von 2 neuen Parameren zwischen die 4 ursprünglichen), oder aus einem Zweige der älteren Octocorallen, indem 2 gegenständige (in der Längsaxe der Zweige liegende) Tentakeln rückgebildet wurden. Indessen ist es neuerdings mehr wahrscheinlich geworden, dass die Anticorallen durch Verkümmерung und Rückbildung aus einer alten Gruppe der polycyclischen *Hexacorallen* entstanden sind, aus einem ausgestorbenen Seitenzweige der Halirhodarien oder Actiniarien. Die auffallende Aehnlichkeit in der Skeletbildung der Antipathiden und Gorgoniden würde dann auf Convergenz beruhen.

### § 129. Erste Ordnung der Anthozoen:

#### **Stauroporidae. Tetramerale Alcyonarien.**

(*Stephocorallia tetrameralia. Archactinia.*)

##### **HYPOTHETISCHE GEMEINSAME STAMMGRUPPE ALLER ANTHOZOEN.**

Corallen mit vier Parameren und permanenter Vierzahl der Tentakeln. 4 perradiale Magentaschen alternieren mit 4 interradialen Septen. Keine Astralplatten.

Die Ordnung der Staurocorallen (oder *Archactinien*) bildet die gemeinsame praesilurische Stammgruppe aller Corallen, entsprechend den *Stauromedusen*, der gemeinschaftlichen Stammgruppe aller Scyphomedusen. Weder lebende noch fossile Vertreter dieser ältesten Corallen-Ordnung sind uns mit Sicherheit bekannt; wir können aber auf ihre einstmalige Existenz mit voller Sicherheit aus maassgebenden Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie schliessen. Bei den meisten Zoaantharien, deren Ontogenie genau untersucht ist (— insbesondere bei den Actiniarien, Cereanthen u. s. w. —) werden bei der Einstülpung des Schlundrohrs zunächst vier Magentaschen gebildet, welche dasselbe in Kreuzform umgeben; gewöhnlich sind dieselben paarweise ungleich, so dass die amphitheat- (oder selbst amphipleurisch) modifizierte vierstrahlige Grundform erscheint. Bei den Octocorallen werden allerdings gewöhnlich alle 8 Magentaschen gleichzeitig angelegt; dass aber auch sie ursprünglich von vierzähligen Staurocorallen abstammen, zeigt die Struetur des Metropolypen (oder „Stiels“) der *Pennatuliden*; sein Querschnitt zeigt genau dieselben 4 Gastralkammern, wie der Querschnitt der Larven von *Cereanthus* und den *Actiniern*: ein paar symmetrisch gleiche Lateral-Kammern zu beiden Seiten der Median-Ebene, in welcher das Mundrohr und die beiden (oft ungleichen) Sagittal-Kammern liegen (dorsale und ventrale). Die tetranemale Larve von *Arachnactis* zeigt diesen amphitheat-vierstrahligen Bau sehr deutlich ausgeprägt.

Da im unteren Silur zahlreiche Formen von echten Tetracorallen (— welchen nothwendig niedere Staurocorallen vorausgegangen sein müssen —) schon sehr entwickelt auftreten, dürfen wir schliessen, dass Staurocorallen einfacherster Art schon in der cambrischen Zeit existirten. *Protocorallium*, die hypothetische Urform, dürfte dem *tetranemalen Scyphostoma* in Form und Bau höchst ähnlich gewesen sein, wesentlich verschieden nur durch das eingestülppte Schlundrohr. Die 4 kreuzständigen Magenkammern werden gleich gewesen sein und sich in 4 hohle Tentakel fortgesetzt haben. Wie bei den einfachsten Octocorallen (*Cornularia*) hat ein selbständiges Mesoderm noch gefehlt und war dasselbe durch eine dünne, structurlose Schicht zwischen den beiden Epitelblättern vertreten. Später wird sich dann dieses Fulcrum verdickt und zu Mesenchym entwickelt haben, in welchem sich Spicula bilden konnten (*Tetractinaria*). Wir halten es für sehr wahrscheinlich, dass während der cambrischen Periode eine grosse Zahl von mannichfaltig differenzierten Staurocorallen lebte, die wegen Mangels eines zusammenhängenden festen Kalk-Skeletes keine fossilen Reste hinterlassen konnten.

### § 130. Zweite Ordnung der Anthozoen:

#### **Octocorallia. Octomerale Alcyonarien.**

(*Stephocorallia octomeralia. Octactinia. Alcyonaria ss. restr.*).

#### HAUPTGRUPPE DER MODERNEN ALCYONARIEN.

Corallen mit acht Parameren und permanenter Achtkahl der Tentakeln. 8 perradiale Magentaschen alternieren mit 8 interradialen Septen. Keine Astralplatten.

Die Ordnung der Octocorallen (oder *Octactinien*) umfasst eine grosse Anzahl lebender und tertiärer, sowie eine geringe Zahl älterer fossiler Formen. Dieselben bilden in der Gegenwart die formenreiche Hauptgruppe der Alcyonarien und entwickeln eine grosse Mannigfaltigkeit in der Bildung der Cormen und des Skelets; hingegen ist die Organisation der Personen sehr einförmig und in allen Hauptverhältnissen streng erblich. Alle Octocorallen besitzen im völlig entwickelten Zustande 8 gleiche Parameren, 8 perradiale Magenkammern und 8 dazwischen liegende vollständige Septen; die 8 gleichen Tentakeln, deren Höhle mit den 8 Magentaschen communiziert, zeichnen sich vor denjenigen aller anderen Corallen dadurch aus, dass sie regelmässig gefiedert sind. Der basale Magenraum ist einfach und ohne jede Andeutung von Sternplatten.

Obwohl die achtstrahlige Grundform der Anthopolypen bei allen Octocorallen äusserlich ganz regulär erscheint, besteht doch eine vollkommene Regelmässigkeit der octoradialen Grundform nur bei Einigen der niedersten und ältesten Formen dieser Ordnung, bei *Monoxenia* und *Clavularia*. Hier sind alle 8 Parameren congruent, die 8 Septen völlig gleich, fertil, mit sehr schwachen, nicht vortretenden Muskelplatten; der Schlund ist cylindrisch, seine Mundöffnung und Schlundpfoste kreisrund. Die Grundform ist hier die reguläre achtseitige Pyramide. Bei allen übrigen Octocorallen verwandelt sich dieselbe in die bilateral-achtstrahlige (oder besser amphibleure) Pyramide, indem der cylindrische Schlund sich in einer (sagittalen) Meridian-Ebene taschenförmig zusammenklappt und der Mund somit zu einem langen und schmalen Spalte wird. Zugleich werden 2 längere Septen steril, so dass nur die 6 kürzeren Septen Gonaden bilden; die 8 Muskelfäden ordnen sich an den Septen dergestalt symmetrisch, dass sie einer ventralen, an dem Bauchrande des Schlundes gebildeten Schlundrinne zugewendet sind. Die Median-Ebene trennt hier den achtstrahligen Körper in ein paar symmetrisch gleiche Seitenhälften.

Nur die kleine Familie der *Monoxeniden*, die älteste unter allen Octocorallen, bleibt auf der Stufe der solitären Person stehen; alle übrigen bilden Stöcke von sehr mannichfältiger Form. Im einfachsten Falle entstehen aus der primären Person Wurzelausläufer (Stolonen), aus denen sich einzelne Personen erheben; sie gleichen bei den *Cornulariden* auffallend den kriechenden Stücken von Campanarien. Bei den Orgelcorallen (*Tubipora*) wachsen zahlreiche röhrenförmige Personen mit verkalktem Mesoderm dicht neben einander vertical empor und sind durch horizontale Platten verbunden. Die meisten Alcyoniden erzeugen reichliches Coenenchym zwischen den durch Knospung sich vermehrenden Personen; im Coenenchym entwickelt sich ein reiches Canalnetz, im mesodermalen Bindegewebe werden Kalknadeln gebildet. Compakte Kalkstücke, ähnlich denen der hexactinien Steincorallen, bilden die *Helioporiden*. Die *Gorgoniden* dagegen bilden durch cuticulare Ausscheidung aus dem Exoderm der Basis ein inneres, horniges oder kalkiges Axen-Skelet, das sich baumförmig verästelt; die sehr zahlreichen und kleinen Personen sitzen in dem dünnen, Kalknadeln enthaltenden Rindenüberzug. Die höchste Ausbildung erreicht die Cormosis in der Gruppe der *Pennatuliden*, wo ein primärer Metropolyph (meistens mit vierstrahligem Gastralraum) durch laterale Knospung regelmässig gefiederte Stöcke von Federform bildet. Die phylogenetische Entstehung dieser mannichfältigen Stockformen durch Modificationen der monogenetischen Vermehrung und Anpassung an die Lebensweise lässt sich schrittweise verfolgen.

Die Cormen der niederen und älteren Octocorallen sind monomorph, aus gleichartigen Personen zusammengesetzt; so die *Cornulariden*, *Tubiporiden*, die meisten *Gorgoniden* und viele *Alcyoniden*. Dagegen tritt Arbeitsteilung ein in den polymorphen Stücken einzelner *Gorgoniden* (*Eucorallium*, *Dasygorgia*) und *Alcyoniden* (*Sarcophytum*, *Lobophytum*), ferner bei *Heliopora* und bei allen *Pennatuliden*. Bei diesen polymorphen Cormen sind nur die grösseren Geschlechtstiere (die *Anthopolypen* oder *Anthozoide*) vollständig entwickelt, mit Tentakelkranz und 8 Septen; die kleineren sterilen Personen (die *Parapolypen* oder *Siphozoide*) haben nur 2 gegenständige Septen und keine Tentakeln; sie dienen zur Regulirung der Wasseraufnahme.

Die einfachsten Formen der Octocorallen haben unter allen lebenden Anthozoen die ursprünglichen Verhältnisse der Organisation am getreuesten bewahrt, so namentlich die *Monoxeniden* und *Cornulariden*. Bei Einigen dieser niedersten Alcyonarien besteht noch kein zellenhaltiges Mesoderm; an seiner Stelle liegt zwischen Exoderm und Endoderm eine dünne, structurlose Stützplatte, wie bei den Hydropolypen. Das dünne, chitinöse Cuticular-Skelet, welches die röhrenförmigen

Stolonen der *Cornularien* umschliesst und becherförmige Hüllen um die einzelnen Personen bildet, gleicht ganz demjenigen der *Campanarien* unter den Hydropolypen (§ 79).

Die Abstammung der *Octocorallen* von den *Stauroporiden* kann keinem Zweifel unterliegen; jene achtzähligen sind aus diesen vierzähligen Aleyonarien, durch Verdoppelung der Magentaschen und Tentakeln entstanden. Der Metropolyp (oder „Stiel“) der Pennatuliden ist von 4 radialen Canälen durchzogen, welche in ihrer bilateralen Differenzirung sich gerade so verhalten, wie die 4 primären Magentaschen vieler Zoantharien-Larven (vergl. § 125).

Die Palaeontologie gibt über die Stammesgeschichte der Octocorallen keine bedeutenden Aufschlüsse. Die Skeletbildungen sind bei der Mehrzahl dieser Aleyonarien zu unvollständig, um eine kenntliche Erhaltung in fossilem Zustande zu ermöglichen. Von dem festen Axenskelet der Gorgoniden (auch von dem der Edelcoralle, *Eucorallium*) sind Reste aus der Kreide und der Tertiärzeit erhalten, aber ohne morphologisches Interesse. Auch *Heliopora* findet sich fossil von der Kreide an. Dagegen ist es sehr zweifelhaft, ob die palaeozoischen *Heliolithiden* eine wirkliche Verwandtschaft zu den ähnlichen *Helioporiden* besitzen (denen ihre Kalkröhren im Besitze von 12 Pseudosepten gleichen); wahrscheinlich gehören sie zu einer anderen Gruppe der Corallen, vielleicht zu den Tabulaten (§ 119). Auch die angenommene Verwandtschaft mancher Tabulaten (*Syringopora*, *Halysites* etc.) mit *Tubipora* ist sehr zweifelhaft; der grösste Theil dieser Tabulaten gehörte wahrscheinlich zu den *Scyphopoden* (§ 117).

Die Ontogenie ist erst von wenigen Octocorallen näher bekannt und giebt auch keine besonderen Aufschlüsse über die einzelnen Verhältnisse ihrer Phylogenie. Die 8 Magenkammern und Tentakeln werden bei der jungen Larve gewöhnlich gleichzeitig angelegt (— wogegen ursprünglich die 4 interradialen später als die 4 perradialen entstanden sein werden —). Bemerkenswerth ist, dass bei den octoradialen Larven der niedersten Formen (*Monoxenia*, *Clavularia*) die achtstrahlige Form völlig regulär ist (Schlund cylindrisch, Mund kreisrund). Bessere Kenntniss und Vergleichung der Metamorphose der einzelnen Gattungen wird wohl noch manche Räthsel in der Phylogenie dieser Anthozoen aufklären.

Dagegen erklärt uns die vergleichende Morphologie der Octocorallen viele Verhältnisse ihrer Abstammung in sehr befriedigender Weise, besonders innerhalb der morphologisch reich differenzirten Gruppen, der *Gorgoniden* und *Pennatuliden*. Die einzelnen Familien und Subfamilien dieser formenreichen Unterordnungen lassen sich grossentheils leicht im Stammbaum unterbringen; ebenso wie die ein-

zernen Gruppen der Alcyoniden (*Sarcophytarien*) sind sie ursprünglich auf so einfache Stammformen zurückzuführen, wie es die kleinen, heute noch lebenden *Cornulariden* und *Monoxeniden* sind.

### § 131. Dritte Ordnung der Anthozoen:

#### **Anticorallia. Hexamerale Alcyonarien.**

(*Antipatharia. Stephocorallia hexactinia.*)

##### ISOLIRTER SEITENZWEIG DER SECHSSTRAHLIGEN ALCYONARIEN.

Corallen mit sechs Parameren und meist permanenter Sechszahl der Tentakeln. 6, 10 oder 12 perradiale Magentaschen alterniren mit ebenso vielen interradialen Septen. Keine Astralplatten.

Die Ordnung der Anticorallen oder *Antipatharien* bildet eine kleine Gruppe von sehr eigenthümlich organisierten Anthozoen, deren wahre Stellung im System und dem entsprechend auch die phylogenetischen Beziehungen zu anderen Corallen noch zweifelhaft sind. Alle Antipatharien bilden baumförmig verzweigte (— nur bei *Cirripathes* stabförmige und unverästelte —) Stöcke, welche denjenigen vieler *Gorgoniden* ähnlich und mit sehr zahlreichen und kleinen Personen bedeckt sind. Diese erheben sich aus einer sehr dünnen Coenenchym-Platte, welche röhrenförmig das chitinöse Axen-Skelet überzieht. Gleich dem ähnlichen „Hornskelet“ der Gorgoniden wird dasselbe von einer cuticularen Ausscheidung der Fuss scheibe gebildet. Die kleinen Polypen der Antipatharien tragen nur einen einfachen Kranz von cylindrischen oder konischen Tentakeln. Diese sind gewöhnlich einfach, selten (bei *Dendrobranchia*) gefiedert, wie bei den Octocorallen. Meistens sind nur 6 Tentakeln vorhanden, selten 12 oder 24. Gewöhnlich liegen zwei gegenständige Tentakeln in der Ebene der Mundspalte, senkrecht zur Längsaxe des Zweiges, auf dem der Polyp sitzt; die vier anderen halbieren die rechten Winkel zwischen der ersten und der Zweigaxe. Zwischen den 6 perradialen Tentakeln liegen meistens 6 interradiale Septen, welche das Schlundrohr mit der Kelchwand verbinden. Von diesen sind aber nur zwei gegenständige völlig entwickelt, diejenigen, welche in der Längsaxe des Zweiges, also senkrecht zur Mundspalte stehen; nur diese beiden Septen bilden Gastral-Filamente und Gonaden. Die 4 übrigen Septen sind steril, klein und rudimentär. In einigen Gattungen ist die Zahl der Magen-Septen vermehrt; 6 besitzen die *Hexameroten*, 10 die *Decameroten*, 12 die *Dodecameroten*.

Der Körperbau der sechsstrahligen und monocyclischen Antipathiden ist so eigenthümlich, dass sie der phylogenetischen Beurtheilung grosse Schwierigkeiten bieten, um so mehr als die Ontogenese noch ganz unbekannt ist. Der einfache Tentakel-Kranz, sowie der Mangel der Astralplatten, stellt dieselben zu den monocyclischen Aleyonarien, unter denen namentlich die *Gorgoniden* in der Bildung der Cormen und des cuticularen Axenskeletes viele Aehnlichkeiten darbieten. Hier-nach könnte man annehmen, dass die Antipatharien einen Ueberrest einer selbständigen älteren Aleyonarien-Gruppe bilden, die sich entweder direct aus vierzähligen *Staurocorallen* oder aus achtzähligen *Gorgonarien* entwickelt hat. Auf der anderen Seite sprechen aber viele Gründe für die Annahme, dass die Antipatharien einen verkümmerten Zweig der *Hexacorallen* darstellen; insbesondere hat man mit Erfolg versucht, sie durch Rückbildung aus einer proliferirenden *Hexactiniens*-Form (*Gephyra*) oder einer verwandten Actiniarie abzuleiten. Sichere Entscheidung darüber ist erst von der Kenntniss ihrer Ontogenie zu erwarten.

### § 132. Zweite Legion der Anthozoen: Zoantharia. Stern-Corallen.

#### ANTHOZOA POLYCYCLIA. ASTROCORALLIA.

Corallen mit wachsender Zahl der Tentakeln, Magenkammern und Septen. Zwischen die interradialen Septen werden perradiale Sternplatten eingeschaltet.

Die Legion der Zoantharien oder *Astrocorallen* bildet die zweite und jüngere Hauptgruppe der Anthozoen, characterisiert durch den Besitz von Sternplatten und durch secundäre Ausbildung von accessorischen Tentakeln und Magenkammerm. In der ersten Jugend gleichen sie durch einfache Bildung des Tentakel-Kranzes und Taschen-Kranzes den *Aleyonarien*; sie sind daher auch phylogenetisch von ihnen abzuleiten; später entfernen sie sich von ihnen, indem neue (succursale) Tentakeln und Septen zwischen die ursprünglichen (principalen) eingeschaltet werden.

Die ursprüngliche Zahl der Parameren oder die „homotypische Grundzahl“ ist auch bei den *Zoantharien*, ebenso wie bei ihren *Aleyonarien*-Ahnen, Vier, und diese Zahl bleibt — trotz der Multiplication der Sternleisten — streng erblich erhalten in der palaeozoischen Ordnung der *Tetracorallen*. Die Vierzahl wird verdoppelt bei ihren jüngeren Nachkommen, den achtstrahligen *Mesocorallen*; diese verhalten

sich mit ihren acht Parameren zu ersteren ganz ähnlich, wie unter den Alecyonarien die *Octocorallen* zu den *Stauroporarien*. Aus den permischen Mesocorallen sind im Beginn der Triasperiode (oder etwas früher) die sechsstrahligen *Hexacorallen* hervorgegangen, wie deren Ontogenese (— insbesondere das octoradiale *Edwardsia*-Stadium —) deutlich beweist. Die Sechs-Zahl ihrer Parameren ist keine ursprüngliche, sondern durch amphithecte Differenzirung einer achtstrahligen Form entstanden; aus den 8 Magentaschen der letzteren wurden zunächst 12, und diese zwölf Parameren differenzierten sich dergestalt, dass 6 primäre (perradiale) mit 6 secundären (interradialen) alternirten; in den 6 perradialen Magentaschen entstanden sodann die 6 primären Sternleisten. Der Uebergang der achtstrahligen in die sechsstrahlige Grundform scheint übrigens polyphyletisch, und in mehrfach verschiedener Form stattgefunden zu haben; auch ist nicht ausgeschlossen, dass ein Theil der *Hexacorallen* direct aus *Tetracorallen* entstanden ist. So scheinen namentlich die älteren mesozoischen Madreporarien durch Umbildung mehrerer permischer Tetracorallen entstanden sein, während die skeletlosen Hexactinien durch die verbindende Zwischengruppe der Octactinien (oder Paractinarien) mit ihren älteren Protocorallen-Ahnen verknüpft werden; das beweist deutlich ihre Ontogenie.

Die Sternplatten oder Sternleisten (*Astroplateae*, *Astrolamellae*) sind demnach als characteristische (— bei den Alecyonarien niemals vorkommende —) Productionen der Zoantharien zu betrachten. Sie wurden früher allgemein als „Septen“ bezeichnet und mit den echten Septen (oder Parieten), den radialen Scheidewänden der Magentaschen, verwechselt; auch nahm man irrtümlich an, dass die Sternplatten der Madreporarien durch Verkalkung dieser echten Septen entstünden. Allein diese letzteren sind ursprünglich stets interradial und liegen in den Meridian-Ebenen zweiter Ordnung. Die Sternplatten hingegen wachsen als perradiale Lamellen in die Mitte der Magentaschen hinein und liegen somit in den Meridian-Ebenen erster Ordnung.

Die perradialen Sternplatten sind ursprünglich als radiale Falten der Kelchwand aufzufassen, welche mit dem Schlundrohr in keinem Zusammenhang stehen. Die interradialen Septen hingegen sind ursprünglich radiale Falten der Mund scheibe, Einziehungen zwischen den Tentakeln, welche von Anfang an die Kelchwand mit dem Schlundrohr in Verbindung erhalten. Wir betrachten daher auch bei den skeletlosen Actiniarien nur die vollständigen Scheidewände der radialen Magenkammern als echte Septen, hingegen die zwischen denselben liegenden „unvollständigen Septen“ (Sarcosepten) als unverkalkte Sternplatten. Ebenso wie die Astroplatten der Madreporarien, deren Exoderm die kalkigen „Sternleisten“ absondert, sind sie als Radialfalten des

basalen oder aboralen Theiles der Kelchwand aufzufassen; ihr freier (axialer) Rand verbindet sich nicht mit dem Schlundrohr.

### § 133. Vierte Ordnung der Anthozoen:

#### **Tetracorallia. Tetramerale Zoantharien.**

(*Astrocorallia rugosa. Tetractinia. Pterocorallia.*)

#### HAUPTGRUPPE DER PALAEZOIOSCHEN CORALLEN.

Corallen mit vier Parameren und wachsender Tentakel-Zahl (Multiplum von Vier). Zahlreiche ( $4 \times x$ ) Astralplatten.

Die Ordnung der Tetracorallen (oder *Rugosen*), durch zahlreiche wohlerhaltene Fossilien bekannt, bildet die Hauptmasse der palaeozoischen Corallen und vertritt während dieses Zeitalters hauptsächlich den Stamm der Nesselthiere. Zu dieser Ordnung gehören die ältesten fossilen Reste von Anthozoen, die wir kennen (aus dem untersten Silur). Sie bilden mächtige Corallen-Riffe während der silurischen, devonischen und carbonischen Zeit; im Perm sterben sie grösstenteils oder ganz aus. Es ist noch zweifelhaft, ob spätere vierstrahlige Zoantharien, sowie einige lebende Zoantharien, deren Grundform ursprünglich rein vierstrahlig, später oft achtstrahlig ist (*Cere-anthida, Zoanthida*), im System besser zu dieser oder zu der folgenden Ordnung gestellt werden.

Die echten palaeozoischen Tetracorallen sind zum grossen Theile solitäre Personen (*Monocorallen*), zum anderen Theile sociale, stockbildende Arten (*Cormocorallen*). Diese rugosen Corallenstücke sind stets durch Mangel eines besonderen Coenenchyms ausgezeichnet; ihre Personen sind unmittelbar aneinandergedrängt und verwachsen. Bei allen echten Tetracorallen ist der vierstrahlige Bau des Körpers mehr oder weniger scharf ausgeprägt, gewöhnlich dadurch, dass unter den zahlreichen radialen Sternplatten des Kelches sich die 4 primären durch besondere Grösse oder eigenthümliche Differenzirung auszeichnen. In der grossen Mehrzahl der Fälle ist die Form der vierstrahligen Personen zugleich ausgeprägt zweihälftig, so dass 2 ungleiche gegenständige Astroplatten in der Median-Ebene liegen (dorsale und ventrale), 2 andere (laterale) paarig zu beiden Seiten derselben. Die weite Verbreitung und mannichfaltige Ausprägung dieses bilateral-vierstrahligen Baues hat zu der irrthümlichen Ansicht geführt, dass derselbe für die ganze Ordnung der Tetracorallen eine maassgebende typische Bedeutung besitze; manche Palaeontologen haben dieselben sogar schlechtweg als „nicht strahlig, sondern zweiseitig“ bezeichnet. Das ist aber durch-

aus nicht der Fall; denn erstens sind alle „bilateralen Tetracorallen“ zugleich tetraradial, und zweitens giebt es daneben viele ganz regulär vierstrahlige Formen. Auch die secundären Sternleisten, welche sich zwischen den 4 primären entwickeln, zeigen durchaus nicht allgemein die bilaterale Anordnung, die man für typisch hält.

**Transformation der Tetraeorallen.** A. Regulär-vierstrahlige Tetracorallen, welche keinerlei Andeutung einer zweiseitigen Anordnung zeigen, finden sich sowohl unter den solitären als unter den sozialen Vertretern dieser Ordnung, besonders in den Familien der *Cyathaxoniden*, *Cyathophylliden*, *Palaeocycliden* und *Stauriden*. Eine vollkommen regelmässige Quadrat-Pyramide ist z. B. der kegelförmige Kelch der solitären inexpleten *Cyathaxonia* (einer der einfachsten Formen) und des expletten *Omphyma* (Unter-Silur); die 4 primären Sternplatten bilden um die kreisrunde Centralhöhle ein reguläres rechtwinkeliges Kreuz, und die zahlreichen secundären Platten sind in den 4 congruenten Quadranten ganz regelmässig angeordnet, grössere und kleinere alternirend. Bei dem solitären *Goniophyllum pyramidale* bilden die 4 stärkeren Primär-Platten ebenfalls ein rechtwinkeliges Kreuz und halbiren die 4 Seiten der quadratischen Mund-scheibe. Auch bei den Stücken der sozialen Stauriden (*Stauria*, *Holocystis*, *Polycoelia* u. A.) zeigen die gedrängt stehenden Personen eine regelmässig vierstrahlige Grundform. Die Mundöffnung dieser regulären Tetracorallen wird kreisrund gewesen sein, und das Schlundrohr cylindrisch oder regulär vierseitig-prismatisch.

B. Die zweihälftig-vierstrahligen Tetracorallen (mit *tetramphileurer* Grundform) zeigen alle Uebergänge von jener ursprünglichen regulären bis zu einer ausgeprägt bilateralen oder *diploren* Form. Gewöhnlich sind die 4 primären Astroplatten dergestalt differenzirt, dass die Dorsalplatte oder Hauptplatte (das „Hauptseptum“) stärker entwickelt ist als die gegenüberstehende Ventralplatte oder Gegenplatte (das „Gegen-septum“). Zu beiden Seiten dieser Medianplatten sind die beiden Seiten-Platten oder Lateral-Platten so symmetrisch gestellt, dass sie mit der Dorsalplatte einen kleineren (spitzen), mit der Ventralplatte einen grösseren (stumpfen) Winkel bilden. In den 4 Quadranten des Kelches, welche durch diese 4 stärkeren Primär-Septen geschieden werden, sind die zahlreichen schwächeren Secundär-Septen dergestalt vertheilt, dass in den beiden Dorsal-Quadranten (oder „Haupt-Vierteln“) ihre Axial-Enden gegen die Dorsalplatte gerichtet sind, und zwar die ältesten an den Seitenplatten, diesen fast parallel liegen; während in den beiden Ventral-Quadranten (oder „Gegen-Vierteln“) ihre Axial-Enden gegen die Seitenplatten gerichtet sind, und zwar die ältesten an der Ventralplatte liegen, dieser fast parallel. Die beiden Hälften des Kelches sind in Folge dieses bilateralen Wachsthumus vollkommen symmetrisch gleich, und die Median-Platten erscheinen in der Peristom-Ansicht als Mittelrippe eines gefiederten Blattes. Häufig ist auch der Ventral-Theil des Sagittal-Septums (unter Rückbildung der ventralen Sternplatte) in eine tiefe Grube verwandelt; diese Umbildung stützt unsere Ansicht, dass hier (— ähnlich wie bei dem lebenden, nahe verwandten *Cereanthus* —) an dem Ventral-Winkel der sagittalen Mundspalte eine ventrale Flimmer-Rinne ausgebildet war, und dass diese

characteristische Schlundbildung in erster Linie als Ursache jener bilateralen Differenzirung anzusehen ist. Jedenfalls ist die letztere weit entfernt, als eine typische und für alle *Tetracorallen* characteristische angesehen werden zu können.

Zahlreiche Gattungen, welche in den fünf Familien der echten Tetracorallen unterschieden werden, gestatten zum grossen Theil eine phylogenetische Verknüpfung auf Grund morphologischer Vergleichung, und diese entspricht auch grossentheils ihrer historischen Succession in den palaeozoischen Sedimenten. Die ältesten Tetracorallen erscheinen spärlich im Unter-Silur, häufig im Ober-Silur; sehr reichlich ist ihre Entwicklung während der devonischen und carbonischen Periode, wo sie mächtige Bänke bilden. Dann sterben sie grösstenteils aus und sind im Perm nur noch durch wenige echte Gattungen vertreten. Ein Theil der *Tetracorallen* bildete sich schon damals zu octoradialen *Mesocorallen* um und bereitete dadurch den Uebergang zu den mesozoischen *Hexacorallen* vor, welche schon in der Trias die ersten ersetzen.

### § 134. Fünfte Ordnung der Anthozoen:

#### **Mesocorallia. Octomerale Zoantharien.**

(*Astrocorallia octactinia. Octozoantha.*)

#### UEBERGANGS-GRUPPE VON DEN TETRACORALLEN ZU DEN HEXACORALLEN.

Corallen mit acht Parameren und wachsender Tentakel-Zahl (Multiplum von Acht). Meistens zahlreiche ( $8 \times x$ ) Astralplatten.

Die Ordnung der Mesocorallen oder *Octozoanthen* gründen wir hier für eine wichtige, bisher nicht genügend gewürdigte Gruppe von achtstrahligen Zoantharien, welche den Uebergang von den älteren (palaeozoischen) *Tetracorallen* zu den jüngeren (mesozoischen) *Hexacorallen* vermittelt. Dieser Uebergang wird gewöhnlich dadurch hergestellt, dass zunächst aus den 4 Parameren der Tetracorallen durch Verdoppelung 8 werden (Mesocorallen), und dass hierauf durch Einschiebung von 4 neuen (lateralen) Parameren 12 entstehen (vergl. § 132 und § 135).

Die Zahl der perradialen Magenkammern und der sie trennenden interradialen Septen beträgt in dieser Ordnung ursprünglich 8, die Zahl der Tentakeln 16, 32 oder ein anderes Multiplum von 8. Wie bei den sechsstrahligen Hexacorallen können wir auch bei den achtstrahligen Mesocorallen als zwei Unter-Ordnungen die skeletlosen und die skeletalen Gruppen unterscheiden: *Paractinaria* und *Stylinaria*. Bisher wurden die skeletlosen Paractinarien zu den Actiniaria gerechnet

(*Edwardsida*, *Paractinida*, *Gonactinida*, *Cereanthida*), dagegen die skelettführenden Stylinarien zu den Madreporarien (*Guyinia*, *Haplophyllum*, *Coccophyllum*, *Styliina*, *Holocystis* u. A.).

Die bekannteste und wichtigste Gruppe unter den lebenden Mesocorallen ist die Familie der *Edwardsida* (*Edwardsia* mit 16, *Edwardsiella* mit 32 Tentakeln). Der cylindrische oder keulenförmige Körper dieser interessanten (früher zu den Actinien gestellten) Mesocorallen zeigt schon äußerlich die octoradiale Form deutlich durch 8 longitudinale Meridian-Furchen, entsprechend den Insertionen der 8 Septen, welche als vollständige Scheidewände die 8 perradialen Magenkammern trennen. Die 16 Tentakeln der *Edwardsia* sind 8 längere und 8 kürzere, alternirend gestellt. Obgleich der Schlund im Querschnitt regulär-achtstrahlig erscheint, bildet der Mund doch, wie bei den meisten Corallen, einen schmalen Sagittal-Spalt, mit dorsalem und ventralem Mundwinkel. Die 8 Muskelfahnen sind amphipleurisch in der Weise an den Septen einseitig vertheilt, dass die beiden sagittalen Magenkammern (dorsale und ventrale) muskelfrei sind, die beiden ventrolateralen je 2 gegenständige Muskelfahnen enthalten, und die 4 übrigen Kammern (2 dorsolaterale und 2 translaterale) je eine Fahne, und zwar der Bauchseite zugekehrt. Durch diese bilaterale Anordnung wird die Grundform octamphipleurisch (zweihälftig-achtstrahlig).

Die grosse phylogenetische Bedeutung von *Edwardsia* liegt in der Thatsache, dass in der Ontogenese der meisten bisher genauer untersuchten Hexacorallen — insbesondere der meisten *Actiniarien* — eine achtstrahlige Jugendform vorübergehend auftritt, die man wegen ihrer morphologischen Uebereinstimmung mit der ersten geradezu als *Edwardsia*-Stadium bezeichnen kann. Insbesondere ist bei den gewöhnlichen *Actinien* die Anordnung der Muskelfahnen an den 8 Septen genau so wie bei *Edwardsia*; erst indem noch 4 Septen hinzutreten, und die 12 Mesenterien sich paarweise ordnen, wird die characteristische Actinien-Form mit 6 Septenpaaren erreicht, welche den Ausgangspunkt der weiteren Entwicklung für die meisten Hexacorallen bildet.

Eine sehr interessante Gruppe von Mesocorallen sind die *Gonactiniden*. Auch sie haben, wie *Edwardsia*, 8 vollständige Radialtaschen und 16 Tentakeln (in zwei alternirenden Kränzen stehend). Während aber bei *Edwardsia* in allen 8 Septen sich Gonaden entwickeln, ist dies bei *Gonactinia* nur in den 4 lateralen der Fall; die 4 kleineren sagittalen Mesenterien (2 dorsale und 2 ventrale) bleiben steril. Außerdem entwickeln sich in den Radialtaschen zwischen den 8 vollständigen „Macrosepten“, den echten Radial-Septen, noch 8 unvollständige „Microsepten“ oder Sternplatten. Jene Reminiszenz an den vierstrahligen Typus der *Scyphostomarien* ist bei *Gonactinia prolifera* um so interessanter, als dieselbe sich ungeschlechtlich nicht allein durch basale Lateral-Knospen vermehrt, sondern auch durch terminale Knospung (oder sogenannte „Querheilung“), gleich der *Scyphostoma*-Amme der Acraspeden.

Eine dritte Gruppe von Mesocorallen bilden die *Cereanthiden*, in deren Ontogenese zuerst die vierstrahlige, darauf die achtstrahlige Grundform deutlich hervortritt; in der weiteren Entwicklung wird dieselbe bald zweihälftig (octamphipleurisch), indem das taschenförmig comprimirte

Schlundrohr nur eine ventrale Schlundrinne ausbildet und in der dorsalen Magentasche allein succursale Septenpaare gebildet werden. Auch in ihrer sonstigen, sehr eigenthümlichen Organisation weichen die Cereanthiden oder Paranemata (*Cereanthus*, *Saccanthus*, *Arachnactis*) manchfach von allen anderen Corallen ab. Sie allein besitzen außer dem marginalen Tentakel-Kranze noch einen zweiten Kranz um den Mund. Auch sind sie Hermaphroditen, da in einem und demselben Septum sich beiderlei Gonaden ausbilden. Vielleicht sind daher die Cereanthiden als ein eigener, isolirt auslaufender Seitenzweig der palaeozoischen Tetracorallen zu betrachten.

Wahrscheinlich gehören zu den Mesocorallen auch die Paractinién, von denen *Sicyonis* 64 Paar Septen besitzt, amphitheatr. zu beiden Seiten der sagittalen Mundspalte vertheilt. Von diesen sind 16 primäre Mesenterien vollständige echte Septen und verbinden das Schlundrohr mit der Kelchwand; mit ihnen alterniren 16 unvollständige Secundär-Septen (die an der Mundscheibe endigen), und zwischen erstere und letztere sind 32 kleinere Septenpaare dritter Ordnung ganz regelmässig eingeschaltet. Diese accessorischen unvollständigen Radial-Lamellen betrachten wir als weichhäutige Sternplatten („Sarcosepta“).

Im Gegensatze zu den bilateral-achtstrahligen Mesocorallen tritt bei den Stauroctinién die amphitheatr.-octoradiale Grundform sehr deutlich hervor, so bei den Larven der Tealiden; sie besitzen die charakteristische Grundform der *Ctenophoren*. Dorsale und ventrale Körperhälfte sind bei diesen zweischneidig-achtstrahligen (— oder sogenannt „zweistrahligen“ —) Actinién unter sich congruent, ebenso rechte und linke Hälften. Von den 8 Magenkammern sind die beiden sagittalen die kleinsten, ohne Muskelfahnen; die beiden lateralen sind grösser, mit je 2 zugewandten Muskelfahnen; die 4 Diagonal-Kammern (zwischen ersten und letzteren) sind die grössten, jede mit einer Muskelfahne an ihrer Sagittal-Wand.

Endlich giebt es auch Mesocorallen von völlig regulärer achtstrahliger Grundform, die Holactinién (*Gyractis*). Ihr Mund ist kreisrund, das Schlundrohr cylindrisch, ohne Schlundrinnen, die zahlreichen Septenpaare völlig gleich, nach der Achtzahl geordnet, die Septen jedes Paars mit zugewandten longitudinalen und abgewandten transversalen Muskeln. Die kreisrunde Mundscheibe (mit 16 Radial-Streifen) trägt am Rande einen mehrfachen Kranz von zahlreichen Tentakeln. Die achtstrahlige Grundform ist bei dieser *Gyractis* ebenso völlig regelmässig, wie bei der Octocoralle *Monoxenia*. Man hat angenommen, dass diese Holactinién-Form durch Umbildung aus einer zweiseitig-achtstrahligen *Edwardsia* entstanden sei; es sprechen aber auch Gründe für die entgegengesetzte Annahme. *Gyractis* ist vielleicht, ebenso wie *Monoxenia*, ein isolirter Ueberrest einer uralten, regulär-achtstrahligen Corallen-Gruppe.

Unter den lebenden Madreporarien, die gewöhnlich alle als Hexacorallen betrachtet werden, scheinen sich auch noch Reste von achtstrahligen Mesocorallen zu finden. *Guyinia* und *Haplophyllum* sind solche regulär-octoradiale Monocorallen der Tiefsee; das Kalkskelet von *Guyinia* zeigt 8 reguläre Sternleisten von gleicher Grösse, dasjenige von *Haplophyllum* 16 (indem 8 primäre grössere Platten mit 8 kleineren alterniren). Ebenso ist auch bei einer Anzahl von fossilen Madreporarien der achtstrahlige Bau deutlich ausgesprochen, besonders bei solchen aus der älteren

mesozoischen Zeit, aus jener wichtigen Periode, in welcher die Umbildung der Tetracorallen in Hexacorallen stattfand. Solche Uebergangsformen, bei denen bald der vierstrahlige, bald der achtstrahlige Bau deutlich im Zoantharien-Kelche hervortritt, sind viele Stylinaceen, z. B. *Styliina*, *Coccophyllum* und *Moseleya* aus der Trias, *Holocystis* aus der Kreide.

### § 135. Sechste Ordnung der Anthozoen:

#### **Hexacorallia. Hexamerale Zoantharien.**

(*Astrocorallia polyactinia. Hexactinia*).

#### HAUPTGRUPPE DER MESOZOISCHEN UND MODERNEN CORALLEN.

Corallen mit sechs Parameren und wachsender Tentakel-Zahl (Multiplum von Sechs). Zahlreiche ( $6 \times x$ ) Astralplatten.

Die Ordnung der Hexacorallen oder *Hexactiniens* umfasst die Hauptmasse der lebenden, sowie der tertären und mesozoischen Anthozoen. Die characteristische Grundform dieser Ordnung ist die sechsseitige Pyramide, die bei den meisten Gattungen mehr oder weniger bilateral erscheint, bald *amphithect*, bald *amphibleurisch*. Die Zahl der Tentakeln und Septen ist stets ein Multiplum von Sechs. Die typische Sechszahl der Parameren, welche die Ordnung der *Hexacorallia* characterisiert, ist aber keinesfalls als ursprüngliche anzusehen, sondern aus der Achtzahl der *Mesocorallia* entstanden, und demnach weiterhin von der Vierzahl der *Tetracorallia* abzuleiten. Alle Hexacorallen, deren embryonale Entwicklung bisher genauer untersucht wurde, durchlaufen frühzeitig das achtstrahlige Mesocorallen-Stadium der *Edwardsia*, und diesem geht ein vierstrahliges Stadium voraus, welches dem tetranemalen *Scyphostoma* entspricht. Das palingenetische *Edwardsia*-Stadium der Hexacorallen verwandelt sich zunächst in ein zwölfstrahliges, und zwar dadurch, dass 4 neue Radial-Septen zwischen die 8 principalen eingeschaltet werden, jederseits je eines in eine laterale und in eine ventrolaterale Kammer. Die 12 Septen ordnen sich dann dergestalt paarweise um, dass sechs kleinere perradiale Magentaschen mit sechs grösseren interradialen regelmässig alternieren. In den engeren 6 Perradial-Taschen werden dann bei den Madreporarien die 6 primären Sternleisten (— die Astroplatten erster Ordnung —) gebildet; diese bestimmen weiterhin die sechsstrahlige Ausbildung des Kelches.

Während so einerseits die Ontogenie der Hexacorallen nach dem biogenetischen Grundgesetze ihre Abstammung von octoradialen Meso-

corallen (— bezüglich von älteren vierstrahligen Vorfahren —) nachweist, wird dieselbe anderseits auch durch die Palaeontologie bestätigt. Allerdings ist die massenhafte Entwicklung zahlreicher Formen von *Hexacorallen* ebenso characteristisch für das mesozoische, wie diejenige von *Tetracorallen* für das palaeozoische Zeitalter. Aber schon gegen Ende des letzteren, wie im Beginn des ersten erscheinen zahlreiche Formen, welche den allmählichen Uebergang beider Ordnungen andeuten. Die vierstrahlige Form geht bei vielen jüngeren Tetracorallen mehr oder weniger deutlich in die achtstrahlige und diese weiterhin in eine zwölfstrahlige Form über, aus welcher durch paarweise Umordnung der Septen die sechsstrahlige entstanden ist; besonders wichtig sind für diese Transformation einige triassische und jurassische Zoantharien. Auch der innere Körperbau mancher lebenden Hexacorallen erinnert noch an die Tetracorallen-Descendenz; z. B. bildet *Hoplophora coralligena* nur 4 Gonaden (in 4 lateralen Septen), während die 8 übrigen steril bleiben.

Die Grundform aller Hexacorallen ist demnach ursprünglich (— entsprechend der bilateralen Differenzirung ihrer achtstrahligen Vorfahren —) stets eine bilateral-sexradiale, und zwar ebenso wie bei ersten in zweifacher Richtung ausgebildet. Wenn das sagittale Schlundrohr an beiden Rändern (am dorsalen und ventralen) eine Schlundrinne besitzt und demnach die Rückenhälfte der Bauchhälfte gleich bleibt, ist die Grundform amphithect (oder „doppelt-symmetrisch“, z. B. *Fungia*); wenn hingegen nur am Bauchrande des Schlundrohrs eine Schlundrinne vorhanden ist und demgemäß die Rückenhälfte von der Bauchhälfte verschieden sich entwickelt, ist die Grundform amphipleurisch (oder „einfach-symmetrisch“, z. B. *Oculina*). Ausser diesen beiden bilateralen Modificationen der sechsstrahligen Grundform (der zweischneidigen und zweihälftigen) kommt auch drittens noch bei den Hexacorallen eine vollkommen regulär-sexradiale vor; alle 6 Parameren sind congruent. Diese Form ist wohl stets als eine secundär entstandene aufzufassen, bewirkt durch spätere Angleichung oder Aequalisirung der 6 Strahltheile, welche ursprünglich bilateral geordnet waren.

Die formenreiche Ordnung der Hexacorallen, die grösste unter den lebenden Anthozoen, wird gewöhnlich in zwei Unterordnungen eingetheilt: die skeletlosen Malacodermen (*Actiniaria*) und die skeletalen Sclerodermen (*Madreporaria*). Indessen ist diese Einteilung künstlich und phylogenetisch nicht verwerthbar; sie wird bei genauerer morphologischer und ontogenetischer Kenntniss aller Familien dieser beiden grossen Gruppen durch eine natürlichere ersetzt werden müssen. Von den weichen Actiniarien oder *Halirhodarien*, die keine fossilen Reste hinterlassen konnten, sind neuerdings schon mehrere

wichtige Gruppen (*Edwardsida*, *Cereanthida* u. A.) ausgeschieden und von uns zu den *Mesocorallen* gestellt worden (§ 134). Die skeletführenden Madreporarien, von denen wir ausser den vielen lebenden Arten sehr zahlreiche fossile, mesozoische und caenozoische Formen kennen, haben sich wahrscheinlich im Beginn der Trias-Periode (während der Ablagerung des bunten Sandsteins) polyphyletisch aus *Mesocorallen* (— vielleicht theilweise direct aus *Tetracorallen* —) entwickelt. Als eine selbständige Unter-Ordnung erscheinen die Oculinarien mit den Familien der *Oculiniden*, *Turbinoliden* und *Pocilloporiden*; sie sind vielleicht hervorgegangen aus inexpletten permischen Tetracorallen. Einen anderen alten Hauptzweig des Hexacorallen-Stammes bilden die *Thamnasteriden* der Trias, aus denen einerseits (in der Trias) die *Astraeiden*, anderseits (im Jura) die *Poritiden*, und (in der Kreide) die *Fungiden* hervorgegangen zu sein scheinen.

### § 136. Siebente Classe der Cnidarien:

#### Scyphomedusae = Acraspedae.

(*Medusae phanerocarpace. Steganophthalmata. Acalephae scyphogenae.*)

##### PLANKTONISCHE HAUPTGRUPPE DER SCHWIMMENDEN SCYPHOZOEN.

Freischwimmende Cnidarien-Personen von Medusen-Form, mit muskulöser Umbrella, deren Rand einen Kranz von Randlappen trägt, aber kein Velum. Magenhöhle mit Gastral-Filamenten. Gonaden vom Entoderm gebildet.

Die Classe der Scyphomedusen oder *Acraspeden* verhält sich zu der vorhergehenden Classe der *Scyphopolypen* ganz ebenso wie die *Hydromedusen* zu den *Hydropolypen*; sie bildet diejenige characteristische und hoch organisierte Form aus, welche durch Anpassung an schwimmende Lebensweise aus der niederen festsitzenden Polypenform entstanden ist. Dabei entwickelt sich das Peristom des *Scyphopolypen* zur muskulösen Subumbrella der *Scyphomeduse*, der einfache Magenraum des ersten zerfällt in seinem peripheren Theile in 4 Taschen, indem die dorsalen und ventralen Theile der Taeniolen an 4 Punkten mit einander verwachsen: Septalknoten oder Cathammen. Von diesen 4 interradialen Verwachsungsstellen geht die Bildung der Gastral-Filamente und der Gonaden aus. Der Kelch des Polypen wird durch gallertige Verdickung der Stützplatte zum Schirm der Meduse. Der basale Stiel des *Scyphopolypen*, durch welchen derselbe angeheftet war, bleibt noch theilweise als Scheitelaufsatzt auf dem

Scheitel der Umbrella stehen. Die einfachste Form der Scyphomedusen ist *Tessera*; sie gleicht einerseits in der Hauptsache der hypothetischen Stammform der ganzen Classe, die wir mittelst der vergleichenden Morphologie hypothetisch construiren können; andererseits ist sie nur wenig von *Scyphostoma* verschieden, jener einfachsten Form der Scyphopolypen, die uns noch in ihrer Ontogenese entgegentritt.

**Grundform der Acraspeden.** Alle Scyphomedusen sind regulär-vierstrahlige Thiere; ihre geometrische Grundform ist die Quadrat-Pyramide. Eine secundäre Abweichung von dieser streng erblichen Grundform (wie sie bei vielen Hydromedusen sich entwickelt hat) kommt in dieser Classe fast niemals vor. Selbst wenn bei einzelnen benthonischen Rhizostomen (*Polyclonia*) der periphere Schirmkranz ausnahmsweise aus dem tetrameren in den hexameren Typus übergeht, bleibt die ursprüngliche, regelmässig-vierstrahlige Bildung im Schirm-Centrum erhalten. Bei einigen Semostomen (*Aurelia* besonders) sind individuelle Variationen der Grundzahl (5—6 statt 4) nicht selten; sie werden aber niemals erblich. Bei allen Acraspeden liegen in den Perradien oder Kreuz-Durchmessern erster Ordnung: die 4 Schenkel des Mundkreuzes und die 4 perradialen Magentaschen; dagegen in den Interradien oder alternirenden Meridian-Ebenen zweiter Ordnung: die 4 Septal-Knoten und die 4 Gruppen der Gastral-Filamente. Bei den Stauromedusen (Tesseriden) liegen in diesen 8 Radien die 8 principalen Tentakeln; zwischen ihnen entwickeln sich 8 adradiale Randlappen (Lucernarida, Charybdeida, Pericolpida). Bei der höheren Gruppe der Discomedusen verwandeln sich die 8 Principal-Tentakeln in Rhopalien, und mit diesen alternieren 8 adradiale Tentakeln; zwischen erstere und letztere sind 16 subradiale Randlappen eingefügt. Diese typische Grundform (mit 4 Radien im centralen, 8 im zonaren und 16 im peripheren Theil der Umbrella) tritt schon bei den Periphylliden auf und vererbt sich von den nahe verwandten Ephyriden auf sämtliche Discomedusen. Auch hier wie bei den niederen Acraspeden bleibt der Körper zusammengesetzt aus 4 congruenten Parameren und aus 8 Antimeren, welche paarweise spiegelgleich sind.

### § 137. Tesseronien und Ephyronien.

Die formenreiche Classe der Acraspeden zerfällt in 2 Subklassen oder Legionen: *Tesseronien* und *Ephyronien*. Die ältere und niedere Legion sind die *Tesseroniae* (auch als „vierzählige“, *Tetrapteriae* oder *Tetrameraliae* bezeichnet); sie stehen in ihren niedersten Bildungsstufen (*Tesseridae*) der Stammgruppe der Scyphopolypen noch sehr nahe. Der Schirm ist hochgewölbt, kegelförmig oder vierseitig pyramidal

(bisweilen fast würfelförmig). Der Schirmrand trägt entweder Tentakeln zwischen den Rndlappen, oder nur 4 Sinneskolben (Rhopalien). Der Magen ist von 4 weiten perradialen Magentaschen umgeben, welche durch 4 interradiale Cathammen oder Verwachsungsstellen (bald kleine Knoten, bald lange Lcisten) getrennt werden. Die Gonaden entwickeln sich, von den letzteren centrifugal wachsend, in der Subumbralwand oder auch in den Höhlen der 4 Radialtaschen.

Die *Ephyroniae* (oder die „achtzähligen“ Acraspeden, *Octoperiae*, *Octomeraliae*), aus einem Zweige der älteren Tesseronien entwickelt, bilden die zweite, jüngere und höher ausgebildete Legion der Scyphomedusen. Alle Mitglieder dieser formenreichen Legion besitzen einen flachen, scheibenförmigen Schirm, und an dessen Rande mindestens acht Sinneskolben oder Rhopalien (4 perradiale und 4 interradiale, bisweilen noch dazu mehrere accessorische). Die 4 primären Septal-Knoten oder Cathammen des peripheren Gastralraums, welche die Ephyronien von den Tesseronien geerbt haben, sind nur in der niederen Ordnung, bei den Cannostomen noch conservirt; bei den übrigen (Semostomen und Rhizostomen) sind sie aufgelöst; daher verschmelzen die 4 perradialen Magentaschen zu einem einheitlichen Raum, von dessen Peripherie 8 oder 16 Radialtaschen abgehen. Die Gonaden entwickeln sich in der Subumbralwand dieses weiten Magenraums mit centripetaler Wachstums-Tendenz.

### § 138. Monophyletischer Ursprung der Acraspeden.

Die Organisation aller Scyphomedusen stimmt in allen wesentlichen Beziehungen so sehr überein und lässt sich — trotz der zahlreichen Modificationen des Baues in den vollkommeneren Formen — so ungezwungen auf eine gemeinsame Stammform zurückführen, dass die Annahme eines einheitlichen Ursprungs (— im Gegensatze zu den Hydromedusen —) gestattet ist. Diese Stammform *Tessera* selbst, mit 8 einfachen Tentakeln, gleicht jener octonemalen Stufe des *Scyphostoma*, welche in der Ontogenie der meisten Acraspeden (soweit bekannt) wiederkehrt. *Tessera* mit 8, *Tesserantha* mit 16 und *Tesseraria* mit 32 Tentakeln, bilden die kleine Familie der Tesseranthiden, die wir als gemeinsame Stammgruppe der ältesten Ordnung, der *Stauromedusen* betrachten. Einen besonderen Zweig dieser Ordnung bilden die *Lucernariden*, welche durch die Zwischengruppe der *Depastriden* mit den *Tesseriden* verknüpft sind. Aus einem anderen Zweige der Tesseriden sind die *Cubomedusen* hervorgegangen (die älteren *Charybdeiden* und die jüngeren *Chiropipiden*); aus einem dritten Zweige die *Peromedusen* (die niederen *Pericolpiden* und die höheren

*Periphylliden*). Die wichtigste und formenreichste Gruppe der ganzen Classe sind die Discomedusen; diese Legion zerfällt in drei Ordnungen, welche drei auf einander folgende phylogenetische Bildungsstufen darstellen: die älteste Ordnung, die Canostomen (*Ephyriden* und *Linergiden*) schliessen sich unmittelbar an die Peromedusen (Periphylliden) an; aus ihnen sind später die Semostomen hervorgegangen (mit der Stammgruppe der *Pelagiden*, den divergenten Aesten der *Cyaneiden* einerseits, der *Flosculiden* und *Ulmariiden* anderseits); aus den Ulmariden endlich sind die Rhizostomen entsprossen (*Tetrademnia* und *Monodemnia*). Alle Discomedusen besitzen 8 typische Rhopalien (4 perradiale und 4 interradiale); sie sind durch Arbeitswechsel aus den 8 Principal-Tentakeln der Tesseriden entstanden. Bei den Peromedusen haben sich nur die 4 interradialen, bei den Cubomedusen nur die 4 perradialen Tentakeln der *Tessera* (bezüglich des octonemalen *Scyphostoma* —) in Rhopalien verwandelt (vergl. § 140).

### § 139. Gastrocanal-System der Acraspeden.

Das typische Gastrocanal-System der Scyphomedusen ist sowohl hinsichtlich seiner allgemeinen Anlage und Entstehung, als durch seine besondere Ausbildung und Differenzierung demjenigen der Hydromedusen (§ 83) so ähnlich, dass einzelne Formen beider Parallel-Cllassen früher häufig verwechselt wurden. Dennoch besteht zwischen Beiden eine sehr wesentliche und ganz durchgreifende Verschiedenheit. Bei allen Acraspeden finden sich an bestimmten (constanten) Stellen der Magenhöhle eigenthümliche bewegliche Fäden, die mit Drüsen (und oft auch Nesselzellen) ausgestattet und bei der Verdauung thätig sind, die Gastral-Filamente oder inneren Magententakeln; sie sind als freie Papillen aus den interradialen Magenleisten oder gastralnen Taeniolen der Scyphopolypen-Ahnen hervorgewachsen; den Craspedoten fehlen sie gänzlich. Ursprünglich sind (im einfachsten Falle) nur 4 solche Filamente vorhanden, und diese liegen an der Proximal-Seite der 4 interradialen Catharinen; gewöhnlich aber entwickeln sich sehr zahlreiche Gastral-Filamente und bilden 4 Gruppen von characteristischer Lage und Form, die 4 Phacellen. Durch Spaltung der 4 interradialen Phacellen können 8 adradiale entstehen.

Abgesehen von diesem durchgreifenden Unterschiede gleicht das Gastrocanal-System der Acraspeden demjenigen der Craspedoten in vielen Beziehungen. Auch bei ersteren wie bei letzteren besteht allgemein eine Trennung in centralen Hauptdarm (*Axogaster*) und in peripheren strahltheiligen Kranzdarm (*Perogaster*). Der Letztere entsteht auch hier dadurch, dass in der Peripherie des abgeflachten

Urdarms die beiden genäherten Wände desselben (umbrale und subumbrale Wand) mit einander an vier kreuzständigen Punkten verwachsen; und auch hier lässt sich in 4 interradialen Septen oder Verwachsungsplatten die entodermale Cathammat-Platte nachweisen (§ 83). Aber ein weiterer wichtiger Unterschied beider Medusen-Classen liegt darin, dass bei den Scyphomedusen die Concreseenz von den vorspringenden interradialen Taeniolen ihrer Scyphopolypen-Ahnen ausgeht; bei den Hydromedusen hingegen ist das nicht der Fall, da ihre Hydropolyphen-Ahnen keine Taeniolen besitzen; daher fehlen ihnen auch die Gastral-Filamente, die von diesen auswachsen.

Eine weitere wichtige Folge dieses Unterschiedes ist, dass die Cathammen oder Lothsepten bei den *Acraspeden* ursprünglich kleine Verwachsungs-Knoten oder schmale interradiale Leisten sind, nicht breite Verlöthungs-Platten, wie bei den *Craspedoten*. Daher ist die ursprüngliche Form des Kranzdarms bei ersteren ein Taschenkranz, bei letzteren ein Canalkranz. Bei allen älteren Scyphomedusen (den *Cathammata*) ist der quadratische oder kreuzförmige Centralmagen von 4 breiten Radial-Taschen umgeben, die entweder nur durch 4 kleine Septal-Knoten getrennt sind oder durch 4 schmale Leisten. Am Distalrande der letzteren communiciren die 4 perradialen Taschen durch einen „primären Ringcanal“ oder Ringsinus; dies ist wahrscheinlich der offen gebliebene Marginal-Theil des ursprünglichen Scyphopolypen-Magens, also verschieden von dem „secundären Ringcanal“ der Hydromedusen. Bei den jüngeren Scyphomedusen (den *Semostomen* und *Rhizostomen*) sind die 4 Radial-Taschen verschmolzen und im Centralmagen aufgegangen, da die Cathammaknoten aufgelöst sind (*Cathamnia*).

**Centraldarm der Acraspeden.** Der Hauptdarm oder Centraldarm (*Axogaster*) ist bei den Scyphomedusen viel mannichfältiger ausgebildet und differenzirt, als bei den kleineren Hydromedusen. Er unterscheidet sich von dem der letzteren durchgreifend durch den Besitz von Gastral-Filamenten, jenen drüsigen und beweglichen „Magententakeln“, welche aus den 4 Taeniolen hervorsprossen. Bei den älteren vierzähligen *Tesseronien*, mit hochgewölbtem, kegelförmigem Schirm, sind gewöhnlich drei Abschnitte am Centraldarm zu unterscheiden, ähnlich wie bei den Craspedoten: unten das Mundrohr, in der Mitte der Centralmagen, oben der Basalmagen. Dieser letztere ist rückgebildet oder ganz verloren bei den jüngeren achtzähligen *Ephyronien*, mit flachgewölbtem, scheibenförmigem Schirm. Sehr entwickelt ist der Basalmagen namentlich bei den Stauromedusen und Peromedusen, wo derselbe als viertheiliger Scheitelkanal den Scheitel-Aufsatz des Schirms bis zu seiner aboralen Spitze durchsetzt; 4 perradiale Rinnen

an seiner Innenwand werden durch die 4 interradialen Taeniolen geschieden; sie entsprechen den Gastroglyphen der Scyphopolypen.

Der Central-Magen ist obeliskenförmig oder vierseitig-pyramidal bei den hochgewölbten *Tesseronien*, linsenförmig bei den flachgewölbten *Ephyronien*; er mündet durch 4 perradiale Gastral-Ostien in den peripheren Kranzdarm ein und ist meistens durch eine ringförmige Einschnürung, die Gaumenpforte, vom Mundrohr oder Buccalmagen abgesetzt. Dieser letztere ist stets viertheilig, meistens mit 4 interradialen Einziehungen, so dass die Mundöffnung ein charakteristisches Mundkreuz bildet, mit 4 perradialen Schenkeln. Bei den Semostomen sind die 4 Mundlappen zu mächtigen, faltenreichen Mundarmen ausgewachsen. Bei den Rhizostomen verwachsen die krausenförmigen Falten der letzteren zu feinen Röhren, die aussen sich durch Saugmündchen öffnen, innen in den Armcanal und durch diesen in die Magenhöhle münden. Gleichzeitig schliesst sich hier die centrale Mundöffnung durch Verwachsung ihrer Ränder.

**Coronal-Darm der Acraspeden.** Der peripherische Abschnitt des Gastrocanal-Systems, welcher den centralen Hauptdarm als „Kranzdarm“ (*Perogaster*) umgibt, ist bei allen Scyphomedusen ursprünglich ein vierstrahliger Taschenkranz. Von der Peripherie des kreuzförmigen Centralmagens gehen 4 breite perradiale Taschen ab, welche durch 4 spaltförmige Gastral-Ostien mit ihm communiciren; durch 4 interradiale Cathammen (bald kleine Septal-Knoten, bei den *Tesseriden* und *Peromedusen*, bald lange Verwachsungsleisten, bei den *Lucernariden* und *Cubomedusen*) werden die 4 Magentaschen von einander getrennt, communiciren aber ursprünglich unterhalb der Cathamnen (an deren Distalrand) unter einander durch einen Ringsinus. Unter den *Discomedusen* bleibt diese ursprüngliche Bildung nur bei der ältesten Ordnung, den *Cannostomen*, bestehen; in den beiden jüngeren Ordnungen, *Semostomen* und *Rhizostomen*, sind die 4 interradialen Cathammen aufgelöst und in Folge dessen die 4 perradialen Magentaschen unter einander und mit dem Ringsinus (aussen), sowie mit dem Centralmagen (innen) zu einer einheitlichen grossen Centralhöhle verschmolzen. Nur die Gastral-Filamente, welche hier frei der subumbralen Magenwand aufsitzen (ursprünglich aber am Proximal-Rande der Cathammalknoten sassen), deuten hier noch die Stelle an, wo die verschwundenen Septal-knoten die Umbrella mit der Subumbrella verlötheten.

Nur bei der ersten und ältesten Acraspeden-Familie, bei den *Tesseriden*, bleibt die Bildung des Coronadarms auf die 4 weiten Radialtaschen und den sie verbindenden Ring-Sinus beschränkt. Bei allen anderen Scyphomedusen entwickelt sich am Distalrande des letzteren, durch peripherische Ausbuchtung desselben und in Zu-

sammenhang mit der Lappenbildung des Schirmrandes, ein Kranz von Marginal-Taschen. Ursprünglich beschränkt sich deren Zahl auf 8, und zwar besitzen die *Lucernariden* und *Charybdeiden* 8 adradiale Lappentaschen (bei den *Chirodropiden* in 16 subradiale gespalten); die *Pericolpiden* und die ältesten *Cannostomen* zeigen 8 principale Lappentaschen (4 perradiale und 4 interradiale). Die *Periphylliden* hingegen und die meisten *Ephyronien* haben 16 typische Marginal-Taschen (8 principale und 8 adradiale). Bei den *Ephyriden* und *Pelagiden* bleiben die 16 Kranztaschen einfach, wie bei den *Periphylliden*, während sie bei den *Linergiden* und *Cyaneiden* sich vielfach verästeln. Bei den übrigen *Semostomen* (*Flosculiden*, *Ulmariden*) und bei sämtlichen *Rhizostomen* werden die 16 breiten Radial-Taschen in 16 schmale Radial-Canäle verwandelt, indem die schmalen Verwachsungsleisten zwischen ihnen sich zu breiten Cathammal-Tafeln ausdehnen. Zugleich entwickelt sich am Schirmrande ein Annular-Canal oder ein „secundärer Ringcanal“, welcher die distalen Verästelungen der ursprünglich getrennten Canäle in Verbindung setzt. Von diesem Ringcanal aus entwickeln sich weiterhin periphera Canäle, welche bei den grösseren Ephyronien eine vielgestaltige Ausbildung erlangen; sie versorgen theils (innerhalb des Ringes) die Muskeln der Subumbrella, theils (ausserhalb) die Tentakeln, Rhopalien, Randlappen u. s. w. Die höchste Entwicklung erreicht dieses Gastrocanal-System in der Ordnung der Rhizostomen, wo zugleich in Folge ihrer eigenthümlichen Mundbildung ganz eigenartige Beziehungen sich ausbilden. Die vergleichende Ontogenie und Morphologie der Rhizostomen macht uns dieselben verständlich, indem sie alle Stufen ihrer phylogenetischen Differenzirung im Zusammenhang nachweisen kann.

### § 140. Neurodermal-System der Acraspeden.

Die vollkommene Analogie, welche im Körperbau der beiden parallelen Medusen-Classen, Acraspeden und Craspedoten, durchgeführt ist, zeigt sich auch in der Anordnung ihrer Bewegungs- und Empfindungs-Organe. In beiden Classen ist der muskulöse Schwimm-Apparat an der concaven Unterfläche der gelatinösen Umbrella entwickelt, das Nervensystem, Sinnesorgane und Tentakeln am Schirmrande. Aber dennoch zeigen sich sowohl in der gröberen Zusammensetzung als im feineren Bau wesentliche Unterschiede, welche auf den getrennten Ursprung und die selbständige Entwicklung beider Classen hindeuten.

Die Musculatur der Subumbrella sondert sich, wie bei den Craspedoten, in zwei Systeme, in circulare und radiale Muskeln. Während aber bei Letzteren hauptsächlich der Kranzmuskel der

Subumbrella und seine Fortsetzung in das Velum von Bedeutung ist, fällt bei den Acraspeden das Velum fort, und statt dessen entwickeln sich muskulöse Randlappen. Der Kranzmuskel erscheint als ein schmälerer Ring im Distal-Theile der Subumbrella; dafür entwickelt sich in ihrem Proximal-Theile um so kräftiger ein Kranz von 8 breiten Radial-Muskeln, die wir wegen ihrer dreieckigen Gestalt als „Delta-Muskeln“ bezeichnet haben; die 4 interradialen sind meistens grösser und stärker als die 4 perradialen.

Das Nervensystem der Acraspeden ist nur selten (in der Ordnung der Cubomedusen) demjenigen der Craspedoten ähnlich, indem ein deutlicher Nervenring in der Subumbrella ausgebildet ist, mit 8 principalen Ganglien (4 perradialen für die Sinneskolben und 4 interradialen für die Tentakeln). Gewöhnlich wird diese Centralisation vermisst; als selbständige Nervencentren erscheinen bei den Discomedusen die 8 marginalen Sinneskolben oder Rhopalien, und die 8 Principal-Ganglien an ihrer Basis. Der Zusammenhang zwischen den letzteren ist ziemlich locker und scheint nur durch den diffusen Nerven-Plexus der Subumbrella vermittelt zu werden (*Toponeurae*).

Die Sinnesorgane der Scyphomedusen sind ursprünglich 8 Principal-Tentakeln; aber nur bei der ältesten Ordnung, den *Stauro-medusen*, bleiben dieselben bestehen; bei den übrigen verwandeln sie sich theilweise oder sämtlich in eigenthümliche Sinneskolben (*Rhopalia*) von zusammengesetztem Bau. Bei den *Cubomedusen* werden zu Rhopalien umgebildet die 4 perradialen Tentakeln, bei den *Peromedusen* die 4 interradialen, bei den *Discomedusen* alle 8 Principal-Tentakeln. Zwischen letzteren entstehen dann 8 adradiale Tentakeln.

### § 141. Ontogenie der Scyphomedusen.

Die individuelle Entwicklung der Acraspeden scheint gewöhnlich mit einer eigenthümlichen Form des Generationswechsels verknüpft zu sein, welche offenbar palingenetische Bedeutung besitzt und als Strobilation bezeichnet wird. In einigen Fällen ist dieselbe durch abgekürzte Vererbung verloren gegangen und durch Hypogenesis ersetzt (*Pelagia*). Bei der typischen Strobilation entsteht zunächst aus dem befruchteten Ei der Scyphomeduse eine echte *Gastrula* (durch Invagination der *Blastula*). Nachdem ihr Urmund sich vorübergehend geschlossen hat, setzt sie sich (als *Planula*) mit dem Apicalpol fest und bildet am Oralpol, rings um den wieder geöffneten, Mund vier kreuzständige Tentakeln; sie gleicht jetzt einem einfachen tetranemalen *Hydromedusen*.

Dieser verwandelt sich dadurch in einen echten *Scyphopolypen*, dass an der Innenwand der einfachen Urdarmhöhle, zwischen den 4 primären (perradialen) Tentakeln, sich 4 interradiale Taeniolen oder Magenleisten entwickeln. Dieses tetranemale *Scyphostoma* wird zu einem octonemalen, indem 4 secundäre Tentakeln am Oralende der 4 Taeniolen hervorsprossen; sodann entwickeln sich 8 adradiale Tentakeln (dritter Ordnung), alternirend mit jenen 8 principalen. Nun beginnt das becherförmige, mit 4 Taeniolen und 16 Tentakeln ausgestattete *Scyphostoma* sich ungeschlechtlich zu vermehren, anfangs durch Bildung von lateralen, später von terminalen Knospen. Die lateralen Knospen lösen sich ab und sprossen weiter. Die terminalen Knospen hingegen verwandeln sich in kleine Medusen (*Ephyrule*), welche sich unter dem Bilde einer „Quertheilung“ von der basalen Polypen-Amme ablösen. Im einfachsten Falle trennt sich jede Ephyra-Scheibe nach Ausbildung ihrer Randorgane alsbald von ihrer *Scyphostoma*-Amme, welche wiederholt auf gleiche Weise eine neue Scheibe erzeugt (*Strobila monodisca*). Gewöhnlich aber erfolgt schon vor der Ablösung eine weitere Vermehrung der kleinen Medusenscheiben durch fortgesetzte Quertheilung oder terminale Gemmation (*Strobila polydisca*). Jede Meduse besitzt schon vor ihrer Ablösung 4 Gastral-Filamente (von den 4 Taeniolen der Polypen-Amme abgespalten), 8 Tentakeln (den 8 adradialen Tentakeln der letzteren entsprechend) und damit alternirend 8 Sinneskolben (den 8 principalen Tentakeln homolog). Zwischen den 8 Rhopalien und 8 Tentakeln entwickeln sich 16 subradiale Randlappen (Ephyra-Lappen). Durch eine typische Metamorphose verwandelt sich diese Ephyra-Larve (*Ephyrule*) in die erwachsene Form der Discomeduse.

An die Stelle dieser palingenetischen Strobilation ist bei der Semostomenen-Gattung *Pelagia* durch abgekürzte Vererbung eine directe Entwickelungs-Form getreten. Diese Hypogenesis ist offenbar cogenetisch und durch Anpassung an die oceanische Lebensweise dieser kosmopolitischen Acraspeden-Gattung bedingt. Die Polypen-Amme ist in Wegfall gekommen, als die Möglichkeit einer Anheftung am Boden und eines sitzenden Lebens verschwand. Bei der nahe verwandten *Chrysaora*, die von *Pelagia* abstammt, aber neritisch an der Küste lebt, hat sich die ursprüngliche Metagenesis mit der *Scyphostoma*-Amme erhalten. Dass diese Deutung richtig ist, ergiebt sich auch aus der Ontogenie von *Aurelia*. Diese kosmopolitische Semostomen-Gattung pflanzt sich in der Regel durch Strobilation fort; aber unter ungünstigen Bedingungen (z. B. im Aquarium) fällt dieselbe aus, und die schwimmende Gastrula verwandelt sich direct in die junge *Ephyra*. (— Vergl. unsere Abhandlung über „Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita*“, 1881. —)

## § 142. System der Acraspeden.

Legionen	Ordnungen	Familien
<p><b>Erste Legion:</b>  <b>Tesseroniae</b>          vel <b>Tessomedusae.</b>  <i>(Tetrapteriae, Tetrameraliae).</i>          Schirmkranz viertheilig, Schirm          hochgewölbt, glockenförmig,          mit bursalen Gonaden.          Meistens 4 Paar getrennte          Geschlechtsdrüsen in 4 weiten          perradialen Magentaschen.          Rhopalien 4 (niemals mehr),          bei den Stauromedusen durch          einfache Tentakeln vertreten.  <b>Gemeinsame Stammform:</b>  <i>Tessera.</i></p>	<p>I. <b>Ordnung: Stauromedusae</b>          Keine Rhopalien, an deren          Stelle 8 einfache Tentakeln          oder Randanker</p> <p>II. <b>Ordnung: Peromedusae</b>          4 interradiale Rhopalien,          4 perradiale Tentakeln          (und dazu oft 8 adradiale).          4 Paar krausenförmige Gonaden          in der Taschenwand</p> <p>III. <b>Ordnung: Cubomedusae</b>          4 perradiale Rhopalien,          4 interradiale Tentakeln          oder Tentakel-Bündel.          4 Paar blattförmige Gonaden          in den Magentaschen</p>	<p>1. <b>Tesseridae</b>          Schirm ohne Rand-          lappen</p> <p>2. <b>Lucernaridae</b>          Schirm mit 8 adra-          diale Randlappen</p> <p>3. <b>Pericolpidae</b>          4 perradiale Tenta-          keln und 8 adradiale          Randlappen</p> <p>4. <b>Periphyllidae</b>          12 Tentakeln und          16 Randlappen</p> <p>5. <b>Charybdeidae</b>          4 einfache Tentakeln          und 8 Randtaschen</p> <p>6. <b>Chirodropidae</b>          4 interradiale Ten-          takel-Bündel und          16 Randtaschen</p>
<p><b>Zweite Legion:</b>  <b>Ephyroniae</b>          vel <b>Discomedusae.</b>  <i>(Octoperiae, Octomeraliae).</i>          Schirmkranz achttheilig, Schirm          flachgewölbt, scheibenförmig,          mit gastralnen Gonaden.          Meistens 4 Geschlechtsdrüsen          in der Magenwand.          8 Rhopalien (4 perradiale und          4 interradiale), bisweilen 12—32.  <b>Gemeinsame Stammform:</b>  <i>Ephyra.</i></p>	<p>IV. <b>Ordnung: Cannostomae</b>          Mundrohr einfach, ohne Mund-          arme. Centralmund einfach.          Tentakeln solid, kurz</p> <p>V. <b>Ordnung: Semostomae</b>          Mundrohr in 4 lange, faltige          Mundarme gespalten,          Centralmund einfach, kreuz-          förmig. Tentakeln hohl, lang</p> <p>VI. <b>Ordnung: Rhizostomae</b>          Mundrohr durch eine Mund-          scheibe vertreten, von welcher          8 adradiale Wurzelarme mit          Saugkrausen abgehen. Central-          mund obliterirt. Tentakeln          fehlen am Schirmrande</p>	<p>7. <b>Ephyridae</b>          Radialtaschen einfach,          ohne Lappencanäle</p> <p>8. <b>Linerigidae</b>          Radialtaschen mit          verästelten Lappen-          canälen</p> <p>9. <b>Typhlocannidae</b>          ohne Ringcanal</p> <p>10. <b>Cyclocannidae</b>          mit Ringcanal</p> <p>11. <b>Tetrademnidae</b>          4 Subgenital-Höhlen          getrennt</p> <p>12. <b>Monodemnidae</b>          Subgenital-Porticus          einfach, kreuzförmig</p>

**§ 143. Erste Ordnung der Acraspeden:**  
**Stauromedusae. Kreuzquallen.**

GEMEINSAME STAMMGRUPPE ALLER SCYPHOMEDUSEN:  
 TESSERONIEN OHNE RHOPALIEN.

Acraspeden ohne Sinneskolben, an deren Stelle mit einfachen Tentakeln oder mit Randankern. Schirm hochgewölbt, meist glockenförmig. Magen mit 4 weiten perradialen Taschen, welche bald durch 4 kleine interradiale Septal-Knoten, bald durch 4 längere Cathammal-Leisten getrennt werden. Gonaden 4 interradiale hufeisenförmige Wülste oder 4 Paar adradiale Bänder in der Wand der 4 Magentaschen.

Die Ordnung der Stauromedusen kann als die gemeinsame Stammgruppe aller *Acraspeden* betrachtet werden, da die drei übrigen Ordnungen dieser Classe sich ohne Schwierigkeit durch stufenweise Fortbildung aus ihr ableiten lassen. Dies gilt namentlich von der ersten Familie dieser Ordnung, den primitiven *Tesseriden*, während die zweite Familie, die der *Lucernariden*, mehrfach modifiziert ist. Die einfachste Form der *Tesseriden* ist die bedeutungsvolle Gattung *Tessera*; sie kann als die erbliche Wiederholung der gemeinsamen Stammform aller Acraspeden, als der Prototypus der ganzen Classe gelten. Ihr glockenförmiger Schirm trägt an dem ungelappten Rande nur 8 einfache solide Principal-Tentakeln, 4 längere perradiale und 4 kürzere interradiale. Das kurze, vierseitig-prismatische Mundrohr führt in eine einfache Magenhöhle, in deren Basaltheil 4 interradiale Taenien vorspringen. Am Distal-Ende der letzteren sitzen 4 einfache Gastral-Filamente und 4 Septalknoten (oder Cathammen), welche den peripheren Gastralraum (oder Ringsinus) in 4 weite (perradiale) Taschen theilen. Ueber jedem Knoten liegt in der Subumbrial-Wand des Ringsinus eine hufeisenförmige Gonade. Somit ist *Tessera* nicht viel mehr als ein octonemaler Scyphopolyp einfacher Art, ein *Scyphostoma*, welches sich abgelöst und durch Schwimmübung die Mund scheibe zur Subumbrella umgebildet hat (mit circularem Kranzmuskel am Schirmrand und 8 proximalen Längsmuskeln, 4 interradialen unterhalb der Cathammen und 4 perradialen zwischen den Gonaden). Am Distalende der 4 Taenien sind durch Verlözung der umbralen und subumbralen Magenwand die 4 Cathammen entstanden.

Aus der octonemalen Stammgattung *Tessera* sind die übrigen Genera der *Tesseriden* durch Vermehrung und Differenzirung der Tentakelzahl hervorgegangen. Das wichtige, unmittelbar an *Tessera*

sich anschliessende Genus *Tesserantha* besitzt 16 Tentakeln (8 principale und 8 adradiale). Hohl sind die zahlreichen (in einer oder mehreren Reihen den Schirmrand säumenden) Tentakeln der *Depastriden*, welche sich mit dem stielartig ausgezogenen Scheitel-Aufsatz des Schirms festgeheftet haben. Sie bilden den Uebergang zu den ebenfalls festsitzenden *Lucernariden*. Bei diesen sind die 8 Principal-Tentakeln entweder in adhäse Randanker umgebildet (*Haliclystus*, *Halicyathus*), oder durch Rückbildung ganz verloren (*Lucernaria*, *Craterolophus*). Dagegen ist der Schirmrand zwischen denselben in 8 hohle adradiale Randlappen oder „Arme“ ausgezogen, deren jeder ein pinselförmiges Büschel von hohlen „Succursal-Tentakeln“ trägt (gestielten Nesselköpfen). Die Septen zwischen den 4 weiten Magentaschen sind lange Cathammal-Leisten, in deren Distal-Abschnitt sich von der Schirmhöhle aus 4 interradiale Trichterhöhlen ein senken (oft bis in den Schirmstiel hinein). Zu beiden Seiten derselben liegen in der Subumbrella 8 adradiale Genitalbänder (*Haliclystus*, *Lucernaria*). Bisweilen sind diese paarweise in 4 besondere (perradiale) Mesogontaschen eingeschlossen, dadurch entstanden, dass vom Magen aus 4 flache Blindsäcke in die Subumbralwand der 4 Magentaschen hineinwachsen (*Halicyathus*, *Craterolophus*). Erstere sind die *Eleutherocarpen*, letztere die *Cleistocarpen*. Die Entwicklung der Subumbrella und ihrer Muskeln, sowie der 4 Cathammen und 4 Magentaschen beweist, dass die festsitzenden *Depastriden* und *Lucernariden* von freischwimmenden Stauromedusen (*Tesseriden*) abstammen und nicht direct aus sessilen Scyphopolypen hervorgegangen sind.

### § 144. Zweite Ordnung der Acraspeden:

#### Peromedusae. Taschenquallen.

##### TESSERONIEN MIT VIER INTERRADIALEN RHOPALIEN.

Acraspeden mit 4 interradialen Sinneskolben und 4 perradialen Tentakeln (oft ausserdem noch 8 adradialen). Schirm hochgewölbt, kegelförmig, mit 8 oder 16 Randlappen. Magen von einem weiten, subumbralen Ring-Sinus umgeben, dessen Theilung in 4 perradiale Taschen nur durch 4 kleine interradiale Septal-Knoten angedeutet ist; an seinem Distalrande 8 oder 16 Kranztaschen. Gonaden 4 Paar adradiale krausenförmige Wülste in der Subumbral-Wand des Ringsinus.

Die Ordnung der Peromedusen schliesst sich unmittelbar an ihre Stammgruppe, die Stauromedusen, an, und speciell an die

Gattung *Tessera*. Indem die 4 interradialen Tentakeln von *Tessera* sich in Sinneskolben (oder Rhopalien) umbildeten und der Schirmrand zwischen den 8 Principal-Tentakeln 8 adradiale Rndlappen bildete, während gleichzeitig das einfache Gastrocanal-System der *Tessera* und ihr Schirm gewisse correlative Anpassungen ausführten, entstand *Pericolpa*, die einfachste Form der Pericolpiden. Die Differenzirung des hochgewölbten, konischen Schirmes (mit seinen 8 hohlen Rndlappen) und die Ausbildung von interradialen Trichterhöhlen (die von der Schirmhöhle in die 4 Taeniolen hineinwachsen), sowie die mächtige Entwicklung von Gastralfilamenten längs der letzteren, erinnert mehrfach an die *Lucernariden*. Dagegen stimmen die Peromedusen mit den *Tesseriden* überein in der geringen Ausdehnung der Cathamiden; diese bilden nur 4 kleine (knorpelharte) Septalknoten, welche die Trennung des weiten peripheren Ringsinus in 4 perradiale Magentaschen andeuten. Vom Distalrande desselben gehen 8 oder 16 Kranztaschen aus, welche Ansstülpungen (Lappentaschen) in die Rndlappen hineinsenden. Die Gonaden bilden, wie bei einem Theile der *Lucernariden*, 4 Paar adradiale Wülste in der Subumbrella.

Aus den einfacheren Formen der *Pericolpiden* haben sich später die complicirteren Formen der *Periphylliden* entwickelt; bei ihnen wird jeder der 4 perradialen Tentakeln ersetzt durch 3 secundäre Tentakeln und 2 zwischen diesen eingefügte Rndlappen. Daher besitzen die *Periphylliden* im Ganzen 12 Tentakeln (4 perradiale und 8 adradiale), sowie zwischen ihnen und den 4 interradialen Sinneskolben 16 Rndlappen (8 tentaculare und 8 oculare). Mithin verhält sich *Periphylla* zu *Pericolpa* ganz ähnlich, wie unter den Discomedusen *Chrysaora* (mit 24 Tentakeln, je 3 zwischen je 2 Sinneskolben) zu *Pelagia* (mit 8 Tentakeln, alternirend mit den 8 Rhopalien). Wahrscheinlich erfolgt auch die Vermehrung in beiden Fällen nach demselben Modus. Entsprechend verdoppelt sich auch bei den *Periphylliden* die Zahl der (ursprünglich 8) Kranztaschen und der Velarfelder des Kranzmuskels. Ausserdem erleiden die einzelnen Theile des Gastrocanal-Systems bei diesen grossen und hochentwickelten Peromedusen noch mannichfache Differenzirungen, wahrscheinlich in Anpassung an ihre Lebensweise in der Tiefsee.

### § 145. Dritte Ordnung der Acraspeden:

#### *Cubomedusae. Würfelquallen.*

(*Charybdeidae* ss. ampl. *Marsupialidae*. *Lobophorae*. *Conomedusae*.)

TESSERONIEN MIT VIER PERRADIALEN RHOPALIEN.

Acraspeden mit 4 perradialen Sinneskolben und 4 interradialen Tentakeln (oder 4 Tentakel-Bündeln).

Schirm hochgewölbt, vierseitig, oft fast würfelförmig. Magen mit 4 weiten perradialen Taschen, welche durch 4 lange interradiale Septal-Leisten getrennt sind. Von diesen entspringen 4 Paar blattförmige Gonaden, welche frei in die Magentaschen hineinragen.

Die Ordnung der Cubomedusen entfernt sich von der gemeinsamen Stammgruppe der *Stauromedusen* weiter als die vorhergehende Ordnung der *Peromedusen*; doch lässt sie sich ebenfalls ohne Schwierigkeit von den Tesseriden ableiten. Von den 8 Principal-Tentakeln der *Tessera* haben sich bei den Cubomedusen die 4 interradialen erhalten, während sich die 4 perradialen in Sinneskolben oder Rhopalien verwandelt haben; also gerade umgekehrt wie bei den *Peromedusen*. Von diesen letzteren weichen die *Cubomedusen* auch durch die Ausbildung von 4 langen interradialen Cathamal-Leisten ab, durch welche 4 weite Magentaschen getrennt werden; sie gleichen darin, wie in einigen anderen Eigenthümlichkeiten, mehr den *Lucernariden*. Längs dieser Septal-Leisten sind die 4 Paar Gonaden angeheftet, welche als 8 breite Blätter frei in die 4 Magentaschen hineinragen. Eigenthümlich ist auch die Gestalt des hochgewölbten, vierkantigen Schirmes; sie nähert sich bald mehr der Pyramide, bald mehr dem Würfel. Freie Lappen sind am Schirrrande nicht entwickelt, wohl aber meistens eine besondere Randmembran (Velarium), mit oder ohne Velar-Canäle und Frenula (4 perradiale Haltbänder). Jeder der 4 Sinneskolben trägt meistens mehrere hochentwickelte Augen. Der Nervenring, welcher die 4 Rhopalien und die 4 Tentakeln verbindet, ist höher entwickelt als bei den übrigen Acraspeden; er ist in eine besondere Rinne der Subumbrella eingebettet.

Obgleich die Zahl der bekannten Arten von Cubomedusen nicht gross ist, zeigen doch die durch sie vertretenen Gattungen einen hohen Grad phylogenetischer Differenzirung. Daraus ergiebt sich, dass diese Ordnung (— deren Vertreter heute selten und meist auf die Tiefsee beschränkt sind —) in früheren Perioden durch zahlreiche divergente Formen vertreten war. Von den beiden Familien haben die älteren und einfacher gebauten *Charybdeiden* stets nur 4 einfache interradiale Tentakeln, keine inneren Taschenarme und nur 8 adradiale Marginal-Taschen oberhalb des Velariums. Hingegen zeichnen sich die grösseren und jüngeren *Chiropodiden* durch 4 interradiale Tentakel-Bündel aus, durch den Besitz von 4 Paar inneren Taschen-Armen (die an der Umbral-Wand der Radial-Taschen sitzen) und durch 16 Marginal-Taschen in den Randlappen des Velariums.

Der gemeinsamen Stammform aller Cubomedusen steht unter den bekannten Vertretern dieser Ordnung am nächsten *Procharagma*; es

fehlen ihr noch das Velarium und die Pedalien (oder gallertigen geflügelten Basalstücke der Tentakeln), welche allen anderen Würfelquallen zukommen; diese Gattung schliesst sich am nächsten an *Tessera* an. *Procharybdis*, die nächstfolgende Gattung, besitzt bereits ein einfaches Velarium und 4 Pedalien. Bei *Charybdea* dringen Velar-Canäle in das Velarium ein, welches durch 4 perradiale Frenula an die Subumbrella angeheftet wird. Die sich anschliessende *Tamoya* bildet 4 interradiale Trichterhöhlen, indem sich der herabhängende Magensack durch 4 perradiale Mesenterien mit der Subumbrella verbindet. Bei *Chiropsalmus* tritt Spaltung der 4 einfachen Tentakeln in 4 Bündel ein, und es entwickeln sich an der Umbralwand der Radial-Taschen 4 Paar fingerförmige Taschen-Arme. Diese letzteren werden bei *Chirodapus* halbgefiedert. So stellen die 6 bekannten Gattungen der Cubomedusen 6 verschiedene Stufen eigenthümlicher phylogenetischer Vervollkommenung dar.

### § 146. Vierte Ordnung der Acraspeden: Discomedusae. Scheibenquallen.

(*Phanerocarpe* ss. str. *Steganophthalmae* ss. str. *Discophorae*.)

EPHYRONIEN, MIT ACHT ODER MEHR RHOPALIEN.

Acraspeden mit 8 oder mehr Sinneskolben (4 perradialen und 4 interradialen, dazu bisweilen noch accessorischen). Schirm flach gewölbt, meist scheibenförmig, stets mit 16 primären (subradialen) Randlappen. Tentakeln ursprünglich 8 adradiale. Magen von 8 bis 16 (oder mehr) radialen Taschen oder Canälen kranzförmig umgeben. Gonaden 4 interradiale Wülste oder Taschen in der subumbralen Magenwand (bisweilen statt deren 8 getrennte adradiale Geschlechtsdrüsen).

Die Ordnung der Discomedusen umfasst den weitaus grössten Theil aller bekannten Acraspeden; die Mannichfaltigkeit und Vollkommenheit ihrer zahlreichen Familien, Gattungen und Arten ist weit grösser als in den drei vorhergehenden Ordnungen der Classe. Dennoch lassen sich alle diese „Scheibenquallen“ leicht auf eine und dieselbe gemeinsame Stammform zurückführen: Ephyra; alle entwickeln sich individuell aus einer gemeinsamen, dieser entsprechenden Keimform: *Ephyrule*. Die Metamorphose, welche sie dabei durchmachen, besitzt eine hohe phylogenetische Bedeutung; die Reihe von heute noch existirenden Genus-Formen, welche die vollkommneren Gattungen

während ihrer Verwandlung durchlaufen, entspricht vollständig einer zusammenhängenden Reihe von Ahnen-Gattungen einer Stammlinie.

Der Schlüssel des phylogenetischen und morphologischen Verständnisses für sämtliche Discomedusen liegt demnach in ihrer ältesten Familie, in der gemeinsamen Stammgruppe der Ephyriden (oder Palephyriden), und in deren primitivsten Gattungen: *Ephyra*, *Palephyra*, *Zonephyra*. Auch die nahe stehenden bekannteren Gattungen der Nausithoiden (*Nausicaa*, *Nausithoë*, *Nauphanta*) entfernen sich in der Hauptsache nur wenig von jener ältesten Stammgruppe; sie zeigen theilweise in ihrer Schirmstructur Anklänge an die charakteristische Gestaltung der Peromedusen (Periphylliden). Der Schirm besitzt bei allen diesen primitiven Discomedusen eine flache Scheibenform und trägt an seinem Rande 8 Sinneskolben (4 perradiale und 4 interradiale), sowie 8 damit alternirende adradiale Tentakeln; zwischen ersteren und letzteren stehen 16 freie Randlappen (die typischen „Ephyra-Lappen“). Der centrale Magen bildet eine flache, viertheilige Scheibe, in deren 4 interradialen Ecken 4 Gruppen von Gastral-Filamenten sitzen; er öffnet sich unten durch ein einfaches, vierkantiges Mundrohr (ohne Mundarme). Unmittelbar nach aussen von den 4 Filament-Gruppen sind obere und untere Magenwand durch 4 interradiale Cathammen verwachsen, welche den 4 kleinen Septalknoten der Peromedusen entsprechen; wie bei diesen kann daher der unterhalb derselben gelegene schmale, ringförmige Gastralraum als „distaler Ring-sinus“ bezeichnet werden; die 4 horizontalen Spalten zwischen den 4 Cathammalknoten entsprechen den „Gastral-Ostien“. Vom Distalrande des Ringsinus (homolog dem Ringanal der Stauromedusen) entspringt ein Kranz von 16 breiten Radialtaschen, von denen 8 principale zu den Sinneskolben, 8 adradiale zu den Tentakeln gehen. Wenn nun die ersten je 2 Gabeläste in die Randlappen schicken (*Palephyra*, *Nausithoë*), sind 16 Lappentaschen vorhanden; hingegen 32, wenn auch jede der 8 adradialen Tentacular-Taschen 2 Gabeläste in die 16 Randlappen schickt (*Zonephyra*, *Nauphanta*). Die Geschlechtsdrüsen bilden bei den Palephyriden 4 interradiale, hufeisenförmige Wülste (an der Aussenseite der Cathammen); bei den Nausithoiden 8 adradiale Drüsen in der Subumbrial-Wand des Kranzdarms. Zwischen den letzteren liegen 8 schwache Radial-Muskeln, welche den Delta-muskeln der Peromedusen entsprechen; nach aussen davon ein starker Kranzmuskel mit 8 oder 16 Feldern.

Diese typische Ephyra-Structur, welche bei den heute noch lebenden Palephyriden und Nausithoiden sich mehr oder minder in ursprünglicher Form erhalten hat, kehrt auch heute noch in der jugendlichen Larvenform (*Ephyrule*) sämtlicher Discomedusen überein-

stimmend wieder und kann mithin nach dem biogenetischen Grundgesetze als die getreue erbliche Wiederholung einer uralten gemeinsamen Stammform dieser ganzen formenreichen Ordnung betrachtet werden: *Ephyraea*. Der Ursprung dieser letzteren ist offenbar in der Ordnung der *Stauromedusen* zu suchen, und zwar in jener typischen Form der *Tesseriden*, von welcher die noch heute in der Tiefsee lebende *Tesserantha connectens* ein hochinteressantes Abbild darstellt. Wenn der hochgewölbte, glockenförmige Schirm dieser letzteren sich abplattet und ausbreitet, wenn ihre 8 principalen (mit je einem Ocellus verversehenen!) Tentakeln sich in Sinneskolben verwandeln und die Randlappen zwischen ihnen und den 8 kürzeren adradialen Tentakeln herwachsen, wenn endlich vom Distalrande des Ringsinus 8 oder 16 Radialtaschen in den differenzirten Schirmrand hineinwachsen, so ist aus *Tesserantha* die Urform der *Ephyriden* entstanden. Die Ähnlichkeit, welche diese letztere in manchen Verhältnissen der Schirmstructur mit den *Peromedusen* zeigt, darf nicht dazu verleiten, die Ephyra direct von diesen Tesseriden abzuleiten. Denn bei den Peromedusen sind stets nur die 4 interradialen Tentakeln der *Tessera* in Sinneskolben verwandelt (wie bei den Cubomedusen die 4 perradialen!); bei *Ephyra* hingegen sind schon alle 8 Principal-Tentakeln der Tesseriden zu Rhopalien umgebildet, wie bei allen *Ephyronien*. Den formenreichen Stamm der Ephyronien oder Discomedusen theilen wir in drei Unterordnungen: *Cannostomen*, *Semostomen* und *Rhizostomen*; sie stellen drei auf einander folgende Stufen in der Ausbildung dieser Ordnung dar.

A. Erste Unterordnung: **Cannostomae** (oder „Rohr mundig e“). Diese kleinen und relativ einfach gebauten Scheibenquallen bilden die älteste und primitivste Gruppe. Ihr Mundrohr ist einfach, mit quadratischer Mundöffnung (ohne Mundarme); die Tentakeln sind solid (oder nur an der Basis hohl); die 4 typischen Cathamnen oder Septalknoten, welche die 4 Gastral-Ostien trennen und den Centralmagen vom Ringsinus scheiden, sind noch durch zähe Vererbung conservirt (wie bei allen Tesseriden, speciell bei den *Tesseriden* und *Peromedusen*!). Dagegen ist diese typische Cathammal-Bildung durch Rückbildung und Auflösung der Septal-Knoten verloren gegangen in den beiden anderen Unterordnungen der Discomedusen, in den *Semostomen* und *Rhizostomen*; hier fliest daher der Centralmagen mit dem Ringsinus zusammen, und die Gonaden, die sich ursprünglich in der Subumbralwand des letzteren entwickeln, wandern nun auf die des ersten hinüber. Nur die 4 Gruppen der Gastral-Filamente, welche nunmehr frei der subumbraalen Magenwand aufsitzen, bezeichnen noch die Stelle der früheren Verwachsungsknoten. Die Gonaden der *Cannostomen* sind ursprünglich 4 interradiale hufeisenförmige Drüsen in der Subumbrella (wie bei den Tesseriden), so bei den ältesten Formen der Unterordnung, den *Paleephyriden*; später zerfallen sie in 8 adradiale Drüsen (*Nausithoiden*, *Collaspiden*).

B. Zweite Unterordnung: **Semostomae** (oder „Fahnenmündige“). Diese zweite Hauptgruppe der Discomedusen schliesst sich auf das Engste an die *Cannostomen* an; sie unterscheidet sich aber von ihnen nicht nur durch die Rückbildung der vier Septalknoten, sondern auch hauptsächlich dadurch, dass das einfache vierkantige Mundrohr der letzteren hier in vier faltige perradiale Mundarme (oder „Fahnen“) gespalten ist. Ausserdem haben sich die soliden Tentakeln der *Cannostomen* bei den *Semostomen* in hohle Röhren verwandelt: *Pelagia*, welche wir als gemeinsame Stammform dieser Unterordnung betrachten, ist nur durch diese Merkmale von der nahe verwandten *Zonephyra* verschieden. Die *Pelagiden* gleichen den *Ephyriden* auch durch die einfache Beschaffenheit der breiten Radialtaschen, während bei den *Cyaneiden* von deren Distalrande zierliche, verästelte Lappen-Canäle abgehen, wie bei den cannostomen *Linergiden*. An die Stelle der breiten Radialtaschen treten später schmale Radialcanäle, indem die schmalen Septal-Leisten zwischen den ersteren durch Ausdehnung der Verwachsung beider Wände des Canal-Systems zu breiten Cathammal-Platten werden. Die Radial-Canäle (anfänglich 8 grössere rhopalar für die Sinneskolben und 8 kleinere adradiale für die Tentakeln) verbinden sich am Schirmrande durch einen Ringcanal; sie sind einfach bei den *Flosculiden*, verästelt bei den *Ulmariden*; die vollkommenste Gruppe unter den letzteren sind die *Aureliden*.

C. Dritte Unterordnung: **Rhizostomae** (oder „Wurzelmündige“). Diese eigenthümlichste und formenreichste Abtheilung der Discomedusen schliesst sich unmittelbar an die letztgenannten *Semostomen* an. Jugendliche *Rhizostomen* sind von den einfacheren *Ulmariden* kaum zu unterscheiden, und bei der Aureliden-Gattung *Aurosa* tritt bereits die Gabeltheilung der 4 perradialen Mundarme ein. Auch ist bei den jungen Rhizostomen die centrale Mundöffnung noch offen. Dieselbe wächst später zu, indem die krausen Falten der 8 Mundarme durch Concrescenz zu engen „Saugröhren“ werden. Die Nahrung wird dann durch deren äussere kleine „Saugmündchen“ aufgenommen und durch ihre inneren Oeffnungen in die Armcäle geführt, welche in den Centralmagen münden. Eine characteristische kreuzförmige „Mundnaht“ bezeichnet dauernd die Lage der verlötheten (perradialen) Mundränder. In merkwürdiger Correlation zu dieser auffallenden und in ihrer Art einzigen Umbildung der Mundtheile steht bei allen Rhizostomen der gänzliche Verlust der marginalen Tentakeln (durch Rückbildung). Ihre Function wird theilweise von „Armtentakeln“, Digitellen oder Mundfingern, Saugröhren, Tastkolben und anderen eigenthümlichen Anhängen übernommen, welche sich an den krausen Mundarmen vieler Rhizostomen entwickeln.

Die zahlreichen und manchfach differenzierten Gattungen der Rhizostomen unterscheiden sich einerseits durch die verschiedenartige Ausbildung der krausen Mundarme, anderseits durch die eigenthümliche Umbildung der Geschlechtsorgane. Die „Saugkrausen“ der 8 einfachen oder verästelten Mundarme entwickeln sich ursprünglich nur an deren ventraler oder axialer Seite: *Unicrispatae* (*Toreumidae* und *Versuridae*). Später finden sich solche Saugkrausen aber auch auf der dorsalen oder abaxialen Seite der Arme: *Multicrispatae* (*Pilemidae* und *Crambessidae*); in diesem Falle gabeln sich die 8 Mundarme frühzeitig am Distalende, und die Krausen der Gabeläste schlagen sich nach der Rückenseite um,

während die ursprüngliche Ventral-Krause auf der Axialseite weiterwächst; die Arme werden dadurch dreiflügelig.

Noch eigenthümlicher — und einzige in ihrer Art — ist die Differenzirung der Geschlechtsorgane bei den Rhizostomen. Die 4 interradialen Gonaden liegen hier nicht flach in der subumbralen Magenwand (wie bei den älteren Discomedusen), sondern bilden 4 faltenreiche Wülste oder Taschen, geborgen in 4 „Subgenital-Höhlen“. Diese 4 „Schirmhöhlen der Geschlechtsorgane“, die schon bei vielen Semostomen sich entwickeln, entstehen dadurch, dass die dünne „Gastrogenital-Membran“ (— die Keimzellen bildende Subumbrial-Wand des flachen Magens —) an 4 interradialen Stellen eingestülpt und ihr äusserer Eingang durch Verdickung der knorpelartigen Stützplatte verengt wird. Indem durch diesen „Subgenital-Ring“ bei jeder Schirmcontraction Wasser in die Subgenital-Höhlen eindringt und die zarte Gastrogenital-Membran bespült, fungiren sie zugleich als „Athemhöhlen“. Nun wachsen aber bei vielen Rhizostomen die 4 eingestülpten „Subgenitaltaschen“ immer weiter centripetal in die Magenhöhle hinein, bis sie zuletzt in deren Axe sich berühren und verschmelzen. Indem dann die verlötheten Wände der 4 verwachsenen Taschen aufgelöst werden und ihre Höhlen in offene Communication treten, entsteht ein weiter kreuzförmiger „Subgenital-Porticus“.

Der ganze Medusen-Körper zerfällt so bei diesen Monodemniae (*Versuridae* und *Crambessidae*) in zwei getrennte Stücke, die nur noch durch 4 starke „Saalpfeiler“ zusammenhängen, die Basaltheile der ursprünglichen 4 Mundarme. Der obere Körpertheil umfasst den grössten Theil des Schirms und den kreuzförmigen Centralmagen, dessen untere Wand (— zugleich die Decke des „Subgenital-Saals“ —) die zarte Gastrogenital-Membran mit den 4 Gonaden bildet. Der untere Körpertheil ist die „armtragende Mund scheibe“, eine dicke Gallertscheibe, von deren unterer Fläche die 8 Arme frei herabhängen; in ihrer Mitte ist die „Verwachsungsnaht des Mundkreuzes“ sichtbar. Die beiden getrennten Abschnitte des Gastrocanal-Systems (— unten die geschlossene Mundhöhle, in welche die Armcnäle einmünden, oben die kreuzförmige Magenhöhle, von welcher die Radialcnäle der Subumbrella ausgehen —) hängen nur durch die 4 einfachen „Pfeilercnäle“ zusammen, die in den 4 perradialen Mundpfeilern aufsteigen. Die 4 weiten (oder oft sehr verengten) Oeffnungen zwischen diesen letzteren sind die 4 interradialen Portale, durch welche man in den Subgenital-Saal gelangt. Bei den jugendlichen Monodemnien sind die 4 Subgenital-Höhlen noch getrennt, wie sie zeitlebens bei den Tetrademniae bestehen (*Toreumidae* und *Pilemidae*). Wie in diesen wichtigen Verhältnissen, so zeigt sich auch in der Ausbildung des Gastrocanal-Systems und der Arme die Ontogenese der Rhizostomen als eine Recapitulation ihrer Phylogenie. Ueberhaupt liefert die vergleichende Ontogenie der Acraspeden im Allgemeinen, wie der Discomedusen im Besonderen, eine Fülle instructiver Beweise für das biogenetische Grundgesetz. Wir haben dies ausführlich in dem phylogenetischen „System der Medusen“ darzuthun gesucht, welches wir in unserer Monographie der Medusen entworfen haben (1879—1881).