

Morphologie
und
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
des
Pennatulidenstammes
nebst
allgemeinen Betrachtungen
zur
Descendenzlehre.

Von
A. Kölliker.

(Separatabdruck aus der anatomisch-systematischen Beschreibung der Alcyonarien in den
Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Bd. VII. VIII.)

Frankfurt a. M.
CHRISTIAN WINTER.

1872.

Vorwort.

Einem Wunsche des Herrn Verlegers der Abhandlungen der Senckenbergischen Gesellschaft entsprechend, erscheint der Schlussabschnitt meiner anatomisch-systematischen Beschreibung der Alcyonarien, Theil I., auch in dieser Form, um so auch einem grösseren Kreise zugänglich zu werden. Ich habe demselben weiter nichts beizufügen, als dass das betreffende Manuscript bereits im August v. J. in den Händen des Herrn Verlegers sich befand, was die Nichtberücksichtigung einiger Erscheinungen der Literatur entschuldigen möge.

Würzburg, im Februar 1872.

A. Kölliker.

A. Allgemeine Betrachtungen zur Descendenzlehre.

Es ist unzweifelhaft das grosse Verdienst von Darwin, die Aufmerksamkeit der Naturforscher von Neuem und, wie man schon jetzt mit Bestimmtheit sagen kann, bleibend auf die Entwicklungsgesetze der gesammten organischen Welt gerichtet und die Anregung zu einer ganz neuen Reihe von Forschungen und Anschauungen gegeben zu haben. Zwar waren schon seit Langem Botaniker und Zoologen mit dem Studium der Genese der einzelnen Formen beschäftigt und hatten auch auf diesem Gebiete in wahrhaft wissenschaftlicher Weise eine grosse Zahl der schönsten Erfolge errungen, allein fast allgemein war der Alles belebende Grundgedanke, die Annahme einer continuirlichen Entwicklung aller Organismen aus einfachen Grundformen, entweder ganz verborgen geblieben, oder hatte doch wenigstens, selbst wenn er richtig geahnt oder erkannt worden war, keine weiteren Blüten getrieben. Von allen den Forschern nämlich, die in der Zeit zwischen Lamarck und Darwin den Gedanken an einen genetischen Zusammenhang der Organismen untereinander in dieser oder jener Weise gehegt — und die Zahl der bekannten Namen liesse sich noch wesentlich vermehren ¹⁾ —

¹⁾ Ich erlaube mir hier namentlich auf C. Nägeli aufmerksam zu machen, der in seinen Akademischen Vorträgen Nr. II. Ueber die Individualität in der Natur, Zürich 1856, mehrere Jahre vor Darwin, die Descendenzlehre mit aller Bestimmtheit und umfassender als Darwin vorgetragen hat.

hat Keiner sich veranlasst gefunden, seine Anschauungen weiter auszuführen. Aus diesem Grunde hat auch keiner den mächtigen Einfluss auf die Entwicklung der Wissenschaft gehabt, wie Darwin, und wird es demselben zum unvergänglichen Ruhme gereichen, die Descendenztheorie zuerst an der Hand zahlreicher Beobachtungen in bestimmter Form ausführlich dargelegt und bis ins Einzelne verfolgt zu haben, auch wenn sich zeigen sollte, dass nicht alle seine Annahmen und Voraussetzungen vor einer genaueren Prüfung Stand halten.

Als ich an histologische und anatomische Forschungen über die *Alcyonarien* anknüpfend (S. meine *Icones histiologicae* und meine Mittheilungen über einen *Polymorphismus* bei diesen Geschöpfen) mich schliesslich veranlasst fand, auch das rein zoologische Gebiet zu betreten, und die Systematik dieser Thierabtheilung zu bearbeiten, fand ich mich in nicht geringem Grade von dem Wunsche getragen, an einer, wenn auch kleinen, doch scharf begrenzten Gruppe die Darwin'sche Hypothese zu prüfen, mit andern Worten zu untersuchen, wie die Annahme einer continuirlichen Entwicklung in einem speciellen Falle sich gestalte. Ich könnte nun freilich diesen Theil meines Vorhabens auf eine spätere Zeit versparen und erst nach Beendigung der Untersuchung aller *Alcyonarien* auf dasselbe eingehen; ich ziehe es jedoch vor, dies schon jetzt zu thun, weil es mir nicht unzweckmässig erscheint, meinen in Manchem von demjenigen der tonangebenden Forscher abweichenden Standpunkt ausführlicher zu vertreten, als es bisher geschah.

Die Discussionen, die seit dem Erscheinen von Darwin's epochemachenden Schriften über die Entstehungsweise der Organismen stattgefunden, haben bald eine Reihe von Fragen in den Vordergrund gedrängt, welche zweckmässig eine nach der andern discutirt werden.

Die bei Weitem wichtigste ist die nach den allgemeinen Gesetzen der Entwicklung. Ich habe in einer kleinen Gelegenheitsschrift (Ueber die Darwin'sche Schöpfungstheorie in

Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XIV.) den Satz aufgestellt, dass der Entstehung der gesammten organischen Natur ein grosser Entwicklungsplan, mit andern Worten, allgemeine Naturgesetze zu Grunde liegen; Darwin und viele seiner Anhänger dagegen, wie vor Allem E. Häckel, wollen von einem solchen Entwicklungsgesetze nichts wissen oder stellen dasselbe ganz bestimmt in Abrede. Genauer bezeichnet sind die Darwinisten der Ansicht, dass einzig und allein die Annahme einer langsamen Umbildung der einfacheren Organismen in höhere durch die bekannten Factoren (Variabilität, Kampf ums Dasein, natürliche Auswahl, Erblichkeit) und einer ganz continuirlichen, durch die Genese verbundenen und alle Organismen umfassenden Reihe von Formen das Verständniss der harmonisch vom Einfacheren zum Vollkommeneren fortschreitenden Stufenfolge der Organismen, sowie ihrer Uebereinstimmung im Baue und in der Entwicklung ermögliche, während ich der Meinung bin, dass dieselben allgemeinen Bildungsgesetze, die in der anorganischen Natur walten, auch im Reiche des Organischen sich geltend machen und dass es somit durchaus nicht nothwendig eines gemeinsamen Stammbaumes und einer langsamen Umbildung der Formen ineinander bedarf, um die Uebereinstimmungen der Formen und Formenreihen der belebten Welt zu erklären und zu begreifen.

In meiner eben citirten kleinen Abhandlung hatte ich keine Veranlassung, diese allgemeine Seite der Frage einlässlicher zu beleuchten, dagegen möchte es jetzt am Platze sein, bestimmter zu bezeichnen, was ich unter einem Alles beherrschenden Entwicklungsplane oder Entwicklungsgesetze verstehe, da auffallender Weise gerade diese Aufstellung auf sehr entschiedenen Widerspruch gestossen ist. Um alle Missverständnisse abzuschneiden, hebe ich hervor, dass für mich die organischen Bildungen ganz und gar denselben Gesetzen unterliegen, wie

die anorganische Natur, und dass demnach meine Grundanschauung die gleiche ist, wie die der grossen Mehrzahl der neueren Naturforscher, zu welcher auch E. Häckel unter dem Namen der „mechanischen“ oder „monistischen“ sich bekennt. Was ich in der organischen Natur Gesetz nenne, ist somit nichts anderes, als was der Physiker, der Chemiker, der Astronom mit diesem Namen bezeichnet und verstehe ich unter einem allgemeinen Entwicklungsgesetze der organischen Natur nichts Anderes, als der Mineraloge, wenn er von einem Bildungsgesetze der Krystalle, oder der Astronom, der vom Gravitationsgesetze oder dem Entwicklungsgesetze der Weltkörper spricht. Mein Gedankengang ist somit einfach der, dass wie der Bildung der Krystalle, der Himmelskörper, der Sonnensysteme allgemeine Gesetze zu Grunde liegen, die die genauesten Uebereinstimmungen dieser Formeinheiten bewirken, ohne dass ein genetischer Zusammenhang zwischen denselben besteht, ebenso auch im Thier- und Pflanzenreiche eine Uebereinstimmung sich finden könne, ohne dass es gerade nöthig sei, eine Abstammung Aller Organismen von einander oder eine langsame Umbildung derselben ineinander anzunehmen. Um meine Auffassung dieser Verhältnisse noch bestimmter auszudrücken, will ich hinzufügen, dass meiner Meinung nach die auf gewissen anderen Weltkörpern, wie z. B. dem Mars, doch möglicherweise vorkommenden Organismen im Wesentlichen ebenso beschaffen sein werden, wie auf unserer Erde und denselben Bildungsgesetzen folgen, wie diese, ohne darum gerade nothwendig mit ihnen identisch zu sein, welche Identität jedoch natürlich nicht ausgeschlossen ist.

So und nicht anders ist das von mir angenommene Entwicklungsgesetz aufzufassen, und finde ich um so weniger Veranlassung, weitläufiger auf die Begründung desselben einzugehen, als eine bedeutende Zahl von hervorragenden Forschern, wie Nägeli, Heer, Rütimeyer, His u. A., mehr weniger bestimmt wesentlich in derselben Weise sich geäussert haben.

Legen wir nun der Entwicklung der gesammten orga-

nischen Welt allgemeine Entwicklungsgesetze zu Grunde, so befinden wir uns von vorneherein auf einem viel umfassenderen Standpunkte, als Darwin und seine Nachfolger, denn es ist klar, dass bei einer solchen Annahme eine selbständige Entstehung aller Organismen oder ihre Entwicklung aus einer grösseren Zahl von Urformen a priori ebenso gut gedenkbar ist, wie die Erzeugung derselben als Glieder einer einzigen ungeheuer grossen Formenreihe. Wir werden demnach auch bei unserer weiteren Betrachtung vor Allem die ersten Schöpfungsvorgänge zu erörtern haben.

Die erste Frage, die sich aufdrängt, ist die, ob jede Thier- oder Pflanzenform, nennen wir sie Gattung oder Art, ihre besondere Entwicklung hatte oder ob immer eine grössere oder kleinere Zahl solcher gemeinsame Entwicklungsreihen besaßen. Die erste Möglichkeit oder die Annahme, dass jede typische Form selbständig aus besonderen Urkeimen sich entwickelt habe, findet sich schon in meiner oben citirten Abhandlung unter dem Namen der „Theorie der Generatio spontanea der Organismen“ kurz besprochen. Für die einfacheren im Wasser lebenden Thiere ist dieselbe sicherlich nicht ohne Weiteres zu verwerfen, und dass auch bei höheren Geschöpfen diese Hypothese Erwägung verdient, lehrt wohl am besten, dass einsichtsvolle Gelehrte, wie Karl Snell (Die Schöpfung des Menschen, Jena 1863) und Lange (Geschichte des Materialismus) derselben Beachtung geschenkt haben. Bei allen im Wasser lebenden Wesen müsste man bei dieser Hypothese aus dem Urplasma entstandene Keime von verschiedener Grösse und innerer Ausbildung, ähnlich den Protoblasten der höheren Thiere und den jetzt noch vorkommenden einzelligen Wesen¹⁾, als Ausgangspunkt

¹⁾ In Betreff der Elementarformen der höheren Organismen erlaube ich mir auf die in meinen *Icones histologicae* p. 6 (1864) und in der 5. Auflage meiner *Gewebelehre* p. 11 (gedruckt 1866, wie aus der Vorrede zu ersehen) gegebene Darstellung zu verweisen, in welcher zum ersten Male

sich denken und annehmen, dass diese Elementarformen nach Art der Eier der fertigen Geschöpfe sich weiter ausbildeten. Dürfte man Keime von beliebiger Grösse bis zum Umfange der Eier der Cephalopoden, Fische und Amphibien annehmen, wogegen a priori kaum etwas einzuwenden sein möchte, so liessen sich aus solchen alle Wasserthiere, die jetzt unabhängig von mütterlichen Organismen sich entwickeln, ableiten und kenne ich wenigstens keinen triftigen Grund, der, die obigen Prämissen zugegeben, gegen diese Hypothese spräche. Das einzige, was sich etwa sagen liesse, wäre, dass die Vorstellungen, die wir von dem Urplasma aus der Zeit der Schöpfung der ersten Organismen und von der Grösse der vermeintlichen Urkeime

der Begriff der thierischen Elementarform (der Zelle im weiteren Sinn) an der Hand ihrer Gesamtentwicklung abgeleitet sich findet und die Vermittlung gegeben ist zwischen den früheren einseitigen Definitionen, die die Elementarformen bald als Bläschen (Schwann mit vielen andern, unter denen auch ich mich früher befand), bald als Protoplasmaklumpchen mit einem Kern (Arnold Leydig, Beale, M. Schultze), bald als Protoplasma ohne Hülle und Kern (Brücke) characterisirten.

Ich stellte dort als Elementarformen auf:

1. den kern- und hüllenlosen Protoblasten;
2. den kernhaltigen Protoblasten;
3. den mit Kern und Hülle versehenen Protoblasten oder die Zelle im engeren Sinne, endlich
4. die metamorphosirte Zelle, die einen oder mehrere ihrer wesentlichen Bestandtheile verloren hat.

Ferner wies ich nach, dass auch die Entwicklung des Gesamtorganismus mit der einfachsten Elementarform, dem kernlosen Protoblasten beginnt und erklärte das befruchtete Ei nach dem Schwinden des Keimbläschens als solchen, der dann später mit dem Entstehen des Kernes der ersten Furchungskugel zum kernhaltigen Protoblasten werde. Endlich deutete ich darauf hin, dass auch das Thierreich, von dem der Parallelismus der Entwicklung mit derjenigen der einzelnen Geschöpfe schon seit langem als Axiom feststand, höchst wahrscheinlich mit kern- und hüllenlosen Wesen beginne, ein Ausspruch, der dann durch die Entdeckung der Moneren durch Häckel eine unerwartet rasche Bestätigung fand, welcher Autor überhaupt in seiner generellen Morphologie mit Bezug auf die Auffassung der Elementarformen ganz den Grundsätzen sich anschliesst, welche ich schon in meinen *Icon. histiologicæ* als die einzig richtigen bezeichnet hatte.

uns zu machen geneigt sind, nicht ganz mit dem übereinstimmen, was die Hypothese fordert. Beim ersten denken wir an morphologisch und chemisch möglichst einfache Combinationen von Eiweisskörpern, Kohlenhydraten, Salzen und Wasser, während die Eier vieler Wasserthiere nach beiden Seiten grössere Differenzirungen zeigen. Und was das Zweite anlangt, so werden wir naturgemäss auf eine Vergleichung mit den jetzt noch lebenden einfachsten Thierformen gewiesen, die in ihrer grossen Mehrzahl von mikroskopischer Kleinheit sind. Offenbar sind jedoch diese Erwägungen nichts weniger als ausschlaggebend, denn von der Beschaffenheit der organischen Materie zur Zeit der Schöpfung der Organismen ist uns thatsächlich nicht das Geringste bekannt und was die Grössenverhältnisse anlangt, so gibt es selbst jetzt noch einfachste Wesen von erheblichem Volumen, wie gewisse Gregarinen und Moneren.

Anders als für die im Wasser lebenden Thierformen gestaltet sich die Sache für die Landthiere aller Art. Bei diesen erscheint die Annahme einer unmittelbaren und directen Entstehung derselben aus Urkeimen, um es kurz herauszusagen, als unmöglich und vermag ich wenigstens bei aller Anspannung der Phantasie keine Darstellung zu geben, wie allenfalls ein in Wasser oder plasmahaltigem Schlamme (sit venia verbo) oder Gallerte entstandener Keim eines Insectes, Reptils, Vogels oder gar eines Säugethieres sich ausgebildet haben sollte. Die sich entwickelnden Eier dieser Thiere sind entweder auf Luftathmung oder auf die Beihülfe eines mütterlichen Organismus angewiesen, welche bei den Säugern selbst den ausgebildeten Embryonen noch unumgänglich nöthig ist und ist daher keine Möglichkeit vorhanden, bei der Annahme einer Uebereinstimmung der Urkeime der genannten Thiere mit den in der Jetztzeit von ihnen gebildeten Eiern und einer gleichartigen Entwicklung dieselben, abzuleiten. Somit bliebe nichts übrig, als andere Keime und eine andere Entwicklung anzunehmen, so dass z. B. ein Vogelei mit Wasserathmung sich entwickelte oder ein Säugeth-

thierei ohne Placenta, oder ein Menschenkind ohne Muttermilch! Es hat jedoch bis jetzt kein besonnener Naturforscher es gewagt, solche Hypothesen, denen jegliche thatsächliche Basis, jede Möglichkeit eines Verständnisses auf Grund der Erfahrung abgeht, auch nur aufzustellen, geschweige denn sie zu vertheidigen und muss ich speciell hervorheben, dass Snell und Lange bei ihren Erwägungen nicht diese Form der Generatio spontanea im Auge hatten, sondern eine andere, bei der ein Keim ganz allmählig durch Zwischenstufen seine bleibende Form erreichen würde. Mit Bezug auf diese letztere Vermuthung kann ich auch jetzt nicht anders mich äussern, als ich es schon früher gethan (l. c. pg. 9). Gegen die Annahme von Zwischenstufen in der Entwicklungsreihe eines Vogels, eines Säugethieres oder des Menschen, die lange als selbständige Organismen lebten und sich fortpflanzten, wie Snell sie statuirt, habe ich von meinem Standpunkte aus nichts einzuwenden, wohl aber gegen die fernere Hypothese, dass diese Zwischenstufen als solche schon bestimmt den Grundzug der Endform an sich trugen, und fällt daher für mich diese Hypothese mit der andern zusammen, nach welcher die höheren Organismen alle aus niederen Formen sich entwickeln.

Das Ergebniss dieser kurzen Betrachtung ist, dass eine Entwicklung der höheren thierischen Typen unmittelbar und direct aus dem Urplasma, aus Keimen nicht gedenkbar ist. Somit spricht auch für die Bildung der niederen Thierformen, mit Ausnahme der allereinfachsten, auf diesem Wege nur eine geringe Wahrscheinlichkeit und werden wir anderen einheitlichen, auf alle Organismen passenden Hypothesen, wenn solche sich finden lassen, offenbar den Vorzug einzuräumen haben. Jeder weiss, dass solche wirklich vorhanden sind, und wende ich mich nun zur Besprechung derselben.

Diese Hypothesen, die man als diejenigen der Schöpfung der Organismen durch Generatio secundaria bezeichnen kann, sind zwar in Manchem und selbst Wesentlichem

untereinander verschieden, stimmen jedoch darin überein, dass sie ganze Entwicklungsreihen annehmen, von denen jede verschiedene Typen durchläuft. Bevor wir jedoch die einzelnen hier sich darbietenden Möglichkeiten kritisch beleuchten, erscheint es nöthig, die Berechtigung dieser Hypothesen im Allgemeinen zu besprechen. Jedermann weiss, wie die Naturforscher nach und nach und vor Allem durch die von Darwin gegebenen Anregungen dazu gelangt sind, eine Schöpfung der Organismen durch *Generatio secundaria* ins Auge zu fassen und ebenso ist es auch allgemein bekannt, welche Gegner dieser Descendenzhypothese erwachsen sind¹⁾. Zwar hat Keiner dieser Gegner die Schöpfung der verschiedenen Typen als selbständige Acte zu beweisen oder auch nur wahrscheinlich zu machen gewusst, nichtsdestoweniger halten sich dieselben für berechtigt, eine *Generatio secundaria* zu bekämpfen und zu läugnen, indem sie wesentlich darauf sich stützen, dass einmal die Formbeständigkeit mancher Arten durch viele Jahrtausende nachgewiesen und zweitens noch nie die Umbildung eines Typus in einen andern beobachtet worden sei. Werfen wir daher in erster Linie einen Blick auf diese Grundfrage und sehen wir zu, welche Entscheidung eine unbefangene Würdigung der That-sachen ergibt.

Obenan stelle ich den Satz, dass, wie die Verhältnisse vorläufig liegen, keine der beiden in Frage stehenden Hypothesen ihre Annahmen an der Hand der Erfahrung unmittelbar zu bestätigen im Stande gewesen ist. Auf der einen Seite muss anerkannt werden, dass die Gegner der *Generatio secundaria* vollkommen im Rechte sind, wenn sie behaupten, dass trotz der vielen und sorgfältigen Untersuchungen über das Variiren der Organismen noch nie der Uebergang eines scharf characterisirten Typus in einem andern beobachtet worden sei. Variationen

¹⁾ Eine sehr gute Zusammenstellung der wichtigeren hierher gehörenden Literatur findet sich bei Huber (Die Lehre Darwin's, kritisch betrachtet, München 1870).

habe man allerdings oft in übergrosser Zahl aufgefunden und auch künstlich erzeugt, aber in keinem Falle sei es gelungen, eine Abart in eine wirklich neue und stabile andere Form überzuführen. Ganz ebenso liegen die Verhältnisse für die Anhänger der *Generatio spontanea* und fehlt auch hier jede bestimmte Thatsache ganz und gar. Während jedoch, in sofern es sich um bestimmte und entscheidende *Facta* handelt, beide Hypothesen auf gleicher Linie stehen, sinkt die Wagschale sofort sehr zu Gunsten der *Generatio secundaria*, sobald wir das Gebiet des Wahrscheinlichen und Möglichen betreten. Wie wir oben schon sahen, fällt eine *Generatio spontanea* für eine grosse Zahl von Geschöpfen ganz und gar in den Bereich des Undenkbaren und lässt sich weder *a priori*, noch an der Hand von Analogien in irgend einer Form construiren. Dagegen ergibt eine genaue Prüfung der von der *Generatio secundaria* zu stellenden Postulate solche Uebereinstimmungen mit dem sonstigen Geschehen in der Natur, dass Jeder, der nicht absichtlich die Augen verschliesst, sich sagen muss, es stehe diese Hypothese denn doch in sehr erheblichem Grade auf thatsächlicher Basis.

Werfen wir nun einen Blick auf die zu Gunsten einer *Generatio secundaria* sprechenden Thatsachen, so ergeben sich Folgende als die belangreichsten.

1. Jeder höhere Organismus durchläuft bei seiner Entwicklung eine Reihe von Stufen, welche eine grössere oder geringere Aehnlichkeit mit einfacheren und einfachsten selbständigen Typen haben und gibt so ein bald flüchtiger bald bestimmter gezeichnetes Bild der unter ihm stehenden Formenwelt.

Der aus dieser längst bekannten, jedoch erst in neuerer Zeit in ihrer Bedeutung voll gewürdigten Thatsache sich ergebende Schluss ist einfach der, dass die selbstständigen Formen, die den einzelnen Stufen im Entwicklungsgange eines höheren

Organismus entsprechen, doch gedenkbarer Weise auch unter bestimmten Verhältnissen weiter sich entwickeln und höhere Formen erzeugen konnten und wird dieser Schluss nur um so gerechtfertiger, wenn man erwägt, dass bei den Arten der Entwicklung, die wir Metamorphose und Generationswechsel heissen, die einzelnen Stadien einer Entwicklungsreihe eine solche Selbständigkeit erlangen können, dass sie nur schwer von wirklich selbständigen Organismen zu unterscheiden sind. Man vergegenwärtige sich z. B. zwei Hydroidpolypen, von denen der eine zur Entwicklungsreihe einer einfachen Meduse gehört, der andere ein selbständiges Wesen ist und als Hydroidpolyp sich fortpflanzt, und man wird zugeben müssen, dass es keine gewagte Hypothese wäre, zu behaupten, dass der selbständige Polyp, sagen wir eine Hydraähnliche Form, auch einmal in Folge besonderer Einwirkungen eine Meduse erzeugte, die als solche sich fortpflanzte und erhielt, wie es die *Generatio secundaria* fordern müsste. Ebenso könnte der fischähnliche Batrachier, ein *Proteus* oder ein *Siredon*, obschon er selbständig sich fortpflanzt, einen höheren Batrachier erzeugen, ohne dass der Vorgang von dem wesentlich verschieden wäre, der bei der Kaulquappe oder der Larve eines *Triton* als Norm abläuft. — Uebrigens sprechen nicht nur die Stufen aus der Entwicklungsreihe höherer Thiere, denen selbständige Thierformen entsprechen, laut zu Gunsten der *Generatio secundaria*, sondern auch jene anderen, für die solche Homologa fehlen, wie die *Cercarien*, *Bipinnarien*, *Brachiolarien*, *Pluteus*, die Insectenlarven u. s. w. In der That ist der Vorgang der Erzeugung eines Seesterns aus der *Bipinnaria* oder des Schmetterlinges aus der Raupe ein so verwickelter, dass im Vergleiche

damit wohl keine der Umwandlungen, die die *Generatio secundaria* zu statuiren hätte, als ungedenkbar und unwahrscheinlich taxirt werden könnte.

2. Fallen schon diese Thatsachen und Erwägungen ungewein schwer ins Gewicht, so sind doch eine Reihe anderer noch belangreicher, und zwar jene in neuester Zeit gemachten Beobachtungen von Thieren mit zwei geschlechtlichen Formen, die in genetischer Beziehung zu einander stehen (*Allotriogenie*, *Alloioigenesis* (Häckel) *Heterogenie* (Claus). Die hierhergehörigen *Facta* sind so wichtig, dass ich dieselben einzeln aufzähle.
 - a. Nach den Untersuchungen von Leuckart, Mecznikow und Schneider hat *Ascaris nigrovenosa* zwei geschlechtliche Formen. Die eine längstbekannte ist der in den Lungen des Frosches parasitisch lebende, mit Eiern und Samenkörpern ausgestattete Wurm. Die andere freilebende sogenannte *Rhabditisform*, die aus den Eiern der ersteren hervorgeht und in Manchem abweichend organisirt ist, ist getrennten Geschlechtes und erzeugt aus ihren Eiern wieder die parasitische Form und wechseln die beiden Formen regelmässig mit einander ab.
 - b. Durch die Forschungen von Fritz Müller (Wiegmanns Arch. 1861. pg. 42), N. Noschin (Bulletin de St. Pétersbourg. Bd. VIII. 1865. pg. 215) und E. Häckel (Jenaische Zeitschr. II. 1866. pg. 184 und 277) wurde nachgewiesen, dass es Medusen gibt, (die Gattung *Cunina* Fr. Müller, die Geryoniden nach Noschin und Häckel), welche durch Knospung anders beschaffene Quallen erzeugen. E. Häckel hat diese Verhältnisse am weitesten ins Einzelne verfolgt und Folgendes gefunden. Mit männlichen oder weiblichen Geschlechtsorganen versehene *Carmarinæ hastatæ* mit sechs

Segmenten erzeugen am Magenstiele aus Knospen *Cunina* mit acht Segmenten, die als nichts anderes denn als Junge der frei lebenden und ebenfalls Geschlechtsorgane erzeugenden *Cunina rhododactyla* angesehen werden können. Somit besteht ein inniger genetischer Zusammenhang zwischen zwei Medusenformen, die auf jeden Fall sehr bedeutend von einander abweichen, wenn auch nicht in dem Grade, wie man dies bisher angenommen hatte (Häckel); doch ist vorläufig die gesammte Entwicklungsreihe noch nicht zu übersehen, indem der Entwicklungsgang der Eier der *Cunina rhododactyla* unbekannt ist und man nicht weiss, ob diese Eier die Mutterform erzeugen, wie dies für die *Carmarina hastata* von Mecznikow nachgewiesen worden ist (Bullet. de St. Pétersb. XV. 1870. pg. 100). In dieselbe Gruppe von Erscheinungen gehören vielleicht auch das von mir über *Eurystoma rubiginosum* und *Stenogaster complanatus* und von Mc. Crady über *Turritopsis nutricula* und *Cunina octonaria* Mitgetheilte, wie bei Häckel nachzulesen ist (l. c. pg. 291).

Noch räthselhafter würden diese Verhältnisse, wenn eine Vermuthung von E. Häckel sich als richtig ergeben sollte, dass die *Cunina Köllikeri* von Müller mit acht Strahlen, welche zwölfstrahlige Cuninen als Sprossen erzeugt, von *Glossocodon (Liriope) catharinensis* Fr. Müll. ebenfalls durch Knospung hervorgebracht wird. Hier hätten wir dann drei verschiedene Medusenformen, eine Geryonide und zwei Cuninen, als Stadien Einer Entwicklungsreihe! Die *Cunina rhododactyla* bildet übrigens nach den Erfahrungen von Mecznikow aus Knospen wieder dieselbe Form (l. s. c.).

- c. Aehnliche Verhältnisse wie bei *Ascaris nigrovenosa* finden sich nach Schneider und Claus bei *Leptodera appendiculata*. Die aus *Arion empiricorum* ausgewanderten Larven dieser Würmer entwickeln sich, in frische oder faulende organische Substanzen gebracht, unter einer etwelchen Metamorphose nach und nach zu Geschlechtsthieren. Die Eier dieser brauchen nun nicht nothwendig wieder in eine Schnecke einzuwandern, sondern können auch frei sich entwickeln und geben dann ohne Metamorphose eine abweichende Form (sogenannte Rhabditisgeneration) von viel geringerer Körpergrösse, welche als solche wiederholt durch Eier und ohne Metamorphose im Freien sich fortpflanzen kann. — Die Schicksale der Eier und Larven der ersten und zweiten Generation sind übrigens noch lange nicht nach allen Seiten festgestellt, doch will ich hier noch anführen, dass Claus annimmt, dass zwar beide Generationen regelmässig miteinander wechseln können, wie dies bei *Ascaris nigrovenosa* der Fall ist, dass aber, ebenso wie unter Umständen viele Rhabditisgenerationen der *Leptodera* aufeinander folgen, so auch eine unbegrenzte Zahl von Leptoderagenerationen mit parasitischem Larvenstamum auftreten kann. „Auf diesem Wege erschiene gewissermassen, unter Voraussetzung bestimmter Lebens- und Ernährungsbedingungen, die Auflösung einer einzigen Lebensform in zwei nebeneinander bestehende, einem verschiedenen Aufenthaltsorte und abweichenden Ernährungsverhältnissen angepasste Arten denkbar“ (Claus).
- d. Auch unter den Anneliden zeigen sich nach den Beobachtungen von Malmgren, Ehlers, Claparède und Mecznikow merkwürdige Fälle von

Heterogenie (Claus). Bei gewissen Arten von *Nereis* findet sich einmal eine geschlechtliche Form. Dieselbe Art entwickelt sich aber auch unter noch unbekanntem Bedingungen zu einer *Heteronereis* und diese entwickelt ebenfalls Geschlechtsproducte von anderer Form. Noch unentschieden ist es, ob nur geschlechtslose Nereiden zu *Heteronereiden* werden, oder ob auch Nereiden mit Geschlechtsorganen nach dem Verluste dieser die Umwandlung antreten können, doch spricht sich Claparède, der diese Verhältnisse am eingehendsten untersucht hat, für die letztere Möglichkeit aus. Unbekannt ist auch das Schicksal der Eier der Nereiden und *Heteronereiden*, die zu Einem Formencyclus gehören und weiterer Aufklärung bedürfen ferner die zwei Varietäten der *Heteronereiden*, die Claparède unterscheidet und die hermaphroditische Nereidenform, die Mecznikow aufgefunden hat.

- e. Endlich kann auch noch von Wirbelthieren die Gattung *Siredon* hier aufgeführt werden, obschon deren Geschichte noch lange nicht hinreichend aufgeklärt ist. Immerhin steht so viel fest, dass die geschlechtsreife und in wiederholten Generationen als solche sich fortpflanzende *Axolotlform* unter noch unbekanntem Umständen durch Metamorphose geschlechtlich noch nicht reifer Individuen eine zweite, die sogenannte *Amblystomaform*, liefert, welche zur ersten ungefähr so sich verhält, wie der reife Triton oder Salamander zu seiner Larve. Noch unbekannt ist die Fortpflanzung der *Amblystomaform*, ferner ob die längstbekanntem *Amblystomaarten* alle ein *Axolotlstadium* haben, endlich ob auch geschlechtsreife *Axolotl* noch zu *Amblystoma* werden können.

Aus allen diesen hier nur in gedrängter Kürze mitgetheilten Thatsachen geht mithin hervor, dass wirklich Fälle vorkommen, in denen zwei mit Geschlechtsorganen ausgerüstete, mehr weniger abweichende Formen in einem genetischen Zusammenhange stehen, und sprechen dieselben noch entschiedener als die sub 1 verzeichneten zu Gunsten der Hypothese der *Generatio secundaria*, welche wir somit nicht anstehen, als Ausgangspunkt der weiteren Betrachtung zu nehmen.

Statuiren wir eine Schöpfung der Organismen durch *Generatio secundaria*, so erhebt sich sofort die weitere Frage, ob alle Organismen von einer einzigen Urform abstammen, oder ob viele solche Urformen und in welcher Weise anzunehmen seien.

Die Möglichkeit der Abstammung der Thiere von mehreren oder vielen Grundformen habe ich bereits in meiner oben citirten kleinen Abhandlung (p. 9, 13) kurz erwähnt, ohne dieselbe im Einzelnen zu verfolgen, und finden sich ähnliche Andeutungen auch bei K. Vogt, Lange, Mme. Clemence Royer (*Origine de l'homme et des sociétés*, Paris 1870, p. 31 und folgd.) und Häckel (*Natürliche Schöpfungsgeschichte* p. 323, 390, 392), welcher letztere Autor etwas einlässlicher auf die Frage eingeht. Es hat jedoch Häckel, wie mir scheint, die grosse Tragweite der Entscheidung, welcher der beiden Hypothesen, die er die einstämmige (monophyletische) und vielstämmige (polyphyletische) Descendenzhypothese nennt, der Vorzug zu geben sei, nicht so gewürdigt, wie sie es verdient, ¹⁾ und entscheidet er sich einfach aus Zweckmässigkeitsgründen, „weil sie die unendlich schwierige Aufgabe der Stammbaumconstructionen in hohem Grade erleichtere,“ für die monophyletische Descendenzhypothese. Es ist jedoch klar, dass wenn man, von vielen Urwesen ausgehend, viele

¹⁾ Häckel sagt l. c. p. 324: „Im Grunde ist der scheinbar sehr bedeutende Gegensatz zwischen diesen beiden Hypothesen von sehr geringer Wichtigkeit.“

gleichlaufende Stammbäume ableitet, von denen jeder dem monophyletischen Stammbaume Häckel's, oder auch nur Theilen desselben entspricht, das ganze Gebäude der Darwinianer, welche behaupten, dass die Harmonie der gesammten organischen Welt nur durch die genetischen Beziehungen aller Organismen zu einander zu erklären sei, zusammenbricht, und auf der Basis der vielen selbständigen Stammbäume die Annahme eines allgemeinen Entwicklungsgesetzes siegreich sich erhebt.

Gehen wir näher auf die Frage ein und fassen wir vor Allem die Gründe ins Auge, die für einen polyphyletischen Stammbaum sprechen, so befinden wir uns zwar auf einem sehr schwankenden Boden, nichts destoweniger lassen sich doch, wie mir scheint, mit Wahrscheinlichkeit folgende Sätze aufstellen:

1. Es ist kein Grund vorhanden für die Annahme, dass das Material der Organismen, die Eiweisskörper und Kohlenhydrate, bei seiner Entstehung anfangs nur in minimaler Menge auftrat und erst nach und nach sich vermehrte, vielmehr hat die Hypothese mehr für sich, dass dasselbe sofort in colossalen Massen sich erzeugte. Für dieselbe spricht, dass die Grundstoffe, aus denen die organische Materie besteht, der Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff und Stickstoff, schon früher vorhanden waren, sowie dass die Geologie schon in den ältesten Formationen, die überhaupt Organismen führen, colossale Massen derselben nachgewiesen hat. ¹⁾
2. Ebensowenig ist es zweitens wahrscheinlich, dass für den Fall, dass die organische Materie von Uranfang an in grossen Mengen auftrat, die ersten Organismen anfangs nur in geringer Anzahl oder gar nur als Ein

¹⁾ Ich erlaube mir hier die Bemerkung, dass ich nach eigener Untersuchung des *Eozoon canadense* der Deutung mich anschliesse, die Carpenter demselben gegeben hat.

Urwesen entstanden, indem nach unseren Erfahrungen die gesammte organische Materie auf der Erde Bestandtheil von Organismen ist oder war, und keine einzige Thatsache für die Möglichkeit der Existenz einer selbständigen organischen Materie spricht.

3. Wir statuiren somit von der Zeit der ersten Schöpfung an viele Urwesen und behaupten ferner, dass dieselben, selbst wenn sie Einem einzigen Typus angehörten, doch alle individuell verschieden waren. Es ist jedoch kein Grund abzusehen, warum diese Urwesen nicht selbst solche Unterschiede gezeigt haben sollten, wie die jetzt noch lebenden, von Häckel beschriebenen verschiedenen Typen der Moneren, von denen er ja behauptet, dass sie alle aus einer einzigen chemischen Verbindung, einem Eiweisskörper, bestehen.
4. Mögen nun viele Monerenformen, jede in unzähligen Individuen, oder Ein einziger Typus eines Urwesens in unzähligen Repräsentanten die Ausgangspuncte des Pflanzen- und Thierreiches gewesen sein, so ist in beiden Fällen sicher, dass alle diese Wesen von Hause aus gewisse Verschiedenheiten der Form und chemischen Zusammensetzung darboten und somit auch in ihren Lebensäusserungen verschieden zu den auf sie einwirkenden äusseren Momenten sich stellen mussten. Hieraus ergaben sich dann weitere Abweichungen derselben von einander, und konnten — eine weitere Entwicklung derselben im Sinne der Hypothese der *Generatio secundaria* vorausgesetzt — die einen nach dieser, die andern nach jener Seite weiter sich umbilden, mit anderen Worten Ausgangspuncte verschiedener Entwicklungsreihen werden. Anzunehmen, dass von den vielen Millionen überall auf der Erde durch Urzeugung entstandenen Urwesen nur Eines sich weiter entwickelt habe und zum Stammvater der Pflanzen und Thiere

geworden sei, wäre so widersinnig, dass ich nicht annehmen kann, dass Jemand, der die obigen Prämissen zugibt, zu dieser Auffassung gelangen könnte. Nimmt man aber auch nur zwei einer weiteren Entwicklung fähige Urwesen an, so ist die polyphyletische Abstammung der Organismen gegeben und eine Entwicklung anerkannt, die ihr Gesetz nicht in der gemeinsamen Abstammung der ganzen Reihe von Einem und demselben Individuum findet. Die grössere Wahrscheinlichkeit ist übrigens, wie leicht ersichtlich, auf Seiten der Annahme, dass unzählig viele der ursprünglichen Urwesen eine weitere Entwicklung antraten, doch wird natürlich Niemand sich erlauben wollen, in dieser Beziehung über einen ganz allgemeinen Ausspruch hinauszugehen.

Hier ist nun nachträglich noch zu bemerken, dass selbst für den Fall, dass man eine ganz allmähige Entstehung der organischen Materie und eine Entwicklung der Organismen von einem einzigen Urwesen aus annehmen wollte, das Endresultat das nämliche bliebe, das eben auseinandergesetzt wurde. In diesem Falle hätten wir nämlich zwei Möglichkeiten:

- a) Entweder würden mit neu entstehender organischer Materie auch neue Organismen sich bilden, die entweder dem ersten gleich oder von demselben verschieden wären. Im letzteren Falle wäre die polyphyletische Abstammung ohne weiteres gegeben, während im ersteren Falle die oben sub 3. und 4. gegebenen Auseinandersetzungen in ihr Recht träten.
- b) Oder es würde das erste Urwesen fortwährend sich vermehren und gleichzeitig mit seinen Sprösslingen weitere organische Materie bilden, was schliesslich ebenfalls zu einer unzähligen Menge von individuell verschiedenen Urwesen als Ausgangspunct der weiteren Entwicklung führt. Alles zusammengenommen werden somit viele Ausgangs-

puncte für die Entwicklung der Organismen anzunehmen sein, und ist es nun die weitere Aufgabe, zu erwägen, wie bei einer polyphyletischen Descendenzhypothese die Verhältnisse sich gestalten.

In erster Linie muss hervorgehoben werden, dass, wenn wir viele Ausgangspuncte für die erste Entwicklung der Organismen statuiren, dieselbe Annahme auch für alle weiteren Entwicklungsstadien gefordert wird, wie dies auch Häckel anerkennt, indem er p. 324 seiner natürlichen Schöpfungsgeschichte bemerkt, dass die Frage von dem einheitlichen oder vielheitlichen Ursprunge der Stämme sich auch innerhalb eines jeden einzelnen Stammes immer wiederhole, wo es sich um den Ursprung einer grösseren oder kleineren Gruppe handle. So entsteht eine Verwicklung der Verhältnisse, von der man sich nur schwer eine einigermaßen genügende Vorstellung macht und die am besten durch Beispiele dem Verständnisse etwas näher gebracht wird.

Nehmen wir an, dass die Abtheilung der Medusen von Hydroidpolypen abstammt und die nächsthöhere Stufe dieser darstellt. Bei Zugrundelegung einer polyphyletischen Abstammungstheorie erscheinen nun die Medusen nicht nur als bestimmte Glieder vieler Hauptstambäume, sondern es treten dieselben auch innerhalb eines jeden Hauptstambaumes möglicherweise mit vielen Gruppen auf.

Zur näheren Versinnlichung diene Folgendes, was sich jeder Leser leicht schematisch verzeichnen kann. a a_1 a_2 a_3 a_n seien die Urwesen, von denen das Thierreich ausging. Ein Theil derselben a_1 a_3 a_5 a_{n-1} unterlag weiteren Entwicklungen und ging durch das Stadium einzelliger Thiere mit Kern b , mehrzelliger einfacher Geschöpfe (Radiolarien, Spongien) c und Polypen d in Medusen e über, indem sowohl bei b und c als bei d ein Theil der betreffenden Wesen in ihrer typischen Form sich erhielt, ein anderer sich umgestaltete. Somit traten die Polypen, die Stammthiere der Medusen, nicht

nur am Ende der Hauptreihen $a_1—a_{n-1}$ auf, sondern sie konnten auch innerhalb einer jeden solchen Reihe an vielen Orten sich erzeugen und wäre hiermit auch die Möglichkeit zur Entstehung einer grossen Menge von Medusenformen gegeben, die in keiner directen genetischen Beziehung zu einander stehen und nur durch Urformen untereinander zusammenhängen.

Die Folgerungen aus diesen Verhältnissen sind von vorne herein klar. Während bei einem consequent durchgeführten monophyletischen Stammbaume Alle Medusen, Alle Säugethiere, Alle Affen u. s. w. von einer einzigen Urform abgeleitet werden müssen und die grosse Schwierigkeit besteht, die Umwandlung der einzelnen Typen in einander zu erklären, sieht sich der Anhänger einer polyphyletischen Descendenzhypothese in der Lage, nicht nur den höheren Abtheilungen, sondern selbst den Gattungen verschiedene Stammbäume und Urformen anweisen und eine selbständige Entstehung derselben annehmen zu können. Ja, es erscheint sogar gedenkbar, dass eine und dieselbe Art in verschiedenen Stammbäumen auftritt, da bei der unabweisbaren Annahme allgemeiner Bildungsgesetze nicht abzusehen ist, warum gleiche Anfangsgestalten nicht auch unter Umständen zu gleichen Endformen sollten führen können.

Eine Schattenseite scheint nun allerdings die hier vertheidigte Hypothese zu haben und das ist die, dass sie das Aufstellen von Stammbäumen ungemein erschwert. Bei Zugrundelegung der monophyletischen Hypothese verfährt man, wie Häckel's Beispiel lehrt, einfach so, dass man alle Glieder einer Gruppe auf ihre Organisation prüft und dann, von der Annahme ausgehend, dass die einfacheren auch die zuerst gebildeten waren und dass die entwickelteren Formen nach und nach aus denselben sich hervorbildeten, ein Schema verzeichnet, in welchem successive, von der einfachsten Form beginnend, ein Glied an das andere sich anreihet und das vollkommenste die Stufenleiter abschliesst. Bei den Kenntnissen, die wir jetzt schon

über den Bau der Thiere besitzen, lassen sich mit etwas Aufwand von Zeit und Mühe leicht eine ganze Reihe solcher vermeintlicher natürlicher Stammbäume aufstellen und gibt man sich dann schliesslich dem Gedanken hin, eine wirkliche Einsicht in das natürliche Geschehen erlangt zu haben. Wenn jedoch, wie ich entschieden der Ansicht bin, die ganze Grundlage dieses Verfahrens eine nicht stichhaltige ist, so wird man dem ganzen grossartigen Gebäude die bescheidene Erklärung vorziehen, dass wir bei den ersten Anfängen der Erkenntniss über die Entwicklung der organischen Natur uns befinden und dass es für einmal nicht möglich ist, den Entwicklungsgang derselben im Einzelnen zu überschauen.

Beleuchten wir die Folgerungen, die aus einer polyphyletischen Descendenzhypothese sich ergeben, noch etwas näher. Schon oben wurde bemerkt, dass wir bei einer solchen Auffassung nicht genöthigt sind, alle Glieder einer Thiergruppe in directen genetischen Zusammenhang zu bringen. Hieraus ergibt sich einmal, dass die Darwin'sche Hypothese über die Art und Weise der Umwandlung der Thierformen in einander ganz und gar entbehrlich wird, und zweitens, dass manche Verhältnisse der Thierwelt anders und zum Theil verständlicher sich gestalten, als sie es bisher waren. Da der erste Punct weiter unten beleuchtet werden soll, so verweile ich hier nur bei dem Letztgenannten und mache ich in dieser Beziehung auf Folgendes aufmerksam.

1. Eine Verfolgung der monophyletischen Hypothese ins Einzelne ergibt, dass an vielen Orten die von derselben geforderten vollständigen Formenreihen nicht vorliegen, vielmehr viele Repräsentanten einzelner Abtheilungen (Arten, Gattungen, Familien) und auch manche grössere Abtheilungen durch weite Klüfte getrennt sind. Ohne hier darauf einzugehen, dass, wenn uns alle ausgestorbenen Thiere bekannt wären, sicherlich die Reihe viel vollkommener würde, will ich nur darauf aufmerksam machen, dass bei

Annahme einer vielstämmigen Descendenzhypothese solche Lücken ganz verständlich wären. Denn wenn Eine bestimmte Thierform, z. B. ein Fisch, ein Säuger, in vielen selbständigen Stammäbäumen auftritt, so wird es nicht befremdend sein, wenn dieselbe in manchen oder vielen derselben ein besonderes Gepräge annimmt. Von diesem Gesichtspuncte aus erschiene es nicht nöthig, nach Uebergängen zwischen den anthropoiden Affen und dem Menschen zu suchen oder eine gemeinsame Stammform beider anzunehmen. Ueberhaupt wäre keine Veranlassung gegeben, alle Arten Eines Genus, alle Genera Einer Familie, alle Familien Einer Ordnung in directen genetischen Verband zu bringen, und könnten, um bei dem oben gewählten Beispiele zu bleiben, die verschiedenen Arten eines Genus der Medusen oder die verschiedenen Genera derselben verschiedene Stammäbäume besitzen. ¹⁾

2. Grosse Schwierigkeiten bereiten dem die Geschichte der Thierwelt Erforschenden die sogenannten repräsentativen Formen, wie z. B. die flügellosen Landvögel von Amerika, Africa, Madagascar und den Mascarenen, Australien, Neuguinea und Tasmanien und Neuseeland. Wie die Sachen bis jetzt lagen, glaubte man ein Verständniss derselben gewinnen zu können, indem man annahm, dass denselben eine einzige Stammform als Ausgangspunct gedient habe, die dann hier so, dort anders sich modificirte (vergl. Rüttimeyer, l. c. p. 6); es erscheint jedoch von unserem Standpuncte aus auch gedenkbar, dass diese Formen genetisch gar nicht zusammenhängen, sondern besonderen Stammäbäumen angehören. Mit diesem Ausspruche soll jedoch begrifflicher Weise kein bestimmtes Urtheil über die repräsentativen

¹⁾ Man vergl. die gegentheilige Ansicht Rüttimeyer's (Die Herkunft unserer Thierwelt, Basel 1867, p. 31).

tiven Formen der Jetztwelt aufgestellt und behauptet werden, dass dieselben Alle besonderen Entwicklungsreihen angehören, indem es bei den mangelhaften Kenntnissen über die früheren Zustände unserer Erde und ihrer Faunen für einmal ganz unmöglich ist, die Geschichte unserer Zeit auf sicherer Basis aufzuführen, in welcher Beziehung besonders die oben citirte vortreffliche Arbeit von Rütimeyer zu vergleichen ist. Ich wollte daher nur mit dem Obigen eine aus der polyphyletischen Descendenzhypothese sich ergebende Folgerung aufstellen, ohne dieselbe durch bestimmte Beispiele zu belegen.

3. Endlich erwähne ich noch einen Punct, der dem Thiergeographen Schwierigkeiten bereitet, und das sind einmal die scharf localisirten und zweitens die weitverbreiteten oder cosmopolitischen Formen. Vom Standpuncte einer monophyletischen Descendenzhypothese aus sind die letzteren nicht leicht zu erklären, wogegen die ersteren keine Schwierigkeiten zu machen scheinen. Folgt man der polyphyletischen Hypothese, so erklären sich beide Erscheinungen leicht. Bei der Annahme vieler Urformen und Stammbäume und allgemeiner Entwicklungsgesetze und der ferneren Voraussetzung eines Vorkommens der zur Erzeugung von Organismen günstigen Bedingungen auf der gesammten Erdoberfläche, müssen viele Formen in ganz gleicher Gestaltung unabhängig voneinander an vielen Orten entstanden sein und erklärt sich so leicht die weite Verbreitung der höheren Gruppen der Thiere bis zu den Familien und Gattungen herab. Auf der andern Seite mussten aber auch, da jede Urform und jeder aus ihr entstandene Stammbaum in allen seinen Zwischenformen ein individuelles Gepräge an sich trug, mit der fortschreitenden Entwicklung die jüngeren Formen immer mehr specifisch sich ausbilden und engere, beschränktere Verbreitungsbezirke erlangen. Mit diesen Ab-

leitungen stimmt nun auch in der That das, was wir über die geographische Verbreitung wissen, ganz gut, denn es gibt mehr weitverbreitete (cosmopolitische) Gattungen als Arten, mehr cosmopolitische Familien als Gattungen u. s. f. Die monophyletische Hypothese scheidet an der Erklärung der weiten Verbreitung der höheren Ordnungen und der älteren Thierformen, oder findet wenigstens bei derselben so grosse Schwierigkeiten, dass es ihr noch nicht gelungen ist, dieselben zu bewältigen. Bei dieser Hypothese, die ein einziges ursprüngliches Schöpfungscentrum annimmt, werden nämlich, wenn sie consequent durchgeführt wird, auch für alle folgenden Gestaltungsprocesse Bildungscentra in der Einzahl angenommen und ergeben sich daher, wenn es zur Erklärung der weiten Verbreitung von Gattungen, Familien, Ordnungen kommt, Schwierigkeiten solcher Art, dass sie auch an der Hand der kühnsten Hypothesen sich nicht bewältigen liessen. Es hat daher auch Semper, obschon im Allgemeinen Anhänger einer monophyletischen Descendenzhypothese, sich veranlasst gesehen, für gewisse Thierabtheilungen, wie Familien und Gattungen, der polyphyletischen Hypothese zu folgen (Reisen im Archipel der Philippinen. Erster Band, pg. 212—225).

Nachdem im Vorhergehenden die allgemeinen Grundsätze der Entwicklung der Organismen geschildert worden sind, wenden wir uns nun schliesslich zur Besprechung der Frage, wie die Entwicklungsvorgänge im Einzelnen aufzufassen seien.

Der bekannten Darwin'schen Hypothese zur Erklärung der Umwandlung der Organismen ineinander habe ich im Jahre 1834 in allgemeinen Umrissen eine andere entgegengestellt, die ich die Theorie der heterogenen Zeugung nannte (Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 14. 1864. pg. 181) und will ich mir nun erlauben, meine Auffassung etwas ausführlicher auseinanderzusetzen, als es damals geschah, ohne jedoch in der Lage zu sein,

hier diese wichtige Angelegenheit nach allen Seiten zu beleuchten.

Die Theorie der heterogenen Zeugung (*Generatio heterogenea*) oder, wie ich sie jetzt nennen will, der Entwicklung aus inneren Ursachen geht davon aus, dass der Entwicklung der gesammten Welt der Organismen, wie der Natur überhaupt, Gesetze zu Grunde liegen, welche dieselbe in ganz bestimmter Weise zu immer höherer Entwicklung treiben. Wie schon in das befruchtete Ei des höheren Organismus die Triebfeder der ganzen weiteren Entwicklung gelegt ist und Stufe um Stufe gesetzmässig sich entfaltet, wie ferner eine Mutterlauge von bestimmter chemischer Zusammensetzung mit Nothwendigkeit eine bestimmte Crystallform anschiessen lässt, so enthalten auch die Urkeime aller Organismen und die organische Materie bei ihrer ersten Entstehung die Möglichkeit für alle späteren Bildungen in sich und bringen dieselbe gesetzmässig und in ganz bestimmter Weise zur Verwirklichung. Nenne man dieses schaffende Princip, diese schöpferische Thätigkeit, wie man wolle, so ist doch sicher, dass dieselbe an beiden Orten mit Nothwendigkeit, d. h. in regelrechter Folge von Ursache und Wirkung, thätig ist, und ergibt sich somit nicht die geringste Nöthigung, bei der Entwicklung der Organismen irgend welchen äusseren Eirwirkungen, heisse man sie Zufall oder sonst wie, eine wesentliche Rolle zuzuschreiben. Hätten Darwin und seine Anhänger, denen doch der Parallelismus in der Entwicklung der gesammten Thierreihe und der einzelnen Organismen wohl bekannt war, der letzteren nur einige Aufmerksamkeit geschenkt, so hätten sie zur Einsicht kommen müssen, dass, wenn die Entwicklung eines jeden Geschöpfes unwandelbaren Regeln folgt, es von vornherein unmöglich ist, anzunehmen, dass das Thierreich anderen Gesetzen gehorche. Wenn dort die Nothwendigkeit regiert, so kann hier nicht der Zufall walten, und braucht es in der That gar keiner anderen Erwägung, um zur Ueberzeugung zu gelangen, dass der Grundgedanke von Darwin,

der alle Umwandlung an die zufällige Entstehung nützlicher Varietäten kettet, ein verfehlter ist.

Die von mir vorgetragene Lehre der successiven Entwicklung des Thierreiches in Folge innerer Ursachen oder bestimmter Bildungsgesetze ist in mehr weniger bestimmter Weise auch von anderen Naturforschern als Basis aufgestellt worden, unter denen ich vor Allem Bronn, Grisebach, Heer, Faivre und vor Allem Nägeli nenne, dessen Abhandlung (Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München 1865) unstreitig das Beste ist, was über diesen Gegenstand veröffentlicht wurde. Von Philosophen haben sich ebenfalls manche auf diese Seite gestellt, insofern als dieselben ebenfalls ein Entwicklungsgesetz für die organische und anorganische Natur statuiren und nur in der Auffassung des Urgrundes alles Seienden ihren eigenen Weg gehen, in welcher Beziehung die Naturforscher sich allgemein einer, wie sie glauben, weisen Enthaltung befleissen und über die Annahme einer nach den Causalgesetzen sich entwickelnden Materie nicht hinausgehen (Man vergl. die ausführlichen Expositionen von Huber l. c., wo auch die wichtigste Literatur angegeben ist.) So scheinen wenigstens mit Bezug auf Einen Hauptpunct die Ansichten nach und nach sich zu klären, in welcher Beziehung es freilich dahin gestellt bleibt, wie lange noch die reinen Darwinianer am Nützlichkeitsprincipe festhalten werden. Da jedoch gerade von dieser Seite sehr wichtige, zu Gunsten einer anderen Evolutionstheorie sprechende Thatsachen aufgefunden worden sind (Häckel's oben mitgetheilte Beobachtungen über Medusen) und auch das Nützlichkeitsprincip lange nicht so sehr in den Vordergrund gestellt, sondern mehr das Variiren und das Anpassungsvermögen an die äusseren Verhältnisse betont wird, so ist zu hoffen, dass man auch in diesem Lager nicht mehr zu lange einer besseren Einsicht sich verschliessen wird.

Ausführlicher auf die Darwin'sche Umgestaltungslehre im Einzelnen einzugehen, scheint mir hier nicht der Ort, und beschränke ich mich auf die Hervorhebung folgender Punkte:

1. Auch für den Fall, dass man die Darwin'schen Prämissen (das Variiren der Organismen, die Erhaltung der nützlichen Varietäten durch natürliche Auswahl und die Vererbung derselben) zu Grunde legt, so sind doch auf diese Weise keine Umgestaltungen gedenkbar, indem die ungehinderte freie Kreuzung nothwendig immer wieder die Grundform herbeiführt.
2. Solche Umgestaltungen könnten, ebenso wie bei der künstlichen Züchtung von Racen durch den Menschen, Platz greifen, wenn die betreffenden Varietäten isolirt wären und längere Zeit hindurch nur mit Ihresgleichen sich fortpflanzten. Es hat daher Moritz Wagner in richtiger Würdigung der Verhältnisse die Darwin'sche Auffassung durch die Annahme einer Wanderung und hierdurch zu Stande kommende Isolirung der jeweiligen entstandenen Varietäten zu vervollständigen versucht. Allein auch dieses „Migrationsgesetz“ beseitigt die vorhandenen Schwierigkeiten nicht, denn es ist kein Grund abzusehen, warum nur die umgewandelten Formen eines bestimmten Typus wandern sollten, die andern nicht. Man vergleiche übrigens über die sub 1 und 2 besprochenen Fragen die ausführlichen Darstellungen von J. Huber (l. c.), denen ich in allem Wesentlichen mich anschliesse.
3. Nach der Darwin'schen Hypothese müssten bei vielen Organismen nicht nur die vorhandenen Theile in dieser oder jener Weise variiren, sondern auch ganz neue Organe und Systeme entstehen, wie z. B. ein Herz und Blutgefäße, Ganglien und Nerven, Tentakeln, Augen, Gehörorgane, Athmungsorgane, ein Skelett u. s. w., wo vorher keine da waren. Da nun Darwin in allen solchen Fällen eine ganz langsame Anbildung und Umgestaltung annimmt, so ist nicht abzusehen, in welcher Weise neue, in der ersten Anlage begriffene und noch nicht functionirende Organe einem Organismus nützlich sein sollten (Huber l. c. pag.

233 u. folg.) und könnte daher von einer Erhaltung und weiteren Entwicklung derselben im Darwin'schen Sinne keine Rede sein.

4. Mit Bezug auf die vorhin erwähnte Entstehung neuer Organe und Systeme ist ferner zu bemerken, dass eine solche nach den Darwin'schen Aufstellungen überhaupt gar nicht gedenkbar ist. Darwin geht bei seiner Annahme von Variationen der Organismen von den Erscheinungen aus, die die natürliche Züchtung zur Erscheinung bringt. Hier handelt es sich jedoch immer nur um ein Mehr oder Weniger schon vorhandener Theile in Grösse, Form, Zahl, Farbe u. s. w., nie um eine wirkliche Neubildung, und gibt es keinen Fall, in dem die Züchtung ein Organ zum Vorschein gebracht hätte, das vorher nicht da war. Es könnte daher im günstigsten Falle die Darwin'sche Hypothese nur Platz greifen für Thiergruppen, die in allen Hauptzügen des Baues übereinstimmen. Man könnte nun freilich sagen, es sei der Begriff des Variirens weiter zu fassen, als der eigentlichen Bedeutung des Wortes nach angeht, allein dann wäre der Beweis zu erbringen, dass ein solches Variiren durch äussere Einwirkungen (Licht, Wärme, Nahrung, Lebensweise u. s. w.) möglich ist. Denn nur in diesem Falle kann die Darwin'sche Hypothese Platz greifen, welche alle inneren Einwirkungen, alle Umgestaltungen von innen heraus ausschliesst. Nun haben freilich sowohl Darwin, als auch seine Anhänger bei der Erklärung des Variirens auch an innere Ursachen gedacht, allein, indem sie dies thun, verlassen sie den Boden ihrer Hypothese und stellen sich auf die Seite derer, die ein Entwicklungsgesetz annehmen und innere, in den Organismen selbst liegende Ursachen als Gründe ihrer Umgestaltung aufstellen.

Ich habe die vorstehenden Thatsachen, deren Zahl sich noch vermehren liesse, angeführt, um zu zeigen, dass die Hypothese von Darwin auch im Einzelnen nicht durchführbar ist, immer aber bleibt der Haupteinwand gegen dieselbe der, den ich schon vor Jahren anführte, dass die Aufstellung des Nützlichkeitsprincipes als Grundlage des Ganzen keinen Sinn hat und dass allgemeine Gesetze die Entwicklung der Organismen beherrschen. Ich wende mich nun schliesslich noch zur Darlegung meiner Theorie der Entwicklung der organischen Welt aus inneren Ursachen (Vervollkommnungstheorie C. Nägeli) und führe dieselbe hier in einigen Hauptsätzen vor.

1. Alle Organismen besitzen die Möglichkeit einer Umgestaltung aus inneren Gründen und verwirklichen dieselbe unter uns unbekanntem Ursachen in ganz gesetzmässiger Weise. •

Meiner Meinung zufolge sind die Grundeigenschaften der Organismen an die organische Materie (bestimmte Verbindungen von C, H, O, N mit S und P) und wahrscheinlich vor Allem an die Eiweisskörper und ihre Wechselwirkungen mit der übrigen Natur gebunden. Wie gewisse Stoffe gesetzmässig Krystalle bilden, so gestaltet sich die organische Substanz zu den organischen Elementarformen, die wir mit einem allgemeinen Namen Bioplasten nennen können, und diese haben dann das Vermögen, durch fortgesetzte innere Thätigkeit sich in ganz bestimmter Weise weiter umzugestalten, immer verwickeltere Formen zu liefern und endlich die ganzen Reihen des Pflanzen- und Thierreiches zu erzeugen. In dieser ganzen Entwicklung nach oben, zu höheren Formen, ist eine ungemein grosse Breite der Möglichkeiten in der ersten Anlage der Bioplasten gegeben, aber doch keine Schrankenlosigkeit und keine Willkür, und wird man, wie immer wieder hervorzuheben ist, die genaueste Vorstellung von dem, was die Hypothese

einer Entwicklung aus inneren Gründen statuiert, sich machen, wenn man an die Entwicklung der Einzelorganismen denkt. Wie hier in jedem einzelnen Falle eine ganz einfache Grundform (Ei, Keim, Spore) von innen heraus zu einer bestimmten zusammengesetzten Endform sich entfaltet, so gestaltete sich auch muthmasslich die Entstehung der Organismen aus den Bioplasten.

2. Benutzen wir die Entwicklung der Einzelorganismen weiter als Basis für die Erkenntniss der Vorgänge bei der Schöpfung der Organismen, so dürfen wir ferner die Vermuthung aussprechen, dass die Umwandlungen der Organismen ineinander in doppelter Weise vor sich gingen und zwar a) durch allmälige Umgestaltung schon bestehender Theile und b) sprungweise durch Bildung neuer Organe.

Verfolgen wir nämlich die Entwicklung der Thiere, so finden wir, dass bei derselben wesentlich zwei Vorgänge Platz greifen, und diese sind einmal das Auftreten neuer morphologischer Einheiten und zweitens die Umgestaltung schon gebildeter Organe. Der erste Vorgang kommt in verschiedener Weise zu Stande und zwar a) durch morphologische und histologische Differenzirung einheitlicher zusammenhängender Blasteme, wie bei der Bildung der Keimblätter, der *Chorda dorsalis*, der ersten Blutgefässe, des Urnierenganges, der Urwirbel, des Hornblattes und der Medullarplatte, den Anlagen aller willkürlichen Muskeln, des Extremitätenskelettes u. s. w. und b) durch die Vereinigung so gebildeter einfacher Primitivorgane. So entsteht durch Vereinigung des Darmdrüsenblattes und der Darmfaserplatte das Darmrohr, durch Zusammentritt eines Theiles der Urwirbel und der Chorda die häutige Anlage von Schädel und Wirbelsäule, durch Verbindung der Hautplatte und des Hornblattes die Haut.

Auch die Bildung des Auges, des Geruchsorganes und des Gehörorganes gehört in diese Kategorie. — Zweitens die Umgestaltungen schon gebildeter Organe oder morphologischer Einheiten anlangend, so sind auch diese mannigfacher Art und beruhen theils auf einfacher Vergrösserung, theils auf morphologischen Umgestaltungen grösserer oder geringerer Art, die selbst so weit gehen können, dass sie nahe an die Neubildungen von Organen heranstreifen. Hier sind beispielsweise die Umgestaltung des Darmrohres in seine einzelnen Abschnitte, die Gliederung des Medullarrohres in Gehirn und Mark und des Gehirns in seine einzelnen Theile, die Umgestaltung zweier verschmelzender Gefässröhren zum Herzen, die Bildung der Haut- und Darmdrüsen aus den betreffenden Theilen, die Entstehung der Horngebilde und Zähne aus Haut und Schleimhaut u. s. w. namhaft zu machen.

Der aus diesen embryologischen Daten für die Entwicklung des Thierreichs zu ziehende Schluss ist einfach der, dass auch hier in den einen Fällen theils einfach schon vorhandene Organe sich weiterbildeten, theils ganz neue Organe oder Formeinheiten auftraten, denn es ist, wie Niemand läugnet und namentlich auch die Darwinianer laut genug betonen, die Entwicklung des Einzelorganismus das mehr weniger getreue Abbild der Entwicklung des gesammten Thierreiches.

3. Es lehrt nun aber die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Geschöpfe noch ein anderes wichtiges Gesetz kennen und zwar das, dass fast alle grossen Umgestaltungen und vor Allem alle wirklichen Neubildungen von Organen in die allererste Embryonalzeit fallen. Beim Hühnchen legen sich in den ersten 4 oder 5 Tagen alle wichtigen Organe an und beruht die fernere Entwicklung wesentlich nur auf einfacher Vergrösserung der Theile und minder wichtigen Umformungen. Beim

menschlichen Embryo ist dasselbe am Ende der ersten Fötalmonate der Fall, und beziehen sich die Neubildungen in der späteren Zeit einzig und allein auf die Hautdrüsen, die Horngebilde, die Zähne, die kleinen Drüsen der Schleimhäute. Noch spärlicher sind Neubildungen in der nachembryonalen Zeit, und weiss ich aus dieser nur die Bildung von Graafschen Follikeln und Eiern und von einer Reihe von Elementartheilen (Samenfäden, Drüsenzellen, Blutzellen u. s. w.) namhaft zu machen, ja es haben in dieser Zeit selbst tiefergreifende Umgestaltungen von Organen, mit Ausnahme der Milchdrüse und des Uterus zur Zeit der ersten Schwangerschaft, fast ganz aufgehört und beschränken sich die morphologischen Vorgänge normal auf den Wechsel der Elementarformen und der Moleküle der Gewebe. Steigen wir weiter in der Thierreihe herab, so finden wir, dass im Allgemeinen das embryonale Stadium, in dem Neubildungen oder wichtige Umgestaltungen statt haben, sich nicht wesentlich verlängert, mit einziger Ausnahme der Thiere mit Metamorphose oder mit Generationswechsel.

Der aus diesen Thatsachen zu ziehende Schluss scheint mir wichtig genug. Es ist der, dass, wenn wirklich Organismen in Organismen sich umbilden und umgebildet haben, dies nur in folgender Weise geschehen sein kann:

- a. Grössere Umgestaltungen, die mit Anbildung neuer Organe verbunden sind, können nur stattgefunden haben: einmal bei den Eiern, Keimen und Knospen aller Thiere, zweitens bei niederen Thierformen, die den frühesten embryonalen Stufen der höheren Organismen entsprechen, und drittens bei den ersten embryonalen Stadien der höheren Thiere oder den Larven der Thiere mit Metamorphose.

- b. Einfachere Umbildungen, vorzüglich auf WachsthumspHänomene oder Gestaltungen der Elementarformen begrenzt, sind auch bei ausgebildeteren oder ganz erwachsenen Geschöpfen höherer Ordnungen gedenkbar und können um so mehr auch bei allen niederen Thierformen Platz gegriffen haben.

In den drei angeführten Punkten scheint mir nun die Grundlage gegeben zu sein, auf welcher eine wissenschaftliche Erforschung der Entwicklungsgeschichte des Thierreiches weiter zu bauen hat, und hege ich die feste Ueberzeugung, dass die Zeit nicht ferne ist, in der wirkliche Thatsachen über dieselbe Aufschluss geben werden. Vorläufig freilich sind, wie auch ich offen zugebe, schlagende Beweise für die Entwicklungstheorie, die ich vertheidige, nicht geliefert, immerhin bin ich der Meinung, dass das, was wir wissen, doch mehr Beachtung verdient, als von manchen Seiten zugegeben wird, und will ich in der folgenden Auseinandersetzung, welche eine kurze Darstellung der Art und Weise enthält, wie nach meinem Ermessen die Schöpfung des Thierreiches vor sich gegangen ist, auch die wichtigsten Facta aus der Entwicklungsgeschichte der Einzelorganismen in Erinnerung bringen, die hierher gehören.

Ich statuire I) eine unvermittelte (sprungweise) Umbildung der Organismen ineinander, in der Art, dass zwischen den genetisch zusammenhängenden Formen entweder gar keine directen Uebergänge, d. h. Uebergänge der fertigen Formen ineinander, stattfinden oder dieselben wenigstens sehr rasch durchlaufen werden.

Eine solche Umbildung konnte stattfinden in folgenden Weisen:

1. Konnten die Eier, oder wo keine solchen da sind, die Keimzellen einer bestimmten Form in Folge eines aus inneren Ursachen geän-

derten Entwicklungsmodus in neue Formen übergehen.

Hier sind zwei Fälle gedenkbar. Entweder ist die Abweichung vom Entwicklungsgesetze des mütterlichen Organismus eine geringere, und dann entstehen Formen, die wie Varietäten oder Arten zu einander sich verhalten, oder die Abweichung ist grösser und bilden sich Geschöpfe, die weiter von einander abstehen und einer anderen Gattung, Familie, Ordnung u. s. w. angehören. Wie weit hier in den möglichen Annahmen gegangen werden darf, ist natürlich nicht zu sagen, doch lässt sich zur weiteren Klärung dieser Frage noch Folgendes beibringen:

a. Es ist sicher, dass die Eier eines und desselben mütterlichen Organismus zu Formen führen, von denen jede ihr individuelles Gepräge an sich trägt und keine der andern ganz gleich ist.

b. Aus den Eiern Eines Mutterthieres, den Samen Einer Blüthe können unter den nämlichen äusseren Bedingungen Formen hervorgehen, die nicht bloß individuell verschieden sind, sondern erheblichere Abweichungen zeigen und wie Varietäten zu einander sich verhalten.

c. Die Geschichte der *Ascaris nigrovenosa* und der *Lep-
todera appendiculata* (s. oben) zeigt, dass aus den Eiern eines Geschöpfes Formen hervorgehen können, die vom Mutterthiere so abweichen, wie zwei Arten eines Genus.

d. Endlich kann daran erinnert werden, dass in gewissen Fällen aus den Eiern Eines Thieres sehr verschieden gebaute Weibchen und Männchen, ja selbst eine noch grössere Zahl differenter Formen hervorgehen (Hymenopteren, Ameisen).

Demzufolge wird kaum beanstandet werden können, dass in dieser Weise auch selbständige Arten und verwandte Genera einer und derselben Familie oder Ordnung

entstehen konnten. Um ein concretes Beispiel zu wählen, so sehe ich keine Schwierigkeit, aus den Eiern einer bestimmten Form der Pennatulengattung *Pteroeides* eine andere Form derselben Gattung abzuleiten, und ebenso verhält es sich bei den andern Gattungen, bei *Pennatula*, *Renilla*, *Cavernularia* etc. Aber auch die Entstehung näher oder ferner stehender Gattungen der Pennatuliden auseinander erscheint gedenkbar. Eine unbekannte Urform der Pennatuliden könnte aus ihren Eiern eine *Renilla*, ein *Bathyptilum*, ein *Protoptilum* und letztere wieder in derselben Weise höhere Gattungen, wie *Kophobelemnon*, *Virgularia* etc. geliefert haben.

Ebenso könnten bei den höheren Thieren die verschiedenen Arten eines beliebigen Genus in dieser Weise entstanden sein, dann verwandte und entfernter stehende Genera, Familien, Ordnungen u. s. w. Wie gross die Unterschiede der Formen sind, die möglicherweise nach dem angegebenen Bildungsmodus aus einander sich zu entwickeln im Stande waren, ist nicht anzugeben. Nur so viel ist sicher, dass dieselben nicht grösser zu sein brauchten, als diejenigen, welche in unserem sogenannten natürlichen Systeme der Thiere sich finden, welches man sich noch vervollständigt zu denken hat durch alle untergegangenen Formen. Geht man in seinen Annahmen nicht weiter, so ist dieser Entwicklungsmodus sicher einer der annehmbarsten, wo nicht der allerbeste. Diesem zufolge würden die einfachsten Wirbelthiere vielleicht aus den Eiern von Mantelthieren (*Tunicata*) abzuleiten sein, die Amphibien aus den Eiern von gewissen Fischen, die Reptilien aus denen von gewissen Amphibien, die höheren Säuger aus den Eiern gewisser Ursäugethiere u. s. w.

2. In zweiter Linie wäre daran zu denken, ob nicht auch neue Formen durch innere Keime oder äussere Knospen erzeugt wurden.

Zu Gunsten eines solchen Bildungsmodus lassen sich eine grosse Zahl von Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Einzelorganismen anführen, welche unter den Namen des Generationswechsels und des Polymorphismus zusammengefasst werden. Ohne auf eine specielle Darlegung der hierher gehörigen Erscheinungen uns einlassen zu können, wollen wir nur einige der sprechendsten Thatsachen anführen und ihre Bedeutung für die Descendenztheorie beleuchten. Es sind folgende:

a. Das Factum, dass an einem und demselben, aus einem einzigen Eie hervorgegangenen Thierstocke Individuen von sehr verschiedenem morphologischem Ausbaue sich entwickeln. — Den allbekanntesten Beispielen der Hydroidpolypen (vor Allem der *Hydractinia* und der *Siphonophoren*) reihe ich die Pennatuliden an. Hier hat jeder Stock 1) einen primitiven endständigen Polypen, der, wie ich bei *Pteroides Lacazii* fand (S. die Zusätze), durch Grösse und besondere Gestaltung des Kelches sich auszeichnet, einfach vegetativen Zwecken (d. h. der Bildung des Stockes) dient und dann verkümmert, 2) eine grosse Zahl Nahrung aufnehmender und Geschlechtsorgane erzeugender Individuen mit Tentakeln und 3) eine grosse Menge tentakelloser steriler Individuen, die Zooide, die möglicherweise für die Wasseraufnahme und Abgabe und die Vermittlung besonderer Ausscheidungen bestimmt sind. Bei manchen Gattungen (*Haliscyprum*, *Virgularia*, *Bathypylum*) scheiden sich die sub 2) aufgeführten Individuen nochmals in zwei Gruppen, solche, die Geschlechtsorgane bilden und in sterile Nährthiere, so dass dann im Ganzen viererlei mehr weniger abweichende Formen vorhanden sind. Wenn nun auch keines dieser Individuen jemals von dem Stocke sich ablöst und zu einer selbständigen, als solche sich fort-pflanzenden Form sich gestaltet, so wird doch die Möglichkeit, dass ein solcher Vorgang auch einmal vorkomme,

nicht zu läugnen sein, und gewinnen eben dadurch die polymorphen Thierstöcke eine grosse Bedeutung für die Lehre von der Entwicklung des Thierreiches.

b. Ganz in derselben Weise fasse ich nun auch den Generationswechsel auf und gewinnt derselbe dadurch eine noch höhere Bedeutung, dass bei demselben die von einem sterilen Stocke oder einem geschlechtslosen Individuum (Ammengeneration) durch Knospung erzeugten Geschlechtsindividuen sich ablösen und frei werden. Als ich in meiner ersten Arbeit über die Darwin'sche Theorie besonders auch den Generationswechsel anführte, um darzulegen, dass die unvermittelte Erzeugung einer Thierform aus einer andern doch nicht zu den Unmöglichkeiten gehöre, wendete man mir ein, dass ja hier die fertige Form immer wieder zur primitiven Ammenform zurückkehre und dass daher das Beispiel gerade eher das Gegentheil von dem darthue, was meine Descendenztheorie postulire. Hiergegen ist natürlich nichts zu sagen, es sollte aber auch das Beispiel des Generationswechsels nicht als vollgültiger Beweis dienen, sondern nur an der Hand von Thatsachen lehren, wie möglicherweise eine sprungweise Umbildung eines Geschöpfes in ein anderes geschehen sein könnte. Und dass das Beispiel dies leistet, dabei bleibe ich auch jetzt noch stehen und gebe ich Jedem auf, die Erzeugung einer selbständigen Qualle plausibler zu machen, als ich es durch die Annahme that, dass dieselbe aus einem Hydroidpolypen durch Sprossung entstanden sein könnte. Sollten nun gar die wunderbaren neuen Erfahrungen über geschlechtsreife Medusen (*Carmarina*), die durch Sprossung andere Medusenformen (*Cunina*) liefern, die ebenfalls Geschlechtsorgane entwickeln, in dem Sinne sich aufklären, der mir als der wahrscheinlichste erscheint, dass nämlich nicht nur die Geryonidenform, von der Mecznikow dies nachgewiesen hat (S. oben), sondern auch die Aeginiden-

form aus ihren Eiern Ihregleichen erzeugt, so hätten wir hier den ersten Fall von einer wahren *Generatio heterogenea*, der Erzeugung einer neuen Form aus einer andern

3. Drittens ist zu erwägen, ob nicht ebenso wie Eier, Keime und Knospen, so auch frei lebende Jugendformen von Thieren die Fähigkeit besaßen, eine andere Entwicklung als die typische einzuschlagen.

Eine genaue Würdigung der hier in Betracht kommenden Verhältnisse lehrt, dass die angedeutete Möglichkeit alle Beachtung verdient und zwar aus dem Grunde, weil die Jugendformen vieler Geschöpfe und selbst von solchen, die im Systeme ziemlich weit von einander abstehen, eine grosse Aehnlichkeit miteinander besitzen. Man denke an die Uebereinstimmungen der verschiedenen *Nauplius*- und *Zoöa*-Formen unter den Krustern, an die bei den Wirbellosen weit verbreitete Jugendform der infusorienartigen bewimperten Larven mit einfacher Magenöhle, ferner an die grossen Aehnlichkeiten der Larven verschiedener Acephalengattungen untereinander, an dasselbe Verhältniss bei den Larven der Anneliden, Seesterne, Seeigel, Holothurien, Schnecken, endlich an die geringen Unterschiede der Larven und Raupen der Insekten, ja selbst der fischähnlichen Larven der Amphibien. Unter der Voraussetzung eines allgemeinen Entwicklungsgesetzes könnte es kein Bedenken erregen, auch bei solchen Jugendstadien in ähnlicher Weise, wie es oben von den Eiern angenommen wurde, Wendungen der Entwicklung und Uebergänge in andere Gestalten, als die Mutterform, zu statuiren, was übrigens nicht weiter durch Beispiele belegt werden soll, da vorläufig alle und jede thatsächlichen Anhaltspunkte fehlen.

4. Viertens endlich sei noch, als der letzten Möglichkeit, einer schnellen Umbildung fertiger Geschöpfe in andere gedacht.

Eine solche ist, wie wir schon sahen, bei höheren Formen mit voller Ausbildung der verschiedenen Organe und Systeme in hohem Grade unwahrscheinlich, dagegen hindert nichts bei niederen Formen, die gewissermassen stehengebliebenen embryonalen Stufen entwickelter Geschöpfe entsprechen, an solche Vorgänge zu denken. So steht gewiss nichts der Annahme im Wege, dass die einfachsten Organismen (Moneren, kernhaltige einzellige Wesen) und einfache mehrzellige Wesen, wie Foraminiferen, Polythalamien, Spongien, unmittelbar in andere Formen sich umbildeten, wobei zunächst an Umwandlungen innerhalb des Gebietes der Familie oder Ordnung der betreffenden Organismen zu denken wäre. An wirklichen Thatsachen, die für die Möglichkeit solcher Vorgänge sich verwerthen liessen, sind wir jedoch vorläufig arm, und weiss ich für einmal nur folgende namhaft zu machen.

a. Die von Michlucho-Maclay beobachteten Umwandlungen einer neuen Spongie *Guancha blanca* (Jenaische Zeitschr. Bd. IV.). Doch beruhen hier die Umwandlungen wesentlich auf einer verschieden weit gehenden Verschmelzung von einzelnen Schwammindividuen zu Stöcken oder Colonieen, bei welcher die Einzelwesen nur wenig sich verändern, und kann ich es, wie Leuckart, nicht gerechtfertigt finden, wenn Häckel die verschiedenen Stockformen der *Guancha* selbst unter verschiedene Gattungen bringt. Wäre dem so, würde Eine Guanchacolonie durch Knospenbildung und die späteren Verwachsungen der Knospen so verschiedene Typen erzeugen, so hätte ja Häckel selbst die besten Beweise für meine Entwicklungstheorie erbracht und die Darwin'sche Lehre direct geschlagen.

b. Viel gewichtigere Thatsachen liefert die oben kurz auseinandergesetzte Geschichte der Annelidengattungen *Nereis* und *Heteronereis*, indem hier auf jeden Fall

bestimmte Arten von *Nereis*, die auch mit Geschlechtsorganen vorkommen, in die in Manchem abweichende Heteronereidenform sich umwandeln, die ebenfalls sexuell sich entwickelt. Wäre die Vermuthung von Claparède bewiesen, dass die sich umwandelnden Nereidenindividuen auch Geschlechtsorgane enthalten, die sie jedoch vor der Metamorphose verlieren, so läge hier ein schlagendes Beispiel der Umwandlung einer reifen Form in eine andere vor. Sollten dagegen, was auch möglich ist, nur unentwickelte Individuen von *Nereis* zu Heteronereiden sich gestalten, so würde der Fall sub 3 zu subsumiren sein und als eine unter unbekanntem Verhältnissen eintretende Metamorphose der Jugendform einer Art in eine neue Art erscheinen.

c. Ferner ziehe ich hierher die Geschichte des Axolotl (Siredon). Derselbe erscheint als ein vollendetes Geschöpf und pflanzt sich als solches fort und wandelt sich doch unter gewissen Verhältnissen, ähnlich der Larve eines *Triton* oder Salamanders, mit weit entwickelten, aber noch nicht geschlechtsreifen Individuen in eine neue Form, die Gattung *Amblystoma* um. Möglicherweise liegt hier ebenfalls ein Fall von wirklicher Schöpfung einer neuen Thierform vor; da jedoch die Geschichte des Axolotl noch lange nicht hinreichend erforscht und es auch gedenkbar ist, dass wir es bei ihm, wie beim *Triton alpestris*, mit ausnahmsweise schon im Larvenzustande geschlechtsreif gewordenen Thieren zu thun haben, die sich auch in diesem Zustande fortpflanzen, so erscheint es vorläufig nicht rathsam, auf das bis jetzt Bekannte weitergehende Schlüsse zu bauen. Auf jeden Fall aber darf die Möglichkeit hervorgehoben werden, dass Thiere, die den Larvenformen anderer so sehr gleichen, wie die Gattungen *Proteus*, *Amphiuma*, *Siren*, *Menobranchus*, unter Umständen in höhere Formen übergehen.

Ueberhaupt lässt sich hier die Frage aufwerfen, ob nicht in früheren Perioden Larven der jetzt lebenden Geschöpfe weit verbreitet als selbständige Wesen existirten und unter gegebenen Verhältnissen als solche in andere verwandte Typen sich umwandelten. Vielleicht existiren selbst jetzt noch solche Formen, und möchte ich wenigstens die tentakellose *Protohydra* von Greeff als eine solche bezeichnen. Die frühere Existenz solcher Larvenformen als selbständiger Wesen stehe ich nicht an, als sehr wahrscheinlich zu bezeichnen, womit auch Häckel einverstanden ist, der ja an verschiedenen Orten Larvenformen als Urformen statuirt, wie die *Nauplius*- und *Zoëa*-Form, ohne sich klar zu machen, dass es dann sicherlich näher läge, den *Proto-nauplius* oder die *Protozoëa* in derselben Weise in die höhere Form überzuführen, die bei der normalen Entwicklung der jetzt lebenden Kruster Platz greift, als durch natürliche Züchtung nach Darwin.

An diesem Orte kann auch die merkwürdige Thatsache einer Junge zeugenden Fliegenlarve (Wagner) erwähnt werden, welche wenigstens die Möglichkeit eröffnet, dass auch Insektenlarven einst als selbständige Wesen existirten, um so mehr, wenn man bedenkt, dass die Sprösslinge der fraglichen Larven in den wirklichen Geschlechtsorganen derselben sich bilden (Leuckart, Ganin). Aehnliches hat in neuester Zeit auch O. v. Grimm bei den Puppen von *Chironomus* gesehen.

Neben der im Vorigen auseinandergesetzten unvermittelten oder sprungweisen Umbildung von Organismen ineinander nehme ich nun auch noch II) langsame Umbildungen geringeren Grades an.

Während grössere Umgestaltungen von thierischen Typen, die mit Neubildungen von Organen oder dem Verluste solcher einhergehen, wie wir früher aus der individuellen Entwicklungsgeschichte ableiteten, nur entweder an den einfachsten Thierformen oder durch frühesten embryonalen Stadien (Eier, Keime, Knospen, Larven) höherer Geschöpfe verwirklicht werden können,

was auch in der That die bekannten Thatsachen erhärten, steht nichts der Annahme entgegen, dass unter allen Verhältnissen, bei einfacheren und höheren Thieren, bei Jugendformen und ausgebildeten Geschöpfen, auch Umänderungen geringeren Grades eintreten. Diese Aenderungen würden theils auf die Grössenverhältnisse der schon bestehenden Theile, theils auf die elementäre Zusammensetzung derselben (ihre Elementartheile) sich beziehen, ebenfalls auf inneren gesetzmässigen Vorgängen beruhen und zu Bildungen führen, die im Allgemeinen als individuelle Abweichungen oder als Varietäten zu bezeichnen wären. Uebrigens würden auch diese Umgestaltungen geringeren Grades mehr nur bei niederen Thierformen an ausgebildeten Organismen eintreten und im Allgemeinen, ebenso wie die sprungweisen Umbildungen auf die embryonale Zeit, ja selbst auf die ersten Stadien derselben zu verlegen sein.

Mit dem Gegebenen ist nun Alles erschöpft, was ich über die Grundvorgänge der von mir vertheidigten Descendenzhypothese vorzutragen hatte, und erübrigt nun noch einen Blick auf die Triebfedern der von mir postulirten Umgestaltungen zu werfen. In allen Fällen nehme ich als letzten und Hauptgrund der geschehenden Entwicklung einen inneren, in den Organismen selbst gelegenen an. Wie aber ein jeder Einzelorganismus bei seinem Entstehen die in ihm liegende Fähigkeit zur Entwicklung erst dann verwirklicht, wenn gewisse äussere Vorbedingungen (Stoffzufuhr, Licht, Wärme) dazu kommen, und wie im Laufe seiner Entwicklung, ja das ganze Leben hindurch dieselben Bedingungen auch ferner auf ihn einwirken, so müssen wohl auch bei der Entwicklung des Thierreiches solche äusseren bedingenden Momente von Einfluss gewesen sein, um die ganze Entwicklungsreihe wirklich in's Leben zu rufen und zur Vollendung zu führen. Solche äusseren Momente haben nun auch mannigfach modificirend auf den Entwicklungsgang eingewirkt und wäre keine Descendenzhypothese vollkommen, welche nicht auch diese Verhältnisse in's Auge fasste.

Mannigfache äussere Bedingungen werden, indem sie auf die in gesetzmässiger Entwicklung begriffenen Eier, auf Larven und andere Jugendzustände von Thieren und auf die ausgebildeten Geschöpfe einwirkten, theils progressive, theils regressive Umgestaltungen derselben herbeigeführt haben, die, obschon im Plane des Ganzen liegend und nach inneren Gesetzen sich ausbildend, doch nicht nothwendig alle zur Verwirklichung kommen mussten, eben so wenig als anzunehmen ist, dass auf unserer Erde alle möglichen und gedenkbaren Organismenformen auch in der That verwirklicht sind oder je verwirklicht waren. Als solche äussere Momente von Wichtigkeit ergeben sich vor Allem die Lebensweise (Parasiten und freilebende Thiere, Land- und Wasserthiere), die Nahrung, das Licht und die Wärme. Offenbar haben diese durch äussere Momente bewirkten Veränderungen im Entwicklungsgange der Organismen das Meiste dazu beigetragen, um der Darwin'schen Descendenzlehre Beifall zu verschaffen, indem bei denselben die inneren Vorgänge mehr in den Schatten treten. Es wird jedoch keine besonnene Würdigung der Verhältnisse zu verkennen im Stande sein, dass auch in diesen Fällen keine äussere Einwirkung wirklich etwas schafft oder verändert, sondern dass dieselbe nur auf das innere Bildungsgesetz in dieser oder jener Weise umgestaltend einzuwirken vermag. Meine Grundanschauung ist somit die, dass bei und mit der ersten Entstehung der organischen Materie und der Organismen auch der ganze Entwicklungsplan, die gesammte Reihe der Möglichkeiten potentia mitgegeben wurde, dass aber auf die Entwicklung im Einzelnen verschiedene äussere Momente bestimmend einwirkten und derselben ein bestimmtes Gepräge aufdrückten. Ich vergleiche vom Standpuncte meiner polyphyletischen Entwicklungstheorie aus die Entwicklung des gesammten Thierreiches mit derjenigen vieler reichverzweigter polymorpher Thierstöcke, von denen jeder von einem gleichartigen Anfangspuncte an und in einer im Grossen und Ganzen gleichartigen Entwicklungsbahn langsam

und successiv immer neue und höher organisirte Generationen hervorbrachte, deren Individuen unter dem Einflusse mannigfacher äusserer Einwirkungen in vielfach eigenartiger Weise sich entfalteten, ohne damit dem Grundplane des Ganzen untreu zu werden.

B. Zur Entwicklungsgeschichte des Pennatulidenstammes.

I. Die typische Gestaltung der Pennatuliden und ihre Verwandtschaften.

1. Morphologie der Pennatulidenindividuen.

Jeder Pennatulidenstock enthält mindestens zweierlei verschiedene Individuen, die Geschlechtsthier und die Zooide. In einzelnen Fällen scheiden sich die ersteren wieder in zwei Arten, sterile, verdauende Polypen mit Tentakeln und Geschlechtsthier ohne Tentakeln. Da jedoch die letzteren Jugendstadien der ersteren entsprechen und auch z. Th. wirklich zu solchen sich entwickeln, so ist es nicht nöthig, dieselben besonders zu besprechen.

Ein jeder ausgebildete tentakelführende Polyp stellt eine cylindrische Röhre dar, deren eingestülptes Mundende einen kürzeren inneren Schlauch, den sogenannten Magen, bildet, dessen Innenfläche von einer Fortsetzung des äusseren Epithels ausgekleidet ist. Das hintere offene Ende dieses Schlauches, der möglicherweise vor Allem als Ingestionsröhre (Schlund) wirksam ist und wenig mit der Verdauung zu thun hat, führt in einen weiten Raum, die sogenannte Leibeshöhle, richtiger verdauende Höhle oder Darmhöhle genannt, ¹⁾ die sowohl den

¹⁾ Mit Noschin, Kowalewsky und Semper (s. Leuckart's Jahresber. v. 1868 und 1869. pg. 270 und folgd.) bin ich der Ansicht, dass die Coelenteraten keine eigentliche Leibeshöhle besitzen, vielmehr ihre inneren Höhlungen mit allen ihren Ausläufern als verdauende Cavität anzusehen sind.

Magen oder Schlund umgibt, als auch den hinteren Abschnitt des Polypenleibes einnimmt und, wie bekannt, verschiedenen physiologischen Leistungen dient. Der den Magen umgebende perigastrische Raum wird von acht von der Leibeswand und dem Peristom ausgehende und an den Magen angeheftete Scheidewände (Septa) in acht Fächer eingetheilt, die in der Regel ganz von einander getrennt sind und nur in seltenen Fällen durch Oeffnungen in den Scheidewänden untereinander zusammenhängen (*Virgularia*).

An der oralen Seite stehen die perigastrischen Fächer in offener Verbindung mit den Tentakeln, die als hohle Ausläufer des Peristoms, d. h. des den Mund unmittelbar umgebenden Theiles der Leibeswand anzusehen sind. Nach der entgegengesetzten Seite öffnen sich die genannten Fächer in den hinteren Abschnitt der Leibeshöhle oder den hypogastrischen Raum, an dessen Wänden Fortsetzungen der acht Septa als mehr weniger weit vorspringende Falten (Septula) bis zu seinem unteren Ende herablaufen, so dass der ganze Raum, wenn auch unvollkommen, doch in zwei Theile, eine mittlere gemeinschaftliche Höhle und acht peripherisch gelegene Rinnen zerfällt. Bei einigen Gattungen (bei *Renilla*, *Funiculina* und *Protoptilum*) entsendet auch dieser Theil der Leibeshöhle hohle, aber einfache Ausläufer, die ohne Ausnahme in den Spitzen der Polypenkelche eine unveränderliche Lage haben, mögen die Polypenleiber hervorgestülpt oder zurückgezogen sein, und daher Kelchfühler heissen können.

Die Länge der hypogastrischen Cavität wechselt bei den verschiedenen Familien. Kurz bei den Renilliden und Veretilliden und an die Verhältnisse der Gorgoniden erinnernd, wird dieselbe bei den Virgularien länger und erreicht bei den Pennatuliden die grösste hier vorkommende Entwicklung, so dass Verhältnisse entstehen, die an die der Alcyoniden erinnern.

Die Septula des hypogastrischen Raumes tragen an ihren Rändern eigenthümlich verdickte und oft der Länge nach wellen-

förmig gefaltete Epithelialsäume von zweifelhafter Bedeutung (Secretionsorgane für Magensaft ? Galle ? Harn ?), die sogenannten Mesenterialfilamente, die zweckmässiger die Epithelialwülste hiessen. Ohne Ausnahme sind zwei dieser Säume schmaler und länger und laufen als schmale lange Epithelialwülste meist beide bis in den Grund des hypogastrischen Raumes herab. Andere Male endet einer dieser Wülste früher als der andere (*Halisceptrum*). Die anderen sechs Epithelialwülste sind dick und kurz und meist gleich lang, doch können zwei dieser kurzen dicken Epithelialwülste kürzer sein, als die vier anderen.

Die Geschlechtsorgane entstehen an den Fortsetzungen der Septula, die die kurzen dicken Epithelialwülste tragen, an allen oder nur an zweien oder viere derselben. Ohne Ausnahme sind die Geschlechter nicht nur bei den Einzelthieren, sondern selbst bei den Stöcken getrennt und bestehen die Geschlechtsorgane aus vielen einzelnen, im reifen Zustande gestielten Kapseln, von denen jede ein Ei enthält oder mit Samenkörpern gefüllt ist.

Bei allen Pennatuliden entwickeln sich von dem hypogastrischen Raume aus die sogenannten Gefässe oder Ernährungskanäle, die nichts anderes sind als Fortsetzungen dieser Cavität und ihres Epithels in die bindegewebige Leibeswand hinein. An den letzten Enden verlieren diese Gefässe ihr Lumen und erscheinen einfach als verästelte und anastomosirende Epithelialstränge.

Von anderweitigen Organen sind noch die Muskeln und die Polypenkelche zu erwähnen. Erstere finden sich in Gestalt einer inneren Muskelhaut in der Leibeswand, den Tentakeln und am Magen und als *Retractores* und *Protractores polyporum* in den Septula und Septa der Leibeshöhle, ferner als eine äussere Muskelhaut an den Tentakeln und manchmal auch an den Polypenkörpern selbst.

Bezüglich auf ihre Bewegungen und die Lagerung kann

man an allen Pennatulidenpolypen einen oberen vorstreckbaren und einen unteren ruhenden Abschnitt unterscheiden, von denen der erstere die Magengegend und die obere Hälfte des hypogastrischen Abschnittes umfasst und in den letzteren zurückgezogen werden kann. Der untere Abschnitt steckt entweder in dem gemeinschaftlichen Sarcosoma des Stockes drin (Renilliden, Veretilliden), welches dann wie besondere Höhlungen, die sogenannten Polypenzellen oder Polypenbecher, für denselben ausgegraben enthält, oder es ist dieser Theil, wenn auch äusserlich gelegen, mit den gleichnamigen Abschnitten anderer Polypen verwachsen (Pennatuliden mit Blättern), oder endlich erscheint derselbe frei oder fast frei (*Funiculina*, *Protoptilum*). In den letzten beiden Fällen ist die Verbindung der zwei Abschnitte entweder so, dass der eine Theil ganz unmerklich in den andern übergeht, oder es findet sich eine schärfere Abgrenzung und erscheint der untere Theil als freier Kelch oder Becher, an dessen Rand meist spitze Hervorragungen sich finden.

So viel von den ausgebildeten Polypen der Pennatuliden. Die zweite Art von Individuen oder die Zooide stimmen in vielen Punkten mit den gewöhnlichen Individuen überein, und hebe ich nur die Unterschiede hervor. Dieselben beruhen auf Folgendem:

- a. Besitzen die Zooide keine Tentakeln.
- b. Haben dieselben nie mehr als zwei Epithelialwülste, die den langen schmalen Epithelialwülsten der Geschlechts-thiere entsprechen, und scheinen in bestimmten Fällen selbst diese Wülste zu fehlen.
- c. Ermangeln die Zooide der Geschlechtsorgane.
- d. Sind die hypogastrischen Abschnitte ihrer Leibeshöhlen meist wenig entwickelt und können selbst ganz rudimentär sein und sofort in anastomosirende Kanäle übergehen, die als Gefässe zu deuten sind.

Die typische Anordnung der besprochenen Organe der Einzelthiere anlangend, so hat man, wie bekannt, lange Zeit alle

Corallenthiere (*Anthozoa*, *Cnidaria*) überhaupt und so auch die Pennatulidenindividuen als ausgezeichnet radiär gebaute Thiere angesehen, und folgt selbst noch Häckel in seiner generellen Morphologie (I. pg. 468; II. pg. LIII—LV.) und seiner natürlichen Schöpfungsgeschichte (1. Aufl. pg. 399) dieser Auffassung. Es sind jedoch schon seit längerer Zeit eine Reihe von Thatsachen bekannt geworden, die wenigstens bei den *Actiniden* für eine andere Deutung sprechen, wie vor Allem die länglichrunde Form der Mundöffnung, die einfachen oder doppelten Magenvülste und die von Semper beschriebene Actinidenlarve mit einfachem Wimpersaume (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII). Hat man schon in diesen Thatsachen mit Recht bestimmte Anzeichen einer bilateralen Symmetrie gefunden, so ist nun das, was mir die Untersuchung der Pennatuliden ergeben und was Rötteken bestätigt und auch auf die Actiniden ausgedehnt hat, ganz durchschlagend und lässt sich jetzt mit Bestimmtheit sagen, dass die Polypen wahrscheinlich aller Corallenthiere entschieden bilateral gebaute Thiere sind und eigentlich merkwürdig wenig Anzeichen eines radiären Typus haben.

Die bei den Pennatuliden gefundenen Thatsachen sind folgende :

1. Die Mundöffnung ist stets eine Längsspalte, deren grosser Durchmesser in der dorso-ventralen Medianebene liegt, und stehen auch die Tentakeln so um dieselbe herum, dass sie in eine rechte und linke Abtheilung zerfallen. Dasselbe gilt von den bindegewebigen mittleren Lamellen der Septa und Septula.
2. Ist die Vertheilung der *Musculi protractores* und *retractores polyporum* auf den Septa der perigastrischen Fächer so, dass jeder Polyp durch eine mitten durch das dorsale und ventrale Fach gelegte senkrechte Medianebene (s. Fig. 198) in zwei symmetrische Hälften zerfällt wird, die, auf einander gelegt, sich vollkommen decken.
3. Dieselbe bilaterale Anordnung zeigen die Epithelialwülste

der *Septula*, indem dieselben nicht am freien Rande der *Septula* allein, sondern auch noch an Einer Fläche derselben ansitzen und ebenso angeordnet sind, wie die *Musculi protractores* (Fig. 198).

4. Eine fernere Abweichung vom radiären Typus zeigt sich darin, dass bei den mit Tentakeln versehenen Individuen ohne Ausnahme zwei Epithelialwülste lang und schmal sind, die andern sehr kurz und dick.
5. Bei den Zooiden fehlt die bilaterale Symmetrie ebenfalls nicht, indem dieselben in den häufigen Fällen, in denen sie Epithelialwülste besitzen, nur zwei solche haben, die den langen schmalen Wülsten der andern Individuen entsprechen.
6. Die Geschlechtsorgane entwickeln sich nie an allen acht *Septula*, sondern nur an den sechsen, die die kurzen dicken Epithelialwülste tragen, und häufig auch nicht einmal an allen diesen, sondern nur an vieren oder selbst nur zweien derselben.
7. Die Stellung der *Septula* im hypogastrischen Abschnitte der Leibeshöhle entspricht entweder derjenigen der *Septa* am Magen, oder weicht selbst noch mehr vom radiären Typus ab, indem oft (*Pennatuliden*) die *Septa* in sehr ungleichen Abständen stehen.

Allem diesem zufolge kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Polypen der *Pennatuliden* trotz des Anscheines eines radiären Typus ganz entschieden bilateral-symmetrisch gebaute Thiere sind.

Anschliessend an diesen Nachweis könnte nun noch die Frage besprochen werden, ob die Polypen der Corallenthier aus hintereinander liegenden Theilstücken oder Gliedern (Metameren, E. Häckel) bestehen oder nicht, welche Häckel ohne Weiteres und zwar für alle Coelenteraten bejaht hat (Gener. Morphol.) Da jedoch weder aus der Entwicklungsgeschichte, noch aus dem Baue der fertigen Thiere irgend eine Thatsache vorliegt, welche

für die Annahme mehrerer Glieder spräche und die von Häckel vorgebrachten Gründe theils nicht entscheidenden Aeusserlichkeiten (Ringelung, äussere Querfurchen) entnommen, theils logisch kaum berechtigt sind (die Gliederung der Axe bei Isis wird als Beweis für die Gliederung der Einzelthiere aufgeführt!), so finde ich keine Veranlassung auf eine Discussion dieser Frage einzugehen, und nehme ich bis auf Weiteres an, dass die Polypen der Corallenthiere keine gegliederten Geschöpfe sind.

2. Morphologie der Pennatulidenstöcke.

Die Pennatulidenstöcke zeigen, wie viele Gorgoniden- und Alcyonidencolonien die Eigenthümlichkeit, dass die Einzelthiere an denselben im Ganzen nur eine geringe Selbständigkeit besitzen und mit ihren Leibeswänden mehr weniger zu einer gemeinsamen Masse, dem *Sarcosoma*, verschmolzen sind.

Der typische Bau dieser Stöcke ist ohne Kenntniss ihrer Entwicklung nicht zu verstehen, und bemerke ich daher vor Allem, dass der erste aus dem Embryo hervorgehende Polyp, den ich den Haupt- oder axialen Polypen nenne, wahrscheinlich nicht überall in derselben Weise sich verhält. Bei den Einen Formen, wie bei den *Veretilliden*, scheint derselbe sich zu erhalten und später, wie die secundär aus ihm entstandenen Individuen, einfach als Geschlechtsthier zu wirken. Bei andern Abtheilungen dagegen, wie bei den *Pennatulaceen* und *Renillaceen*, verkümmert der axiale Polyp schon früh und stellt gewissermassen ein rein vegetatives Individuum dar, dessen Function erlischt, sobald eine gewisse Zahl secundärer Einzelthiere gebildet sind. Sei dem wie ihm wolle, so bilden sich auf jeden Fall die späteren Einzelthiere als seitliche Knospen an dem ersten Polypen, und beruht auf einer fortgesetzten solchen Knospenbildung wesentlich die Entstehung der ganzen Colonie. Doch können später auch Theilungen der bereits gebildeten Polypen in untergeordneter Weise mit eingreifen, wie sie bei *Halisceptrum* und den Zooiden von *Funiculina* und der *Renillaceen* von mir beobachtet wurden.

Anmerkung. Die Stockbildung der Pennatuliden ist bis jetzt noch gar nicht untersucht worden, doch finde ich bei Leuckart (Polymorphismus, 1851 pag. 25) folgende bemerkenswerthe Andeutung:

„In diesen Thierstöcken (den Hydroidpolyphen) sind es also besondere Einzelthiere, die ausschliesslich als Stamm oder Axenbildend erscheinen, vor den übrigen die Erscheinungen des vegetativen Lebens vermitteln. Freilich sind diese Individuen hier fast noch in keinerlei Weise ausgezeichnet, sondern blosser Ernährungsthiere mit der weitem Aufgabe der Knospenbildung. Wie es scheint, gibt es aber auch andere Thierstöcke, die — wie die Fichten (A. Braun, Ersch. d. Verjüngung in der Natur S. 35) — solche rein vegetativen Individuen enthalten, an denen die übrigen Einzelthiere hervorknospen, während sie selbst zu Stamm und Knospen auswachsen, ohne jemals bei irgend welchen anderweitigen Leistungen sich zu betheiligen. Es ist namentlich die merkwürdige Gruppe der Halopteriden oder Seefedern, die ich hier im Auge habe, bei denen wohl einstens die Entwicklungsgeschichte die Wunder dieser Bildung erhellen wird.“

Wie man sich erinnern wird, habe ich bei einem jungen *Pteroesides Lacazii* (S. St. 178 Fig. 214, 215) wirklich ein solches rein vegetatives Individuum gefunden und möchte aus dieser Beobachtung sich ergeben, dass alle Pennatuliden, die an den oberen Enden der Stöcke keine entwickelten Polypen, sondern entweder ein freies Ende des Kieles oder verkümmerte Blättchen zeigen, ursprünglich einen solchen axialen Polypen besaßen und denselben später verloren. Dagegen ist es vorläufig noch nicht als ausgemacht anzusehen, dass alle Pennatuliden in diese Kategorie fallen, indem bei den Veretilliden auch am obersten Theile des Kolbens überall gut entwickelte Individuen vorzukommen scheinen. Die Entwicklungsgeschichte wird auch hier vollgültige Thatsachen liefern, immerhin kann jetzt schon darauf aufmerksam gemacht werden, dass bei *Kophobelemnon stelliferum*, welches ebenfalls oben voll ausgebildete Polypen besitzt, doch früher ein axialer Polyp dagewesen zu sein scheint, wie eine von Asbjörnsen gegebene Figur lehren möchte. Freilich hat diese Art auch ein freies oberes Ende des Kieles, das bei *Veretillum* fehlt.

Die Stöcke der Pennatuliden zeigen, mit Bezug auf die Anordnung der Polypen an denselben, theils eine bilaterale Symmetrie, wie die Renillaceen und Pennatuleen, theils einen radiären Typus, wie die Veretilleen, theils eine Mittelform

(*Kophobelemnoniaceae*). Wahrscheinlich sind alle jüngsten Stockformen bilateral-symmetrisch und entwickelt sich der radiäre Typus erst im Laufe der Entwicklung, wie sich daraus vermuthen lässt, 1) dass der Vorläufer des ganzen Stockes, der axiale Polyp, bilateral-symmetrisch ist, und 2) dass auch die radiären Stöcke fast ohne Ausnahme im Innern, in der Form der Hauptkanäle und zum Theil auch der Axe, bilateral-symmetrisch sind. Hie und da scheint freilich, wie im Stiele von *Veretillum* (s. Fig. 196), auch hier eine Zusammensetzung aus 4 Segmenten bestimmt ausgeprägt zu sein, allein auch bei dieser Gattung ist wenigstens im Kiele das Innere bilateral symmetrisch. Will man übrigens das Typische in der Anordnung der Individuen an den Pennatulidenstöcken richtig auffassen, so muss man auch die Zooide oder unentwickelten Polypen mit in die Betrachtung ziehen, und ergibt sich dann, dass die Kluft zwischen den bilateralen und den radiären Stöcken nicht so gross ist, als sie auf den ersten Blick erscheint. So haben viele *Pteroidinen* Zooide in der dorsalen Mittellinie; die *Pennatuliden* zeigen solche ohne Ausnahme sehr entwickelt an der Ventralseite, ebenso *Kophobelemnon*.

Weiter ist über die Stellung der Polypen der Pennatuliden zu bemerken, dass dieselben an den bilateral-symmetrischen Stöcken ohne Ausnahme alterniren, welche Anordnung auch da beobachtet wird, wo die Polypen jederseits in Querreihen oder auf Blättern stehen. Die einfachste Form, bei der jede Seite des Kieles nur Eine Reihe von Polypen trägt, geht dadurch in eine verwickeltere über, dass an der Dorsalseite eines jeden Polypen neue Individuen hervorknospen. So entstehen kürzere oder längere Querreihen, welche, wenn auch das *Sarcosoma* des Kieles mit hervowächst, in Blätter sich umgestalten. Bei den Stöcken mit radiärem Typus ist eine Anordnung der Polypen in Querreihen und ein Alterniren der Reihen nicht zu erkennen, doch zeigen die Verhältnisse von *Kophobelemnon* und vor Allem von *Sclerobelemnon*, dann auch die von *Funiculina*

quadrangularis, in welcher Weise aus einfachen Reihen eine mehr weniger allseitige Besetzung des Kieles mit Polypen sich hervor-bilden kann.

Weniger leicht als bei den Polypen ist bei den Zooiden eine bestimmte Stellung zu erkennen. Bei den Pennatuliden scheinen dieselben wesentlich in vier Längszonen aufzutreten, die den Hauptkanälen im Kiele entsprechen, als dorsale, laterale und ventrale, ob auch in regelmässigen Quer-reihen steht dahin. Die lateralen Zooide stehen ursprünglich immer zwischen den Blättern, können dann aber, wie bei den Pennatuleen, im Laufe der Entwicklung auf die Blätter selbst gelangen (Siehe oben die Beschreibung eines jungen *Pteroeides Lacazii*). Bei den Veretilliden entwickeln sich die Zooide an den oberflächlichen Längskanälen des Kieles und bei den Renilla-ceen an den Polypenzellen und folgen in ihrer Anordnung den genannten Theilen.

Zum inneren Baue der Pennatulidenstöcke übergehend, ist zuerst zu erwähnen, dass dieselben alle im Kiele und Stiele zwei bis vier durch Septa getrennte Längskanäle von der phy-siologischen Bedeutung grösserer Ernährungskanäle enthalten. Nur zwei solcher Kanäle kommen den Renillaceen zu, während alle andern Pennatuliden im Stiele deren vier besitzen, von denen jedoch in manchen Fällen die zwei lateralen etwas vor dem untersten Ende aufhören. Im Kiele sind hier wohl überall anfangs vier Kanäle zu finden, doch enden die lateralen Kanäle sehr häufig schon weit unten und gehen wahrscheinlich nie bis zum allerobersten Ende, wo in gewissen Fällen selbst Einer der dorso-ventralen Räume sich verliert. Diese Hauptkanäle stehen mit den Leibeshöhlen der Polypen entweder in unmittelbarer oder durch Gefässe vermittelter Verbindung und ebenso erstrecken sich von ihnen aus Gefässe in alle Theile der Axen-gebilde der Stöcke, die keine Polypen tragen, von denen am Stiele eine äussere Lage von Längsgefässen und eine innere Lage von Quergefässen typisch sind und bei keinem Stocke fehlen, Kanäle,

die auch an den polypenfreien Stellen des Kieles sich finden, aber hier mehr weniger verkümmert sind, so dass namentlich oft die Ringgefäße mangeln. Mit allen diesen grösseren Gefässen hängen dann allerwärts feinere und feinste Ernährungsgefäße zusammen, die fast alle bindegewebigen Theile durchziehen.

Viele Pennatulidenstöcke enthalten im Centrum von Kiel und Stiel, da wo die 4 Septa der Hauptkanäle zusammenstossen, eine harte Axe, die als verkalkte Binde substanz anzusehen ist und eine besondere, mit dem bindegewebigen Theile der Septa zusammenhängende Scheide besitzt. Am unteren Ende des Stieles geht die Axe verschmälert, weich und meist hackenförmig umgebogen aus und endet mit ihren Septa gewöhnlich frei in einem der dorso-ventralen Kanäle, während zugleich eine neue Scheidewand in Verbindung mit zweien der früheren auftritt, welches von mir sogenannte *Septum transversale* das unterste Ende des Stieles in zwei Kanäle, einen dorsalen und ventralen, sondert. Seltener (Veretilliden) entwickeln sich in der ganzen Länge des eben genannten Septum zwei neue laterale Kanäle innerhalb der Stielwand, welche so weit werden können, dass auch das unterste Ende des Stieles vier nahezu gleich weite Kanäle enthält. — Das obere Ende der Axe ist in der Regel mehr abgerundet und verdickt, andere Male aber auch zugespitzt und dünn und liegt meist in der Vereinigungsstelle der Septa der Hauptkanäle. In selteneren Fällen wird dasselbe wie unten frei, kommt in einen neugebildeten Hohlraum zu liegen und erhält faltige muskulöse Septa (Fig. 7).

Am Stiele und Kiele der Pennatulidenstöcke finden sich auch besondere Muskellagen. Dieselben liegen an der Wand aller grösseren Ernährungskanäle und sind besonders an den Längs- und Querkanälen der Stielwand entwickelt, kommen aber auch in vielen Fällen in den Septa und in den Wandungen der 4 Hauptkanäle vor. Bei manchen Gattungen zeigen die Muskeln der Ringgefässlage am oberen Stielende eine besondere Entwicklung und bilden einen *Sphincter pedunculi*, der wahr-

scheinlich vor Allem für die Bewegungen des Stiels beim sich Einbohren desselben in den Schlamm des Meeresbodens von Wichtigkeit wird. — Am Kiele fehlen diese Muskeln an den Hauptkanälen und den grösseren Kanälen der oberflächlichen Lagen ebenfalls nicht, sind jedoch ohne Ausnahme viel weniger entwickelt als im Kiele.

Die Blätter der Pennatuliden bestehen im Allgemeinen aus zwei Hautlagen und den Polypenzellen. Sind dieselben niedrig und mit einer geringeren Zahl randständiger Polypen versehen, so verlaufen die genannten Zellen getrennt eine neben der andern durch das ganze Blatt bis zu seiner Anheftungsstelle, wo sie dann abgerundet enden. Ist das Umgekehrte der Fall, so vereinigen sich die Leibeshöhlen mehrerer oder vieler Polypen untereinander zu weiteren Hauptkanälen und dasselbe geschieht, wenn die Polypen am Blattrande gehäuft und auch an beiden Flächen vorkommen. Ein solches Verhalten, das bei keiner Veretillide und Renillacee vorkömmt, und auch bei den Virgularien meist fehlt, erinnert an die Alcyoniden, bei denen das Zusammenmünden von vielen Polypen in Einen gemeinsamen Hauptkanal Regel ist. Uebrigens stehen auch einfach nebeneinander liegende Polypenzellen, mögen dieselben im weiteren Verlaufe zu Hauptkanälen sich vereinigen oder nicht, in vielen Fällen durch engere und weitere Oeffnungen untereinander in Verbindung und solche Oeffnungen mangeln auch gewissen Gattungen nicht, die der Blätter ganz entbehren (*Styloblemnon*).

3. Histologie der Pennatulidenindividuen und Pennatulidenstöcke.

Die Polypen der Pennatuliden bestehen dem feineren Baue nach wesentlich aus 3 Lagen 1) dem äusseren Epithel oder *Ectoderma*, 2) einer mittleren Bindesubstanzlage, *Mesoderma*, und 3) einem inneren Epithel, *Entoderma*. Hierzu gesellen sich überall: noch Muskellagen. Die innere Muskelhaut liegt zwischen *Entoderma* und *Mesoderma* und besteht wesentlich aus queren Elementen, zu denen an den Septa

und am Magen auch longitudinale Fasern sich gesellen, die an den ersteren in Gestalt von acht bilateral-symmetrisch angeordneten Zügen auftreten. Ob die zum Theil quer, zum Theil longitudinal verlaufenden, ebenfalls bilateral-symmetrischen acht *Protractores polyporum* als Abkömmlinge der Querfasern anzusehen sind, oder eine besondere Muskelgruppe bilden, steht dahin, und ebenso ist es noch zweifelhaft, welche Deutung den noch nicht genau genug verfolgten Muskelfasern des Magens zu geben ist, die ihrer Lage zwischen *Entoderma* und *Mesoderma* zufolge zur innern Muskelhaut gehören.

Eine äussere Muskelhaut mit fast ausschliesslich longitudinalen Elementen findet sich ohne Ausnahme an den Tentakeln und ihren Fiedern zwischen dem *Ectoderma* und *Mesoderma*, kann aber auch an den oberen Theilen des Polypenleibes vorkommen.

Nervöse Elemente sind bis jetzt bei den Pennatuliden nicht gefunden, doch ist es wohl mehr als wahrscheinlich, dass dieselben nicht fehlen, und wird in erster Linie in der innern Muskelschicht nach denselben zu suchen sein.

Die Stöcke der Pennatuliden haben als Grundlage reichliche Entwicklungen der mesodermatischen Schicht, in der auch die Hartgebilde, die Kalkkörper und die Axe, sich entwickeln. Von aussen bekleidet dieselben das *Ectoderma* und alle innern Höhlen, bis zu den feinsten herab, sind von Fortsetzungen des *Entoderma* der Polypen ausgelegt. Von Muskeln kommen hier nur innere vor, die an allen grösseren Hohlräumen zwischen dem *Mesoderma* und *Entoderma* ihre Lage haben. Beachtenswerth ist, dass dieselben hier fast ohne Ausnahme longitudinale sind, doch habe ich in seltenen Fällen, an kleineren Gefässen von *Pavonaria*, auch transversale Muskelfasern gefunden.

Das *Ectoderma* besteht aus einer einfachen Lage cylindrischer Zellen, die, wie es scheint, nirgends Pigment, wohl aber häufig Nesselorgane enthalten und auch Flimmerung zeigen können. Leider geben meine an Spiritusexemplaren angestellten

Untersuchungen weder über die Formen und das Vorkommen der Nesselorgane, noch über die Verbreitung der Flimmerung genügenden Aufschluss, und kann ich nur so viel sagen, dass, wie es scheint, die Mägen der Zooide und Polypen ausnahmslos Wimperepithel besitzen.

Beim *Entoderma* scheint da, wo dasselbe grössere Höhlen auskleidet, Flimmerung Regel zu sein, ebenso können auch Nesselorgane in demselben vorkommen (*Kophobelemnon*), deren Verbreitung jedoch noch genauer zu prüfen ist. Sehr häufig sind die Entodermzellen Sitz von Pigment- und Fettkörnchen, auch können dieselben Kalkkörperchen von Otolithenform in sich erzeugen (*Virgulariæ*, *Renillaceæ*, *Veretillidæ*).

Das *Mesoderma* zeigt mit Bezug auf seine Hauptmasse alle Abstufungen vom ganz Homogenen bis zum entschieden Fibrillären, und ist mit Hinsicht auf sein chemisches Verhalten noch nicht näher untersucht. Ursprünglich zellenfrei kann dasselbe in selteneren Fällen eine verschiedene Menge von Zellen aufnehmen, welche nach meinen an *Halipteris* und *Pavonaria* angestellten Beobachtungen nichts als abgelöste Theile der Gefässe sind und somit genetisch mit dem *Entoderma* zusammenhängen. In dieser oder jener Form kann das Mesoderm als Bindesubstanz angesehen werden, deren Entwicklung wahrscheinlich mit der Ectodermschicht zusammenhängt.

Die Gefässe sind von Entoderm ausgekleidete Lücken des *Mesoderma*, von denen zwei Formen sich unterscheiden lassen. Die grösseren oder ächten Gefässe sind offene Röhren, die nur durch die geringere Weite von den grossen Hohlräumen der Stöcke, den Leibeshöhlen der Polypen und den vier Hauptkanälen, abweichen. Die engeren und engsten Gefässe dagegen sind solide Stränge von Entodermzellen, die, wenn sie auch zur Fortleitung von Flüssigkeiten im *Mesoderma* wenig geeignet erscheinen, doch wesentlich als vegetative Organe fungiren und die Ernährung des *Mesoderma* in ähnlicher Weise vermitteln möchten, wie die Zellen in der

Bindesubstanz der höheren Geschöpfe. Die grösseren dieser Entodermstränge bestehen aus mehreren Reihen von Zellen und sind platt oder cylindrisch, wogegen die feinsten Stränge oder das, was ich früher capilläre Ernährungsgefässe nannte, nur aus einer einfachen Zellenreihe bestehen und zuletzt in Netze spindel- und sternförmiger Zellen übergehen, die, wenn nicht ihre Verbindung mit den dickeren Entodermsträngen und den wirklichen Gefässen feststände, ohne Weiteres als Netze von Bindesubstanzzellen gedeutet werden könnten, denen sie, wenn auch nicht anatomisch, doch durch ihre physiologische Bedeutung gleichstehen.

In Betreff der noch nicht genug sichergestellten Ausmündung feinerer Gefässe an der Oberfläche der Stöcke und der Mündungen der Hauptkanäle vergleiche man das St. 30 und 48 von *Pteroides* Bemerkte und die Angaben über *Renilla*.

Das Muskelgewebe der Pennatuliden ist überall ganz und gar unvermischt mit anderen Geweben und besteht aus kürzeren oder längeren Spindeln, in denen wenigstens an manchen Orten deutlich Kerne wahrgenommen werden. Ich kann jedoch nicht verhehlen, dass ich in andern Fällen vergeblich nach Kernen gesucht und mache ich namentlich auf die zarte äussere Längsmuskellage der Tentakeln aufmerksam, die aus nichts als aus kurzen kernlosen Fäserchen zu bestehen scheint, wie bei den Hydroidpolypen. In Betreff der Anordnung der Muskelfasern ist zu bemerken, dass sie entweder in einfacher Lage Häute bilden oder dickere Massen darstellen, die dann häufig wie aus vielen Lamellen zusammengesetzt erscheinen. Nicht selten gehen aber auch in solchen Fällen dünne Blätter von Bindesubstanz zwischen die Muskelfasern hinein und scheiden dieselben in Blätter.

In Betreff der Kalkkörper und der Axe verweise ich auf das früher Bemerkte (S. 42) und füge nur noch bei, dass die ersteren zwei typische Formen zeigen, nämlich die von glatten einfachen Körpern und von dreikantigen Stäben und Nadeln,

von denen die ersteren einfach an Concretionen erinnern, die letzteren dagegen die Krystallform des kohlensauren Kalkes als Typus zu besitzen scheinen. (S. m. *Icones histiologicae* S. 131).

Die Geschlechtszellen der Pennatuliden (Eier- und Samenzellen) sind auf die Zellen der Entodermstränge zurückzuführen und stehen auf jeden Fall mit den Zellen des Ectoderm in keinem Zusammenhange.

4. Entwicklung der Pennatuliden und Pennatulidenstöcke.

Die bis jetzt vorliegenden Erfahrungen über die Entwicklung der Pennatuliden sind so lückenhaft, dass es nicht möglich ist, ein einigermaßen befriedigendes Bild von derselben zu entwerfen, noch auch die vorhandenen Mängel durch Vermuthungen auszufüllen.

Die ersten Veränderungen der befruchteten Eier sind unbekannt. Flimmernde Larven von länglicher Gestalt (*Planulæ*) sah schon vor Jahren Grant (*The Edinburgh Journal of Science* 1829, und *Frör. Not.* Bd. XXIV. pg. 247), in späterer Zeit Dalyell (s. die 2. Abth. bei *Virgularia*) und beobachtete auch D., dass dieselben später sich festsetzten und Tentakel trieben. Ob alle acht Tentakel zugleich auftreten oder einige vor den andern, darüber meldet Dalyell nichts, wohl aber beschreibt er an ganz jungen Larven schon einen Magen und 4 Organe, welche vom unteren Ende desselben ausgingen (Septula? Mesenterialfilamente?).

Ausserdem haben wir noch die kurze Angabe von Fritz Müller, der zufolge junge Renillen einfache Polypen ohne Kalknadeln sind mit einem Septum im Stiele.

Diese spärlichen Thatsachen kann ich durch einige wenige bei der Untersuchung der ausgebildeten Stöcke gemachte Beobachtungen ergänzen. Es sind folgende:

1. Entstehen die Mägen der Zooide von *Halisceptrum* durch eine Einstülpung von aussen (S. 161).

2. Haben auch die jüngsten Polypenanlagen an den rudimentären Blättchen von *Halisceptrum* schon acht Septa.
3. Treten an den Polypenanlagen von *Halisceptrum* die zwei langen schmalen Epithelialwülste (Mesenterialfilamente) lange vor den andern auf.

Aus diesen Thatsachen zusammengehalten mit den Erfahrungen von Cobbold (Ann. of nat. hist. 1853 Vol. XI. pg. 122 Fig. 1—6) und Kowalewsky (Göttinger Nachr. 1868 Nr. 7 pg. 157) über die Entwicklung der Actinien lässt sich folgender Gang der Entwicklung für die Pennatuliden als der wahrscheinlichste hinstellen.

Nach der wohl sicher auch hier vorkommenden Furchung des Eies bildet sich eine flimmernde aus Einer Zellschicht bestehende Blase, deren eine Hälfte dann in die andere sich einstülpt (Kowalewsky). Die Höhle dieser secundären Blase, deren Mündung sich verengt, ist die fälschlich sogenannte Leibeshöhle der Polypen, besser die eigentliche Darmhöhle, und die sie auskleidende Zellenlage das Entoderm, während die äussere Begrenzungsschicht das Ectoderm darstellt. Der sogenannte Magen, besser der Schlund, bildet sich durch Einbiegung der Ränder der Mündung der secundären Blase, an welcher Ectoderm und Entoderm Antheil nehmen (Cobbold l. c., Fig. 4 u. 5, Kowalewsky) und ist demnach die untere Oeffnung des Schlundes gleich der ursprünglichen Mündung der secundären Blase und die innere Auskleidung des Schlundes Ectoderm, während der äussere den perigastrischen Fächern zugewandte Zellenbeleg desselben dem Entoderm angehört. Die Septa und Septula sind Falten des Entoderm und entstehen wahrscheinlich alle zugleich (ich), dagegen bilden sich in erster Linie nur an zweien derselben Verdickungen des Entoderm (Mesenterialfilamente) und später erst treten solche auch an den anderen 6 Septa gleichzeitig auf.

Die perigastrischen Fächer sind Theile der Darmhöhle und ebenso sind die Höhlen der Tentakeln, welche letztere als hohle

Auswüchse der ganzen Leibeswand anzusehen sind, Ausläufer der Darmhöhle. Unbekannt ist der Modus der ersten Entwicklung der Tentakeln und ob dieselben alle miteinander oder in einer bestimmten Reihenfolge entstehen und kann ich in dieser Beziehung nur das beibringen, dass bei *Renilla* die Kelchfühler nicht alle auf ein Mal entstehen. Bei *Renilla Edwardsii* bilden sich zuerst die lateralen ventralen Kelchfühler, dann der dorsale und zuletzt die lateralen medianen und lateralen dorsalen Fühler, mit welcher Thatsache auch das stimmt, dass bei den mit Fühlern versehenen Zooiden (Fig. 164) dieselben meist nur zu zweien vorkommen und ebenfalls laterale ventrale zu sein scheinen. Aus diesen Verhältnissen einen Schluss auf die Entwicklung der gefiederten Tentakeln abzuleiten ist jedoch nicht zulässig, um so weniger als die jungen Polypen mit nur zwei Kelchtentakeln schon Alle acht Septa besitzen.

In Betreff der Entwicklung des Mesoderma und der Muskelagen der Pennatuliden mangeln alle und jede Erfahrungen. Anschliessend an das über die Coelenteraten sonst bekannte (S. m. Icon. hist. S. 89) ist das Mesoderma als Ausscheidung der Epitheliallagen des Leibes anzusehen, wobei es unentschieden bleibt, ob nur Eine derselben oder beide an seiner Bildung sich betheiligen. Aus dem Umstande, dass an gewissen Orten (Septa um den Magen, innere Bindesubstanz der Pennatulidenstöcke) einzig und allein das Entoderma die Bindesubstanz bekleidet und umgibt, ist der Schluss abzuleiten, dass auf jeden Fall das Entoderma die Fähigkeit zur Abscheidung dieser Lage hat und dieselbe in ausgezeichnetem Grade bethätigt. Mit Bezug auf das Ectoderma kenne ich bei den Pennatuliden keine bestimmte Thatsache, die für eine Betheiligung desselben an der Ausscheidung des Mesoderma spräche, doch bin ich auch weit entfernt, eine solche zu läugnen oder für unmöglich zu halten.

In das Mesoderma hinein entwickeln sich vom Entoderma aus die als Gefässe bezeichneten Theile und von diesen aus können dann auch Zellen des Entoderma frei in das Mesoderma

zu liegen kommen und als Zellen der Binde substanz auftreten, wie dies in etwas anderer, aber doch wesentlich gleicher Weise auch bei den höheren Medusen sich findet. Auch die Ei- und Samenzellen sind im Mesoderma gelegene Abkömmlinge der Entodermzellen der Gefäße.

Besondere im Mesoderma entstehende Bildungen sind die Kalkkörper, bei deren Entstehung auf keinen Fall histologische Elemente einen Antheil nehmen. Anders bei der Kalkaxe, denn hier spielt eine osteoblastenähnliche Zellenlage, deren Abstammung von dem Entoderma zwar wohl sicher vermuthet werden darf, aber noch nicht nachgewiesen ist, eine Hauptrolle, an der nebenbei auch die eigenthümlichen radiären Fasern der Axenscheide sich mit betheiligen, deren Verhältnisse lehren, dass die secundär im Mesoderma entstehenden faserigen Bildungen auch weiterer Entwicklung fähig sind.

In Betreff der Entwicklung der Muskellagen der Pennatulidenindividuen gibt bis anhin keine Beobachtung Auskunft. Sollte, wie es wahrscheinlich ist, keine embryonale Zellenlage als Muskelblatt vorhanden sein, so bliebe nichts anderes übrig, als die Muskelfasern von den epithelialen Blättern abzuleiten und zwar wäre ich, angesichts der Zartheit der Elemente der äusseren Muskelhaut und des Mangels von Kernen in denselben, geneigt, in Betreff ihrer an ähnliche Möglichkeiten zu denken, wie bei *Hydra* (S. m. Icon. hist. I. pg. 106), nämlich an eine directe Bildung derselben in oder aus den Zellen des Ectoderma.¹⁾ Bei den innern Muskellagen dagegen, deren Elemente ganz anders ausgeprägt sind und auch Kerne zeigen, darf wohl eine Abstammung von Zellen, die genetisch mit den die Muskellagen begrenzenden Entoderm-Zellen zusammenhängen, angenommen werden.

¹⁾ Die kernhaltigen von Ratzel als Muskelfasern von *Hydra* abgebildeten Elemente (Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XIX. pg. 272. Tab. XXIII. Figg. 20—22) sind mir unbekannt und habe ich die fraglichen Elemente nur kernlos gesehen, ebenso wie Fr. E. Schulze diejenigen von *Cordylophora* (Bau und Entw. v. *Cordylophora lacustris* Taf. 2. Fig. 5).

man an allen Pennatulidenpolypen einen oberen vorstreckbaren und einen unteren ruhenden Abschnitt unterscheiden, von denen der erstere die Magengegend und die obere Hälfte des hypogastrischen Abschnittes umfasst und in den letzteren zurückgezogen werden kann. Der untere Abschnitt steckt entweder in dem gemeinschaftlichen Sarcosoma des Stockes drin (Renilliden, Veretilliden), welches dann wie besondere Höhlungen, die sogenannten Polypenzellen oder Polypenbecher, für denselben ausgegraben enthält, oder es ist dieser Theil, wenn auch äusserlich gelegen, mit den gleichnamigen Abschnitten anderer Polypen verwachsen (Pennatuliden mit Blättern), oder endlich erscheint derselbe frei oder fast frei (*Funiculina*, *Protoptilum*). In den letzten beiden Fällen ist die Verbindung der zwei Abschnitte entweder so, dass der eine Theil ganz unmerklich in den andern übergeht, oder es findet sich eine schärfere Abgrenzung und erscheint der untere Theil als freier Kelch oder Becher, an dessen Rand meist spitze Hervorragungen sich finden.

So viel von den ausgebildeten Polypen der Pennatuliden. Die zweite Art von Individuen oder die Zooide stimmen in vielen Punkten mit den gewöhnlichen Individuen überein, und hebe ich nur die Unterschiede hervor. Dieselben beruhen auf Folgendem:

- a. Besitzen die Zooide keine Tentakeln.
- b. Haben dieselben nie mehr als zwei Epithelialwülste, die den langen schmalen Epithelialwülsten der Geschlechts-thiere entsprechen, und scheinen in bestimmten Fällen selbst diese Wülste zu fehlen.
- c. Ermangeln die Zooide der Geschlechtsorgane.
- d. Sind die hypogastrischen Abschnitte ihrer Leibeshöhlen meist wenig entwickelt und können selbst ganz rudimentär sein und sofort in anastomosirende Kanäle übergehen, die als Gefässe zu deuten sind.

Die typische Anordnung der besprochenen Organe der Einzelthiere anlangend, so hat man, wie bekannt, lange Zeit alle

Corallenthiere (*Anthozoa, Cnidaria*) überhaupt und so auch die Pennatulidenindividuen als ausgezeichnet radiär gebaute Thiere angesehen, und folgt selbst noch Häckel in seiner generellen Morphologie (I. pg. 468; II. pg. LIII—LV.) und seiner natürlichen Schöpfungsgeschichte (1. Aufl. pg. 399) dieser Auffassung. Es sind jedoch schon seit längerer Zeit eine Reihe von Thatsachen bekannt geworden, die wenigstens bei den *Actiniden* für eine andere Deutung sprechen, wie vor Allem die länglichrunde Form der Mundöffnung, die einfachen oder doppelten Magenwülste und die von Semper beschriebene Actinidenlarve mit einfachem Wimpersaume (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII). Hat man schon in diesen Thatsachen mit Recht bestimmte Anzeichen einer bilateralen Symmetrie gefunden, so ist nun das, was mir die Untersuchung der Pennatuliden ergeben und was Röttcken bestätigt und auch auf die Actiniden ausgedehnt hat, ganz durchschlagend und lässt sich jetzt mit Bestimmtheit sagen, dass die Polypen wahrscheinlich aller Corallenthiere entschieden bilateral gebaute Thiere sind und eigentlich merkwürdig wenig Anzeichen eines radiären Typus haben.

Die bei den Pennatuliden gefundenen Thatsachen sind folgende :

1. Die Mundöffnung ist stets eine Längsspalte, deren grosser Durchmesser in der dorso-ventralen Medianebene liegt, und stehen auch die Tentakeln so um dieselbe herum, dass sie in eine rechte und linke Abtheilung zerfallen. Dasselbe gilt von den bindegewebigen mittleren Lamellen der Septa und Septula.
2. Ist die Vertheilung der *Musculi protractores* und *retractores polyporum* auf den Septa der perigastrischen Fächer so, dass jeder Polyp durch eine mitten durch das dorsale und ventrale Fach gelegte senkrechte Medianebene (s. Fig. 198) in zwei symmetrische Hälften zerfällt wird, die, auf einander gelegt, sich vollkommen decken.
3. Dieselbe bilaterale Anordnung zeigen die Epithelialwülste

der *Septula*, indem dieselben nicht am freien Rande der *Septula* allein, sondern auch noch an Einer Fläche derselben ansitzen und ebenso angeordnet sind, wie die *Musculi protractores* (Fig. 198).

4. Eine fernere Abweichung vom radiären Typus zeigt sich darin, dass bei den mit Tentakeln versehenen Individuen ohne Ausnahme zwei Epithelialwülste lang und schmal sind, die andern sehr kurz und dick.
5. Bei den Zooiden fehlt die bilaterale Symmetrie ebenfalls nicht, indem dieselben in den häufigen Fällen, in denen sie Epithelialwülste besitzen, nur zwei solche haben, die den langen schmalen Wülsten der andern Individuen entsprechen.
6. Die Geschlechtsorgane entwickeln sich nie an allen acht *Septula*, sondern nur an den sechsen, die die kurzen dicken Epithelialwülste tragen, und häufig auch nicht einmal an allen diesen, sondern nur an vieren oder selbst nur zweien derselben.
7. Die Stellung der *Septula* im hypogastrischen Abschnitte der Leibeshöhle entspricht entweder derjenigen der *Septa* am Magen, oder weicht selbst noch mehr vom radiären Typus ab, indem oft (*Pennatuliden*) die *Septa* in sehr ungleichen Abständen stehen.

Allem diesem zufolge kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Polypen der *Pennatuliden* trotz des Anscheines eines radiären Typus ganz entschieden bilateral-symmetrisch gebaute Thiere sind.

Anschliessend an diesen Nachweis könnte nun noch die Frage besprochen werden, ob die Polypen der Corallenthiere aus hintereinander liegenden Theilstücken oder Gliedern (*Metameren*, E. Häckel) bestehen oder nicht, welche Häckel ohne Weiteres und zwar für alle Coelenteraten bejaht hat (*Gener. Morphol.*) Da jedoch weder aus der Entwicklungsgeschichte, noch aus dem Baue der fertigen Thiere irgend eine Thatsache vorliegt, welche

für die Annahme mehrerer Glieder spräche und die von Häckel vorgebrachten Gründe theils nicht entscheidenden Aeusserlichkeiten (Ringelung, äussere Querfurchen) entnommen, theils logisch kaum berechtigt sind (die Gliederung der Axe bei Isis wird als Beweis für die Gliederung der Einzelthiere aufgeführt!), so finde ich keine Veranlassung auf eine Discussion dieser Frage einzugehen, und nehme ich bis auf Weiteres an, dass die Polypen der Corallenthiere keine gegliederten Geschöpfe sind.

2. Morphologie der Pennatulidenstöcke.

Die Pennatulidenstöcke zeigen, wie viele Gorgoniden- und Alcyonidencolonien die Eigenthümlichkeit, dass die Einzelthiere an denselben im Ganzen nur eine geringe Selbständigkeit besitzen und mit ihren Leibeswänden mehr weniger zu einer gemeinsamen Masse, dem *Sarcosoma*, verschmolzen sind.

Der typische Bau dieser Stöcke ist ohne Kenntniss ihrer Entwicklung nicht zu verstehen, und bemerke ich daher vor Allem, dass der erste aus dem Embryo hervorgehende Polyp, den ich den Haupt- oder axialen Polypen nenne, wahrscheinlich nicht überall in derselben Weise sich verhält. Bei den Einen Formen, wie bei den *Veretilliden*, scheint derselbe sich zu erhalten und später, wie die secundär aus ihm entstandenen Individuen, einfach als Geschlechtsthier zu wirken. Bei andern Abtheilungen dagegen, wie bei den *Pennatuleen* und *Renillaceen*, verkümmert der axiale Polyp schon früh und stellt gewissermassen ein rein vegetatives Individuum dar, dessen Function erlischt, sobald eine gewisse Zahl secundärer Einzelthiere gebildet sind. Sei dem wie ihm wolle, so bilden sich auf jeden Fall die späteren Einzelthiere als seitliche Knospen an dem ersten Polypen, und beruht auf einer fortgesetzten solchen Knospenbildung wesentlich die Entstehung der ganzen Colonie. Doch können später auch Theilungen der bereits gebildeten Polypen in untergeordneter Weise mit eingreifen, wie sie bei *Halisceptrum* und den Zooiden von *Funiculina* und der *Renillaceen* von mir beobachtet wurden.

Anmerkung. Die Stockbildung der Pennatuliden ist bis jetzt noch gar nicht untersucht worden, doch finde ich bei Leuckart (Polymorphismus, 1851 pag. 25) folgende bemerkenswerthe Andeutung:

„In diesen Thierstöcken (den Hydroidpolyphen) sind es also besondere Einzelthiere, die ausschliesslich als Stamm oder Axenbildend erscheinen, vor den übrigen die Erscheinungen des vegetativen Lebens vermitteln. Freilich sind diese Individuen hier fast noch in keinerlei Weise ausgezeichnet, sondern blosser Ernährungsthiere mit der weitem Aufgabe der Knospenbildung. Wie es scheint, gibt es aber auch andere Thierstöcke, die — wie die Fichten (A. Braun, Ersch. d. Verjüngung in der Natur S. 35) — solche rein vegetativen Individuen enthalten, an denen die übrigen Einzelthiere hervorknospen, während sie selbst zu Stamm und Knospen auswachsen, ohne jemals bei irgend welchen anderweitigen Leistungen sich zu betheiligen. Es ist namentlich die merkwürdige Gruppe der Halopteriden oder Seefedern, die ich hier im Auge habe, bei denen wohl einstens die Entwicklungsgeschichte die Wunder dieser Bildung erhellen wird.“

Wie man sich erinnern wird, habe ich bei einem jungen *Pteroeides Lacazei* (S. St. 178 Fig. 214, 215) wirklich ein solches rein vegetatives Individuum gefunden und möchte aus dieser Beobachtung sich ergeben, dass alle Pennatuliden, die an den oberen Enden der Stöcke keine entwickelten Polypen, sondern entweder ein freies Ende des Kieles oder verkümmerte Blättchen zeigen, ursprünglich einen solchen axialen Polypen besaßen und denselben später verloren. Dagegen ist es vorläufig noch nicht als ausgemacht anzusehen, dass alle Pennatuliden in diese Kategorie fallen, indem bei den Veretilliden auch am obersten Theile des Kolbens überall gut entwickelte Individuen vorzukommen scheinen. Die Entwicklungsgeschichte wird auch hier vollgültige Thatsachen liefern, immerhin kann jetzt schon darauf aufmerksam gemacht werden, dass bei *Kophobolemnon stelliferum*, welches ebenfalls oben voll ausgebildete Polypen besitzt, doch früher ein axialer Polyp dagewesen zu sein scheint, wie eine von Asbjörnsen gegebene Figur lehren möchte. Freilich hat diese Art auch ein freies oberes Ende des Kieles, das bei *Veretillum* fehlt.

Die Stöcke der Pennatuliden zeigen, mit Bezug auf die Anordnung der Polypen an denselben, theils eine bilaterale Symmetrie, wie die Renillaceen und Pennatuleen, theils einen radiären Typus, wie die Veretilleen, theils eine Mittelform

(*Kophobelemniaceae*). Wahrscheinlich sind alle jüngsten Stockformen bilateral-symmetrisch und entwickelt sich der radiäre Typus erst im Laufe der Entwicklung, wie sich daraus vermuthen lässt, 1) dass der Vorläufer des ganzen Stockes, der axiale Polyp, bilateral-symmetrisch ist, und 2) dass auch die radiären Stöcke fast ohne Ausnahme im Innern, in der Form der Hauptkanäle und zum Theil auch der Axe, bilateral-symmetrisch sind. Hie und da scheint freilich, wie im Stiele von *Veretillum* (s. Fig. 196), auch hier eine Zusammensetzung aus 4 Segmenten bestimmt ausgeprägt zu sein, allein auch bei dieser Gattung ist wenigstens im Kiele das Innere bilateral symmetrisch. Will man übrigens das Typische in der Anordnung der Individuen an den Pennatulidenstöcken richtig auffassen, so muss man auch die Zooide oder unentwickelten Polypen mit in die Betrachtung ziehen, und ergibt sich dann, dass die Kluft zwischen den bilateralen und den radiären Stöcken nicht so gross ist, als sie auf den ersten Blick erscheint. So haben viele *Pteroidinen* Zooide in der dorsalen Mittellinie; die *Pennatuliden* zeigen solche ohne Ausnahme sehr entwickelt an der Ventralseite, ebenso *Kophobelemnon*.

Weiter ist über die Stellung der Polypen der Pennatuliden zu bemerken, dass dieselben an den bilateral-symmetrischen Stöcken ohne Ausnahme alterniren, welche Anordnung auch da beobachtet wird, wo die Polypen jederseits in Querreihen oder auf Blättern stehen. Die einfachste Form, bei der jede Seite des Kieles nur Eine Reihe von Polypen trägt, geht dadurch in eine verwickeltere über, dass an der Dorsalseite eines jeden Polypen neue Individuen hervorknospen. So entstehen kürzere oder längere Querreihen, welche, wenn auch das *Sarcosoma* des Kieles mit hervowächst, in Blätter sich umgestalten. Bei den Stöcken mit radiärem Typus ist eine Anordnung der Polypen in Querreihen und ein Alterniren der Reihen nicht zu erkennen, doch zeigen die Verhältnisse von *Kophobelemnon* und vor Allem von *Sclerobelemnon*, dann auch die von *Funiculina*

quadrangularis, in welcher Weise aus einfachen Reihen eine mehr weniger allseitige Besetzung des Kieles mit Polypen sich hervorbilden kann.

Weniger leicht als bei den Polypen ist bei den Zooiden eine bestimmte Stellung zu erkennen. Bei den Pennatuliden scheinen dieselben wesentlich in vier Längszonen aufzutreten, die den Hauptkanälen im Kiele entsprechen, als dorsale, laterale und ventrale, ob auch in regelmässigen Querreihen steht dahin. Die lateralen Zooide stehen ursprünglich immer zwischen den Blättern, können dann aber, wie bei den Pennatuleen, im Laufe der Entwicklung auf die Blätter selbst gelangen (Siehe oben die Beschreibung eines jungen *Pteroeides Lacazii*). Bei den Veretilliden entwickeln sich die Zooide an den oberflächlichen Längskanälen des Kieles und bei den Renillaceen an den Polypenzellen und folgen in ihrer Anordnung den genannten Theilen.

Zum inneren Baue der Pennatulidenstöcke übergehend, ist zuerst zu erwähnen, dass dieselben alle im Kiele und Stiele zwei bis vier durch Septa getrennte Längskanäle von der physiologischen Bedeutung grösserer Ernährungskanäle enthalten. Nur zwei solcher Kanäle kommen den Renillaceen zu, während alle andern Pennatuliden im Stiele deren vier besitzen, von denen jedoch in manchen Fällen die zwei lateralen etwas vor dem untersten Ende aufhören. Im Kiele sind hier wohl überall anfangs vier Kanäle zu finden, doch enden die lateralen Kanäle sehr häufig schon weit unten und gehen wahrscheinlich nie bis zum allerobersten Ende, wo in gewissen Fällen selbst Einer der dorso-ventralen Räume sich verliert. Diese Hauptkanäle stehen mit den Leibeshöhlen der Polypen entweder in unmittelbarer oder durch Gefässe vermittelter Verbindung und ebenso erstrecken sich von ihnen aus Gefässe in alle Theile der Axengebilde der Stöcke, die keine Polypen tragen, von denen am Stiele eine äussere Lage von Längsgefässen und eine innere Lage von Quergefässen typisch sind und bei keinem Stocke fehlen, Kanäle,

die auch an den polypenfreien Stellen des Kieles sich finden, aber hier mehr weniger verkümmert sind, so dass namentlich oft die Ringgefässe mangeln. Mit allen diesen grösseren Gefässen hängen dann allerwärts feinere und feinste Ernährungsgefässe zusammen, die fast alle bindegewebigen Theile durchziehen.

Viele Pennatulidenstöcke enthalten im Centrum von Kiel und Stiel, da wo die 4 Septa der Hauptkanäle zusammenstossen, eine harte *Axe*, die als verkalkte Binde substanz anzusehen ist und eine besondere, mit dem bindegewebigen Theile der Septa zusammenhängende Scheide besitzt. Am unteren Ende des Stieles geht die *Axe* verschmälert, weich und meist hackenförmig umgebogen aus und endet mit ihren Septa gewöhnlich frei in einem der dorso-ventralen Kanäle, während zugleich eine neue Scheidewand in Verbindung mit zweien der früheren auftritt, welches von mir sogenannte *Septum transversale* das unterste Ende des Stieles in zwei Kanäle, einen dorsalen und ventralen, sondert. Seltener (Veretilliden) entwickeln sich in der ganzen Länge des eben genannten *Septum* zwei neue laterale Kanäle innerhalb der Stielwand, welche so weit werden können, dass auch das unterste Ende des Stieles vier nahezu gleich weite Kanäle enthält. — Das obere Ende der *Axe* ist in der Regel mehr abgerundet und verdickt, andere Male aber auch zugespitzt und dünn und liegt meist in der Vereinigungsstelle der Septa der Hauptkanäle. In selteneren Fällen wird dasselbe wie unten frei, kommt in einen neugebildeten Hohlraum zu liegen und erhält faltige muskulöse Septa (Fig. 7).

Am Stiele und Kiele der Pennatulidenstöcke finden sich auch besondere Muskellagen. Dieselben liegen an der Wand aller grösseren Ernährungskanäle und sind besonders an den Längs- und Querkänen der Stielwand entwickelt, kommen aber auch in vielen Fällen in den Septa und in den Wandungen der 4 Hauptkanäle vor. Bei manchen Gattungen zeigen die Muskeln der Ringgefässlage am oberen Stielende eine besondere Entwicklung und bilden einen *Sphincter pedunculi*, der wahr-

scheinlich vor Allem für die Bewegungen des Stiels beim sich Einbohren desselben in den Schlamm des Meeresbodens von Wichtigkeit wird. — Am Kiele fehlen diese Muskeln an den Hauptkanälen und den grösseren Kanälen der oberflächlichen Lagen ebenfalls nicht, sind jedoch ohne Ausnahme viel weniger entwickelt als im Kiele.

Die Blätter der Pennatuliden bestehen im Allgemeinen aus zwei Hautlagen und den Polypenzellen. Sind dieselben niedrig und mit einer geringeren Zahl randständiger Polypen versehen, so verlaufen die genannten Zellen getrennt eine neben der andern durch das ganze Blatt bis zu seiner Anheftungsstelle, wo sie dann abgerundet enden. Ist das Umgekehrte der Fall, so vereinigen sich die Leibeshöhlen mehrerer oder vieler Polypen untereinander zu weiteren Hauptkanälen und dasselbe geschieht, wenn die Polypen am Blattrande gehäuft und auch an beiden Flächen vorkommen. Ein solches Verhalten, das bei keiner Veretillide und Renillacee vorkömmt, und auch bei den Virgularien meist fehlt, erinnert an die Alcyoniden, bei denen das Zusammenmünden von vielen Polypen in Einen gemeinsamen Hauptkanal Regel ist. Uebrigens stehen auch einfach nebeneinander liegende Polypenzellen, mögen dieselben im weiteren Verlaufe zu Hauptkanälen sich vereinigen oder nicht, in vielen Fällen durch engere und weitere Oeffnungen untereinander in Verbindung und solche Oeffnungen mangeln auch gewissen Gattungen nicht, die der Blätter ganz entbehren (*Styloblemnon*).

3. Histologie der Pennatulidenindividuen und Pennatulidenstöcke.

Die Polypen der Pennatuliden bestehen dem feineren Baue nach wesentlich aus 3 Lagen 1) dem äusseren Epithel oder *Ectoderma*, 2) einer mittleren Bindesubstanzlage, *Mesoderma*, und 3) einem inneren Epithel, *Entoderma*. Hierzu gesellen sich überall: noch Muskellagen. Die innere Muskelhaut liegt zwischen *Entoderma* und *Mesoderma* und besteht wesentlich aus queren Elementen, zu denen an den Septa

und am Magen auch longitudinale Fasern sich gesellen, die an den ersteren in Gestalt von acht bilateral-symmetrisch angeordneten Zügen auftreten. Ob die zum Theil quer, zum Theil longitudinal verlaufenden, ebenfalls bilateral-symmetrischen acht *Protractores polyporum* als Abkömmlinge der Querfasern anzusehen sind, oder eine besondere Muskelgruppe bilden, steht dahin, und ebenso ist es noch zweifelhaft, welche Deutung den noch nicht genau genug verfolgten Muskelfasern des Magens zu geben ist, die ihrer Lage zwischen *Entoderma* und *Mesoderma* zufolge zur innern Muskelhaut gehören.

Eine äussere Muskelhaut mit fast ausschliesslich longitudinalen Elementen findet sich ohne Ausnahme an den Tentakeln und ihren Fiedern zwischen dem *Ectoderma* und *Mesoderma*, kann aber auch an den oberen Theilen des Polypenleibes vorkommen.

Nervöse Elemente sind bis jetzt bei den Pennatuliden nicht gefunden, doch ist es wohl mehr als wahrscheinlich, dass dieselben nicht fehlen, und wird in erster Linie in der innern Muskelschicht nach denselben zu suchen sein.

Die Stöcke der Pennatuliden haben als Grundlage reichliche Entwicklungen der mesodermatischen Schicht, in der auch die Hartgebilde, die Kalkkörper und die Axe, sich entwickeln. Von aussen bekleidet dieselben das *Ectoderma* und alle innern Höhlen, bis zu den feinsten herab, sind von Fortsetzungen des *Entoderma* der Polypen ausgelegt. Von Muskeln kommen hier nur innere vor, die an allen grösseren Hohlräumen zwischen dem *Mesoderma* und *Entoderma* ihre Lage haben. Beachtenswerth ist, dass dieselben hier fast ohne Ausnahme longitudinale sind, doch habe ich in seltenen Fällen, an kleineren Gefässen von *Pavonaria*, auch transversale Muskelfasern gefunden.

Das *Ectoderma* besteht aus einer einfachen Lage cylindrischer Zellen, die, wie es scheint, nirgends Pigment, wohl aber häufig Nesselorgane enthalten und auch Flimmerung zeigen können. Leider geben meine an Spiritusexemplaren angestellten

Untersuchungen weder über die Formen und das Vorkommen der Nesselorgane, noch über die Verbreitung der Flimmerung genügenden Aufschluss, und kann ich nur so viel sagen, dass, wie es scheint, die Mägen der Zooide und Polypen ausnahmslos Wimperepithel besitzen.

Beim *Entoderma* scheint da, wo dasselbe grössere Höhlen auskleidet, Flimmerung Regel zu sein, ebenso können auch Nesselorgane in demselben vorkommen (*Kophobelemnon*), deren Verbreitung jedoch noch genauer zu prüfen ist. Sehr häufig sind die Entodermzellen Sitz von Pigment- und Fettkörnchen, auch können dieselben Kalkkörperchen von Otolithenform in sich erzeugen (*Virgulariæ*, *Renillaceæ*, *Veretillidæ*).

Das *Mesoderma* zeigt mit Bezug auf seine Hauptmasse alle Abstufungen vom ganz Homogenen bis zum entschieden Fibrillären, und ist mit Hinsicht auf sein chemisches Verhalten noch nicht näher untersucht. Ursprünglich zellenfrei kann dasselbe in selteneren Fällen eine verschiedene Menge von Zellen aufnehmen, welche nach meinen an *Halipteris* und *Pavonaria* angestellten Beobachtungen nichts als abgelöste Theile der Gefässe sind und somit genetisch mit dem *Entoderma* zusammenhängen. In dieser oder jener Form kann das Mesoderm als Bindesubstanz angesehen werden, deren Entwicklung wahrscheinlich mit der Ectodermis zusammenhängt.

Die Gefässe sind von Entoderm ausgekleidete Lücken des *Mesoderma*, von denen zwei Formen sich unterscheiden lassen. Die grösseren oder ächten Gefässe sind offene Röhren, die nur durch die geringere Weite von den grossen Hohlräumen der Stöcke, den Leibeshöhlen der Polypen und den vier Hauptkanälen, abweichen. Die engeren und engsten Gefässe dagegen sind solide Stränge von Entodermzellen, die, wenn sie auch zur Fortleitung von Flüssigkeiten im *Mesoderma* wenig geeignet erscheinen, doch wesentlich als vegetative Organe fungiren und die Ernährung des *Mesoderma* in ähnlicher Weise vermitteln möchten, wie die Zellen in der

Bindesubstanz der höheren Geschöpfe. Die grösseren dieser Entodermstränge bestehen aus mehreren Reihen von Zellen und sind platt oder cylindrisch, wogegen die feinsten Stränge oder das, was ich früher capilläre Ernährungsgefässe nannte, nur aus einer einfachen Zellenreihe bestehen und zuletzt in Netze spindel- und sternförmiger Zellen übergehen, die, wenn nicht ihre Verbindung mit den dickeren Entodermsträngen und den wirklichen Gefässen feststände, ohne Weiteres als Netze von Bindesubstanzzellen gedeutet werden könnten, denen sie, wenn auch nicht an atomisch, doch durch ihre physiologische Bedeutung gleichstehen.

In Betreff der noch nicht genug sichergestellten Ausmündung feinerer Gefässe an der Oberfläche der Stöcke und der Mündungen der Hauptkanäle vergleiche man das St. 30 und 48 von *Pteroides* Bemerkte und die Angaben über *Renilla*.

Das Muskelgewebe der Pennatuliden ist überall ganz und gar unvermischt mit anderen Geweben und besteht aus kürzeren oder längeren Spindeln, in denen wenigstens an manchen Orten deutlich Kerne wahrgenommen werden. Ich kann jedoch nicht verhehlen, dass ich in andern Fällen vergeblich nach Kernen gesucht und mache ich namentlich auf die zarte äussere Längsmuskellage der Tentakeln aufmerksam, die aus nichts als aus kurzen kernlosen Fäserchen zu bestehen scheint, wie bei den Hydroidpolypen. In Betreff der Anordnung der Muskelfasern ist zu bemerken, dass sie entweder in einfacher Lage Häute bilden oder dickere Massen darstellen, die dann häufig wie aus vielen Lamellen zusammengesetzt erscheinen. Nicht selten gehen aber auch in solchen Fällen dünne Blätter von Bindesubstanz zwischen die Muskelfasern hinein und scheiden dieselben in Blätter.

In Betreff der Kalkkörper und der Axe verweise ich auf das früher Bemerkte (S. 42) und füge nur noch bei, dass die ersteren zwei typische Formen zeigen, nämlich die von glatten einfachen Körpern und von dreikantigen Stäben und Nadeln,

von denen die ersteren einfach an Concretionen erinnern, die letzteren dagegen die Krystallform des kohlensauren Kalkes als Typus zu besitzen scheinen. (S. m. *Icones histiologicae* S. 131).

Die Geschlechtszellen der Pennatuliden (Eier- und Samenzellen) sind auf die Zellen der Entodermstränge zurückzuführen und stehen auf jeden Fall mit den Zellen des Ectoderm in keinem Zusammenhange.

4. Entwicklung der Pennatuliden und Pennatulidenstöcke.

Die bis jetzt vorliegenden Erfahrungen über die Entwicklung der Pennatuliden sind so lückenhaft, dass es nicht möglich ist, ein einigermaßen befriedigendes Bild von derselben zu entwerfen, noch auch die vorhandenen Mängel durch Vermuthungen auszufüllen.

Die ersten Veränderungen der befruchteten Eier sind unbekannt. Flimmernde Larven von länglicher Gestalt (*Planulæ*) sah schon vor Jahren Grant (*The Edinburgh Journal of Science* 1829, und *Frör. Not.* Bd. XXIV. pg. 247), in späterer Zeit *Dalyell* (s. die 2. Abth. bei *Virgularia*) und beobachtete auch D., dass dieselben später sich festsetzten und Tentakel trieben. Ob alle acht Tentakel zugleich auftreten oder einige vor den andern, darüber meldet *Dalyell* nichts, wohl aber beschreibt er an ganz jungen Larven schon einen Magen und 4 Organe, welche vom unteren Ende desselben ausgingen (Septula? Mesenterialfilamente?).

Ausserdem haben wir noch die kurze Angabe von *Fritz Müller*, der zufolge junge Renillen einfache Polypen ohne Kalknadeln sind mit einem Septum im Stiele.

Diese spärlichen Thatsachen kann ich durch einige wenige bei der Untersuchung der ausgebildeten Stöcke gemachte Beobachtungen ergänzen. Es sind folgende:

1. Entstehen die Mägen der Zooide von *Halisceptrum* durch eine Einstülpung von aussen (S. 161).

2. Haben auch die jüngsten Polypenanlagen an den rudimentären Blättchen von *Halisceptrum* schon acht Septa.
3. Treten an den Polypenanlagen von *Halisceptrum* die zwei langen schmalen Epithelialwülste (Mesenterialfilamente) lange vor den andern auf.

Aus diesen Thatsachen zusammengehalten mit den Erfahrungen von Cobbold (Ann. of nat. hist. 1853 Vol. XI. pg. 122 Fig. 1—6) und Kowalewsky (Göttinger Nachr. 1868 Nr. 7 pg. 157) über die Entwicklung der Actinien lässt sich folgender Gang der Entwicklung für die Pennatuliden als der wahrscheinlichste hinstellen.

Nach der wohl sicher auch hier vorkommenden Furchung des Eies bildet sich eine flimmernde aus Einer Zellschicht bestehende Blase, deren eine Hälfte dann in die andere sich einstülpt (Kowalewsky). Die Höhle dieser secundären Blase, deren Mündung sich verengt, ist die fälschlich sogenannte Leibeshöhle der Polypen, besser die eigentliche Darmhöhle, und die sie auskleidende Zellenlage das Entoderm, während die äussere Begrenzungsschicht das Ectoderm darstellt. Der sogenannte Magen, besser der Schlund, bildet sich durch Einbiegung der Ränder der Mündung der secundären Blase, an welcher Ectoderm und Entoderm Antheil nehmen (Cobbold l. c., Fig. 4 u. 5, Kowalewsky) und ist demnach die untere Oeffnung des Schlundes gleich der ursprünglichen Mündung der secundären Blase und die innere Auskleidung des Schlundes Ectoderm, während der äussere den perigastrischen Fächern zugewandte Zellenbeleg desselben dem Entoderm angehört. Die Septa und Septula sind Falten des Entoderm und entstehen wahrscheinlich alle zugleich (ich), dagegen bilden sich in erster Linie nur an zweien derselben Verdickungen des Entoderm (Mesenterialfilamente) und später erst treten solche auch an den anderen 6 Septa gleichzeitig auf.

Die perigastrischen Fächer sind Theile der Darmhöhle und ebenso sind die Höhlen der Tentakeln, welche letztere als hohle

Auswüchse der ganzen Leibeswand anzusehen sind, Ausläufer der Darmhöhle. Unbekannt ist der Modus der ersten Entwicklung der Tentakeln und ob dieselben alle miteinander oder in einer bestimmten Reihenfolge entstehen und kann ich in dieser Beziehung nur das beibringen, dass bei *Renilla* die Kelchfühler nicht alle auf ein Mal entstehen. Bei *Renilla Edwardsii* bilden sich zuerst die lateralen ventralen Kelchfühler, dann der dorsale und zuletzt die lateralen medianen und lateralen dorsalen Fühler, mit welcher Thatsache auch das stimmt, dass bei den mit Fühlern versehenen Zooiden (Fig. 164) dieselben meist nur zu zweien vorkommen und ebenfalls laterale ventrale zu sein scheinen. Aus diesen Verhältnissen einen Schluss auf die Entwicklung der gefiederten Tentakeln abzuleiten ist jedoch nicht zulässig, um so weniger als die jungen Polypen mit nur zwei Kelchtentakeln schon Alle acht Septa besitzen.

In Betreff der Entwicklung des Mesoderma und der Muskelagen der Pennatuliden mangeln alle und jede Erfahrungen. Anschliessend an das über die Coelenteraten sonst bekannte (S. m. Icon. hist. S. 89) ist das Mesoderma als Ausscheidung der Epitheliallagen des Leibes anzusehen, wobei es unentschieden bleibt, ob nur Eine derselben oder beide an seiner Bildung sich betheiligen. Aus dem Umstande, dass an gewissen Orten (Septa um den Magen, innere Bindesubstanz der Pennatulidenstöcke) einzig und allein das Entoderma die Bindesubstanz bekleidet und umgibt, ist der Schluss abzuleiten, dass auf jeden Fall das Entoderma die Fähigkeit zur Abscheidung dieser Lage hat und dieselbe in ausgezeichnetem Grade bethätigt. Mit Bezug auf das Ectoderma kenne ich bei den Pennatuliden keine bestimmte Thatsache, die für eine Betheiligung desselben an der Ausscheidung des Mesoderma spräche, doch bin ich auch weit entfernt, eine solche zu läugnen oder für unmöglich zu halten.

In das Mesoderma hinein entwickeln sich vom Entoderma aus die als Gefässe bezeichneten Theile und von diesen aus können dann auch Zellen des Entoderma frei in das Mesoderma

zu liegen kommen und als Zellen der Binde substanz auftreten, wie dies in etwas anderer, aber doch wesentlich gleicher Weise auch bei den höheren Medusen sich findet. Auch die Ei- und Samenzellen sind im Mesoderma gelegene Abkömmlinge der Entodermzellen der Gefäße.

Besondere im Mesoderma entstehende Bildungen sind die Kalkkörper, bei deren Entstehung auf keinen Fall histologische Elemente einen Antheil nehmen. Anders bei der Kalkaxe, denn hier spielt eine osteoblastenähnliche Zellenlage, deren Abstammung von dem Entoderma zwar wohl sicher vermuthet werden darf, aber noch nicht nachgewiesen ist, eine Hauptrolle, an der nebenbei auch die eigenthümlichen radiären Fasern der Axenscheide sich mit betheiligen, deren Verhältnisse lehren, dass die secundär im Mesoderma entstehenden faserigen Bildungen auch weiterer Entwicklung fähig sind.

In Betreff der Entwicklung der Muskellagen der Pennatulidenindividuen gibt bis anhin keine Beobachtung Auskunft. Sollte, wie es wahrscheinlich ist, keine embryonale Zellenlage als Muskelblatt vorhanden sein, so bliebe nichts anderes übrig, als die Muskelfasern von den epithelialen Blättern abzuleiten und zwar wäre ich, angesichts der Zartheit der Elemente der äusseren Muskelhaut und des Mangels von Kernen in denselben, geneigt, in Betreff ihrer an ähnliche Möglichkeiten zu denken, wie bei *Hydra* (S. m. Icon. hist. I. pg. 106), nämlich an eine directe Bildung derselben in oder aus den Zellen des Ectoderma.¹⁾ Bei den innern Muskellagen dagegen, deren Elemente ganz anders ausgeprägt sind und auch Kerne zeigen, darf wohl eine Abstammung von Zellen, die genetisch mit den die Muskellagen begrenzenden Entoderm-Zellen zusammenhängen, angenommen werden.

¹⁾ Die kernhaltigen von Ratzel als Muskelfasern von *Hydra* abgebildeten Elemente (Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XIX. pg. 272. Tab. XXIII. Figg. 20—22) sind mir unbekannt und habe ich die fraglichen Elemente nur kernlos gesehen, ebenso wie Fr. E. Schulze diejenigen von *Cordylophora* (Bau und Entw. v. *Cordylophora lacustris* Taf. 2. Fig. 5).

So viel über die Entwicklung der Pennatulidenindividuen. Was nun diejenige der Stöcke anlangt, so ist wohl sicher, dass das erste Individuum durch fortgesetztes Wachstum seines unteren Endes die Axengebilde der Stöcke (Kiel, Stiel) erzeugt, dagegen wissen wir über, das Einzelne der hierbei stattfindenden Vorgänge noch äusserst wenig und macht namentlich die Erklärung der Bildung der Hauptkanäle im Kiele und Stiele grosse Schwierigkeiten. Nachdem ich die merkwürdige *Pseudogorgia Godeffroyi* untersucht hatte (Würzb. Verhandl. N. F. Bd. II.), eine Gorgonide, bei der der erste Polyp des Stockes mit seiner Leibeshöhle in der ganzen Länge des Stockes sich erhält und diese Leibeshöhle in dem unteren Theile des Stockes durch Verwachsung gewisser Septula in 3 Kanäle sich sondert, glaubte ich den Schlüssel zum Verständnisse der Centralgebilde der Pennatulidenstöcke gefunden zu haben, um so mehr als auch Fritz Müller bei den ersten Polypen von *Renilla* im unteren Theile derselben, dem Vorläufer des Stieles der Kolonie, schon ein Septum gefunden hatte, welcher Umstand ebenfalls auf ein Verwachsen gewisser Septula hinzuweisen schien. Seither bin ich jedoch durch eine Reihe anderer Erfahrungen wieder zweifelhaft geworden, vor Allem durch die bei einem jungen *Pteroeides Lacazei* gemachten Wahrnehmungen (s. oben). Hier nämlich hören von den 4 Kanälen des Stieles die lateralen schon im unteren Theile des Kieles auf und geht auch von den andern Kanälen nur Einer bis zu dem endständigen ersten oder Hauptpolypen, so dass es den Anschein gewinnt, als ob nur Einer der vier Kanäle wirklich die Fortsetzung der Darmhöhle des axialen Polypen sei. Rechnet man hierzu die Beobachtung, dass auch bei manchen andern Pennatuliden die lateralen Kanäle nicht bis zum oberen Ende des Kieles reichen, so wie den Umstand, dass den Hauptkanälen ganz ähnliche Kanäle selbständig im Stiele aus gewöhnlichen Ernährungskanälen sich zu entwickeln im Stande sind, so wird einleuchtend, dass die Abstammung der 4 Hauptkanäle der Pennatulidenstöcke aus einer Umbildung der Darmhöhle

(Leibeshöhle) des ersten Polypen nichts weniger als feststeht. Durch eine Vermuthung die Lücke in unseren Kenntnissen zu ergänzen, finde ich mich bei dem jetzigen Stande der Dinge um so weniger veranlasst, als ich selbst an mir die Erfahrung habe machen müssen, dass es nicht immer gerathen ist, zu früh allgemeine Sätze abzuleiten.

Indem wir somit die Art und Weise, wie der erste Pennatulidenpolyp zum Kiele und Stiele des späteren Stockes auswächst, mit Bezug auf Einzelheiten in suspenso lassen, stellen wir ferner fest, dass die nachfolgenden Polypen unstreitig durch Knospenbildung aus demselben hervorgehen. Ob diese Knospen ursprünglich alle in beschränkter Zahl und gesetzmässiger Stellung sich entwickeln oder auch ringsherum am Hauptpolypen hervortreten können, steht dahin und ist nur soviel sicher, dass ersteres vorkommt. Da jedoch junge Stöcke von *Kophobelemnon* bilateral symmetrisch sind und auch die Polyparien mit scheinbar radiärem Typus (*Veretilleen*) im Innern bilaterale Symmetrie zeigen, so möchte ich glauben, dass die ersten durch Knospung erzeugten Polypen überall erst in zwei Reihen auftreten und erst nachträglich unter Umständen auch in anderen Radien des Querschnittes erscheinen.

Zur Bildung von Knospen und secundären Generationen ist übrigens nur der obere Theil des Hauptpolypen oder des Ammenpolypen, wie man denselben auch nennen könnte, befähigt und wird sein unterer Abschnitt zum Stiele des Polyparium. Die Knospenbildung findet ferner so statt, dass es immer nur eine bestimmte Zone ist, an der dieselben auftreten und zwar das unterste Ende des Kieles oder die Grenzzone zwischen Stiel und Kiel. Somit sind die obersten Polypen oder Blätter die ältesten, die untersten die eben erst entwickelten. Hier finden sich auch an fast allen Stöcken die deutlichen Anzeichen einer geschehenden Neubildung. In selteneren Fällen scheinen jedoch auch zwischen den schon vorhandenen Theilen neue Individuen zu entstehen (*Veretilliden*), was einfach durch eine später vor

sich gehende Umgestaltung von Zooiden erklärt werden kann; dagegen kenne ich keine Thatsache, die bestimmt für eine auch später auftretende Knospenbildung an den oberen Enden der Stöcke spräche und deute ich die häufig hier vorkommenden kleinen Blätter und Polypen als unvollkommen entwickelte Gebilde aus der ersten Zeit.

Wenn vorhin als einzige oder Hauptstätte für die Entwicklung neuer Generationen secundärer Individuen die Grenze zwischen Kiel und Stiel bezeichnet wurde, so sollte damit nicht ausgesprochen sein, dass die schon angelegten Individuen keiner weiteren Entwicklung fähig seien. In der That lehren die Pennatuliden mit Blättern, dass jedes Blatt anfänglich nur aus wenigen, wahrscheinlich ursprünglich nur aus Einem Polypen besteht und dass die übrigen Individuen nach und nach an der Dorsalseite desselben aus ihm sich hervorbilden was theils durch Theilungen, theils durch Knospenbildungen aus ihm geschieht. So entwickeln sich neue Folgen von Generationen 3. Ordnung, die von einander zu unterscheiden nicht nöthig ist, da alle physiologisch gleichwerthig sind und in der Entstehung übereinstimmen. Ob auch bei den Polyparien mit Reihen unmittelbar am Kiele sitzender Polypen alle Polypen Einer Reihe genetisch zusammenhängen, ist noch zu untersuchen.

Die einmal gebildeten Pennatulidenstöcke haben in der nämlichen Weise wie die *Alcyoniden*, *Gorgoniden* etc. ein unbegrenztes Wachstum. Fortwährend bilden sich bei ihnen neue Polypen 2. und 3. Ordnung an den bezeichneten Stellen (bei den Blättern auch an den Flächen) und ausserdem wächst auch der ganze Stock, abgesehen von den Polypen, immerfort in die Länge und Dicke. Das Längenwachsthum hat wohl vorzüglich an beiden Enden statt, wie sich vor allem an der Axe deutlich ergibt, ausserdem aber auch z. Th. in den zwischenliegenden Regionen, während das Wachstum in der Dicke wohl auf alle Theile gleich vertheilt ist, Verhältnisse, die wohl keiner besonderen Auseinandersetzung bedürfen.

Alles zusammengenommen ist ein Pennatulidenstock eine von einem verkümmerten Ammenthier durch Knospung gebildete Kolonie von polymorphen Individuen verschiedener Generationen, die alle nebeneinander sich erhalten.

5. Verwandtschaften der Pennatuliden.

Es liegt nicht in meinem Plane, an diesem Orte auf eine ausführliche Vergleichung der Pennatuliden mit anderen niederen Thierformen einzugehen und beabsichtige ich nur die Beziehungen derselben zu den nächsten Verwandten, den anderen *Coelenteraten* und dann zu den in neuerer Zeit ebenfalls herbeigezogenen Spongien kurz zu beleuchten.

Wenn es sich darum handelt, die Verwandtschaftsverhältnisse verschiedener Thierformen zu ermitteln, so ist der beste und erste Ausgangspunct eine Vergleichung der Entwicklung derselben. Nun ist aber gerade bei den Pennatuliden das, was wir über ihre erste Bildung wissen, so mangelhaft, dass nur mit grossem Vorbehalte auf eine solche Untersuchung eingegangen werden kann und gebe ich aus diesem Grunde das Folgende nur als Andeutung.

Die bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung der *Coelenteraten* scheinen zu ergeben, dass die gefurchten Eier derselben in einer doppelten Weise in den Embryo sich umbilden. In dem einen Falle entsteht eine anfangs einblättrige und dann doppelblättrige Keimblase, deren innere Höhle zur verdauenden Cavität wird, während der Mund als secundäre Bildung durch eine Durchbrechung der Wand der Blase sich bildet. Ist dies geschehen, so ist der Embryo in seiner ersten Anlage gegeben und stellen die zwei Blätter der nun offenen Keimblase das *Entoderma* und *Ectoderma* dar, zwischen denen dann noch unter Umständen ein *Mesoderma* und in allen Fällen Muskelfasern sich entwickeln. Beim zweiten Entwicklungsmodus geht eine einblättrige primitive Keimblase durch Einstülpung der einen Hälfte in die andere in eine doppelblättrige, von Anfang an offene secundäre Keimblase über. Die Höhlung dieser

ist die Darmhöhle, die Oeffnung der Mund und die zwei Lagen *Entoderma* und *Ectoderma*. Stülpt sich der Mundrand gegen die Darmhöhle ein, so entsteht das Gebilde, das bei den *Anthozoen* Magen oder Schlund genannt wird. Solche secundären Keimblasen, wie ich sie nennen will, sind bekanntlich in neuerer Zeit bei vielen über den *Coelenteraten* stehenden Wirbellosen wahrgenommen worden und kann nicht bezweifelt werden, dass eine Entwicklung, die durch diese Stufe führt, verwickelter ist, als die, bei der der Embryo unmittelbar aus einer primitiven Keimblase sich hervorildet.

Unter den *Coelenteraten* nun kommt nach älteren und neueren Erfahrungen eine Entwicklung aus einer primitiven Keimblase unzweifelhaft den Hydroidpolypen zu, wogegen bei den Anthozoen, sofern die Erfahrungen von Kowalewsky (S. oben) über *Actinia* auf diese ganze Abtheilung übertragen werden dürfen, die Embryonalbildung mit einer secundären Keimblase ihren Anfang nimmt. In Betreff der *Siphonophoren* sind die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen, indem dieselben nach Häckel dem einfacheren, nach Kowalewsky dem verwickelteren Typus folgen, dagegen scheinen die höheren Scheibenquallen nach Kowalewsky und die *Ctenophoren* nach Kowalewsky's und Fol's Angaben secundäre Keimblasen zu besitzen. Was endlich die Spongien anlangt, so schliessen sich dieselben nach Häckel's Erfahrungen (Jenaische Zeitschr. Bd. V. St. 207, 254) ganz an die Hydroidpolypen an.

Dem aus diesen Thatfachen abzuleitenden Schlusse, dass die Schwämme und Hydroidpolypen sammt den einfacheren Medusen (und den *Siphonophoren*?) eine tiefere, die höheren Scheibenquallen, die Rippenquallen und die Anthozoen eine höhere Stufe einnehmen, dürfte, angesichts der im Ganzen doch wenig zahlreichen Beobachtungen, aus denen derselbe gezogen ist, wohl kaum eine grössere Bedeutung zugeschrieben werden, wenn derselbe nicht mit dem, was die Anatomie der ausgebildeten Thiere lehrt, in vollem Einklange sich befände. Diess zu beweisen soll die Aufgabe der folgenden Zeilen sein.

Bekanntlich hat schon vor Jahren R. Leuckart die Coelenteraten und die Schwämme in eine nähere Beziehung gebracht (Wiegmann's Archiv 1854 Jahresbericht), und in neuester Zeit ist diese Aufstellung von E. Häckel (l. c.) und Mikluchomacly (Jenaische Zeitschr. IV. pag. 235) aufgenommen und vor Allem aus dem Baue der ausgebildeten Formen mit grosser Bestimmtheit eine nahe Verwandtschaft der Spongien und Anthozoen behauptet worden. Wäre dem so, so würde das, was ich aus der Entwicklungsgeschichte der Coelenteraten und Spongien abzuleiten versucht habe, ohne Weiteres hinfällig werden, ich glaube jedoch zeigen zu können, dass die Verwandtschaft der Spongien mit den Coelenteraten, die auch ich annehme, viel eher auf Seite der Hydroidpolypen, als auf derjenigen der Korallenthiere zu suchen ist, und will ich im Folgenden die Hauptpunkte, die hier in Betracht kommen, kurz beleuchten.

1. Die histologische Zusammensetzung ergibt bei allen Coelenteraten zwei Epithellagen, *Entoderma* und *Ectoderma*, zwischen denen in grösserer oder geringerer Ausdehnung ein *Mesoderma* sich entwickeln kann. Bei den Spongien scheinen nun wohl ursprünglich auch zwei solche Zellenlagen vorhanden zu sein (Häckel), dagegen erhält sich nur das *Entoderma* als einfache (flimmernde) Zellenlage, während die äussere Lage zu einem mehr weniger mächtigen Zellengewebe aus „innig verschmolzenen nackten Zellen sich entwickelt, das stets dicker oft vielmals dicker ist als das *Entoderm*“ (Häckel pg. 227). Ein solches *Ectoderma* findet sich bei keinem Coelenteraten und liegt schon hierin ein wesentlicher Unterschied beider Abtheilungen.

Alle Coelenteraten ferner besitzen ein *Mesoderma*, das 1) als zarte structurlose Haut, 2) als zellenfreie mehr weniger mächtige Gallertsubstanz, 3) als zellenhaltige Gallerte und 4) als Zellen und Muskelfasern führende Gallerte auftritt. Von einer solchen Lage ist bei den Spongien nichts bekannt und grenzt ihr Körperparenchym (modificirtes *Ectoderma*) an das innere

Epithel. — Bei den Coelenteraten gehen ferner ohne Ausnahme Muskellagen in die Zusammensetzung des Körpers ein und zwar sind diese Lagen bei den tieferstehenden Hydroidpolypen äussere, zwischen *Ectoderma* und *Mesoderma* gelegene, bei den Anthozoen dagegen äussere und innere, von denen die letzteren zwischen dem *Mesoderma* und *Entoderma* ihre Stellung haben. Bei den Spongien dagegen sind zwar nach O. Schmidt's und meinen Erfahrungen Muskelfasern bei einer gewissen Zahl von Gattungen wahrscheinlich vorhanden, jedoch ohne bestimmte Beziehungen zum *Entoderma* und regellos im umgewandelten *Ectoderma* vertheilt. — Endlich erwähne ich noch, dass allen Spongien Nesselcapseln abgehen, die bei den Coelenteraten nie fehlen, wie auch Häckel und Miklucho-Maclay hervorheben, sowie dass die Kalk- und Kieselnadeln der Spongien Productionen der Zellen des modificirten *Ectoderma* sind, während die Kalkkörper der Coelenteraten im *Mesoderma* ohne directe Betheiligung von Zellen sich bilden.

2. Die morphologischen Verhältnisse anlangend, so kann zugegeben werden, dass die Schornsteine oder Magenhöhlen der Spongien der verdauenden Höhle der Hydroidpolypen homolog sind und dass auch die in diese einmündenden „radialen“ Kanäle eine Vergleichung mit den Ausläufern der Magenöhle der einfachen Medusen und überhaupt mit den Gefässen der Coelenteraten zulassen. Dagegen ist mir nicht klar, wie Häckel gewisse Formen dieses Kanalsystems mit den perigastrischen Fächern der Anthozoen zusammenbringen kann, da doch die Entwicklung der beiderlei Räume offenbar eine ganz verschiedene ist. Bei den Anthozoen bilden sich die Septa als Falten des *Entoderma* und *Mesoderma* an der Aussenfläche des Schlundes und der Innenfläche der verdauenden Höhle (S. oben), wovon bei den Spongien nicht das geringste bekannt ist. Mir scheinen die Homologa der anastomosirenden radialen Kanäle der Kalkspongien einfach die Netze der Gefässe der Coelenteraten zu sein, die ja auch unter Umständen zu sehr weiten Räumen

sich umgestalten, so dass das Gewebe spongiös wird (Pennatuliden).

Nach Häckel zeigen ferner gewisse Spongien „ein radiales System von Antimeren.“ Sollte dem so sein, so läge hierin ein Grund mehr, dieselben von den Anthozoen zu entfernen, die, wie ich oben zeigte, entschieden bilateral symmetrisch sind, und sie den unzweifelhaft radialen Hydroidpolypen und Medusen zu nähern.

Das Gesagte möchte wohl genügen, um zu zeigen, dass die Verwandtschaften der Spongien mit den Coelenteraten sicherlich weniger bei den Anthozoen als bei den Hydroidpolypen zu suchen sind und will ich ohne weitere Begründungen nur noch bemerken, dass für mich nach Organisation und Entwicklung die Reihe der hier besprochenen Abtheilungen so sich stellt:

Spongien,
Hydroidpolypen, Siphonophoren,
einfache Medusen,
Anthozoen, Höhere Medusen, Ctenophoren.

Zu den Beziehungen der Anthozoen zu einander übergehend, muss ich von vorne herein bekennen, dass das Wenige, was wir über den Bau und die Entwicklung dieser Thiere wissen, lange nicht hinreicht, um ihre Uebereinstimmungen und Verschiedenheiten bestimmt erkennen zu lassen. Ich halte es daher für nicht gerathen, weiter in dieses Gebiet einzudringen und beschränke mich auf Folgendes.

1. Die wenigen bekannten Daten aus der Entwicklungsgeschichte scheinen für Grundverschiedenheiten des *Alcyonaria* und *Zoantharia* (Milne Edwards) zu sprechen. Bei den letzteren (bei Actinia) treten nach Kowalewsky (l. c.) in erster Linie zwei einander gegenüberstehende Septa und an denselben zwei Mesenterialfilamente auf, während die folgenden Septa (je 3 (?) nach Kowalewsky) erst später in jeder der beiden primitiven Kammern sich bilden. Unterstützt

werden diese Angaben durch die Erfahrungen von Lacaze-Duthiers über den Bau von *Antipathes*, dessen Polypen zeitlebens nur zwei gegenständige Mesenterialfilamente und im Ganzen 6 Septa haben (Ann. d. sc. nat. 1865. IV. pg. 1—59. Pl. 2. Figg. 5 u. 7) und somit gewissermassen einem Jugendzustande der Actinien zu vergleichen sind. Bei den *Alcyonarien* treten nun allerdings auch zwei Mesenterialfilamente früher als die anderen auf, allein dieselben stehen dicht beisammen und bilden sich nach allem, was wir wissen, alle acht Septa auf einmal.

2. Die Organisation der ausgebildeten Thiere anlangend, so ist, abgesehen von den bekannten Unterschieden, die in der Form und Zahl der Tentakeln und der Zahl der Scheidewände liegen, namentlich bemerkenswerth, dass die Lagerung der Muskeln an den Septa bei den *Zoantharien* eine andere ist als bei den *Alcyonarien*. Zwar liegen auch bei den ersteren diese Muskeln nicht nach dem radialen Typus, sind jedoch in anderer Weise vertheilt, worüber das Nähere bei Rötteken (l. s. c.) nachzusehen ist. Ferner hebe ich hervor, dass von den *Zoantharien* nur die *Zoanthinen* und *Antipatharien* Gefässe besitzen (Lacaze-Duthiers, ich), die grosse Mehrzahl dagegen, nämlich die *Actiniden*, die *Cerianthiden* und die *Madreporarien*, derselben vollkommen entbehren.

Alles zusammengenommen scheinen mir wie Agassiz (Bulletin of the Mus. of comp. Zoology No. 13 pg. 380) die *Alcyonarien* an die Spitze der *Anthozoen* zu gehören und unter diesen wieder die Pennatuliden die erste Stufe einzunehmen.

II. Geographische Verbreitung der Pennatuliden.

Bei den grossen Lücken in unseren Erfahrungen über das Vorkommen der Pennatuliden lässt sich für einmal noch kein

genügendes Bild ihrer horizontalen und verticalen Verbreitung entwerfen. Immerhin werden die folgenden Zusammenstellungen von einem gewissen Nutzen sein und einen Rahmen abgeben, der sich später immer mehr ausfüllen wird.

1. Horizontale Verbreitung.

Die den folgenden Tabellen zu Grunde gelegte Eintheilung der Meere ist nur als eine vorläufige anzusehen, wie man leicht daraus ersehen kann, dass das ganze amerikanische Ostmeer, das Westmeer von Amerika, dann die gesammte Asiatische Ostküste zusammengefasst sind. Es sind eben viele Gegenden auf das Vorkommen von Pennatuliden entweder gar nicht oder nur sehr ungenügend erforscht und war es demnach unmöglich, kleinere Bezirke zu Grunde zu legen. Wie viel Neues hier noch zu finden ist, lehren vor allem die neuesten Schleppnetzunternehmungen der Engländer, Amerikaner und Schweden, indem im Atlantischen Oceane allein Agassiz und Pourtalès die neue Gattung *Acanthoptilum* in 2 Arten, Smitt und Ljungman die *Virgularia Ljungmanii* und *Protoptilum Smittii*, endlich Carpenter und Wyville Thomson die Gattung *Bathyptilum* und zwei Arten von *Protoptilum* auffanden. Drei neue Gattungen von grossem allgemeinem Interesse für die Geschichte der ganzen Ordnung und 7 neue Arten waren die Frucht dieser doch nur auf einem ganz beschränkten Felde angestellten Untersuchungen! Wie viel da noch zu erwarten ist, ist klar und wird die neue vom Grafen Pourtalès mir eben angekündigte Expedition von Agassiz und ihm nach der Magellanstrasse und Californien sicherlich wieder viel des Neuen zu Tage fördern.

In die tabellarische Uebersicht am Schlusse dieses sind alle in meiner anatomisch-systematischen Beschreibung der Pennatuliden verzeichneten Formen, mit Inbegriff der von andern benannten und von mir nicht gesehenen Arten aufgenommen, letztere jedoch nur dann, wenn ich Grund zur Annahme hatte, dass dieselben gute Arten sind. Es giebt demnach diese

Aufzählung eine vollständige systematische Uebersicht der Gruppe.

(Die hierher gehörige Tabelle siehe Anlage A.)

Eine nähere Würdigung der gegebenen Tabelle führt zu folgenden Ergebnissen.

- 1) Die Unterfamilie der *Pteroidinae* mit den Gattungen *Pteroeides*, *Sarcophyllum* und *Godeffroyia* hat einen, wenn auch verbreiteten, doch scharf localisirten Wohnsitz, dessen Mittelpunkt die Süd- und Ostküste von Asien, die Sunda-Inseln und die Philippinen sind. Von da ziehen sich diese Formen bis nach Japan, südlich bis nach Australien, Neu-Guinea und Neu-Caledonien und westlich mit je Einer Art von *Pteroeides* nach der Westküste von Afrika und ins rothe Meer, zeigen dagegen nach dem Osten hin gegen Polynesien keinen Ausläufer, der weiter ginge, als die Carolinen. Ganz vereinzelt steht das *Pteroeides griseum* des Mittelmeeres da, um so mehr als dasselbe im östlichen Theile dieses Meeres ganz zu fehlen scheint.
- 2) Die Pennatulinen weichen von den Pteroidinen durch ihre weitere Verbreitung sehr erheblich ab und haben Repräsentanten im Mittelmeere (*Pennatula rubra* und *phosphorea*) im Britisch-Skandinavischen Meere (*Pennatula phosphorea*) im Nordmeere (*Pennatula phosphorea* und *borealis*) und im Atlantischen Ocean (*Pennatula phosphorea* var. *aculeata*); ferner im stillen Oceane an der Westküste von Amerika (*Leioptilum sinuosum*, *Ptilosarcus Gurneyi*), bei Japan und China (*Halisceptrum abies*, *Halisceptrum gustavianum*, *Pennatula fimbriata*), an der Südostküste von Indien (*Halisceptrum gustavianum*), bei Australien (*Leioptilum Grayi*) und Neu-Guinea (*Leioptilum sinuosum*), endlich an der Ostküste von Afrika (*Halisceptrum gustavianum*). Somit scheinen hier zwei scharf getrennte Wohnsitze sich zu

finden, einer nördlich vom Aequator in den europäischen Meeren und ein zweiter im stillen und indischen Oceane. Aus der Zwischenzone, der Ostküste von Amerika, der Westküste von Südamerika und von Afrika, sowie dem südlichen Theile des Atlantischen Oceans sind bis anhin keine Pennatuliden bekannt. Zugleich kann darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Formen, die diesen beiden Regionen entsprechen, auch im Systeme zusammengehören; einerseits sind es weiche Formen mit grossen Blättern vom Typus der Gattungen *Leioptilum* und *Ptilosarcus*, denen auch die *Pennatula fim briata* nahe steht, andererseits die harten Bildungen der anderen Arten von *Pennatula*.

- 3) An diese letzten Formen schliessen sich auch am nächsten die *Protoptileen* an, deren Wohnsitz ebenfalls der nördliche Theil des atlantischen Oceans ist.
- 4) Noch weiter verbreitet als die bisher besprochenen Abtheilungen sind die *Virgularieen*, die nur in den afrikanischen Meeren noch nicht beobachtet sind. Ihre Hauptwohnsitze sind:
 - a) die europäischen Meere und der nördliche Atlantische Ocean mit 4 Virgularien (*mirabilis*, *multiflora*, *glacialis*, *Steenstrupii*), 1 *Stylatula* (*elegans*) der *Pavonaria finmarchica* und allen *Funiculinen* (*Halipterus Christii*, *Funiculina quadrangularis*, *Umbellularia groenlandica*).
 - b) Die Ost- und Westküste von Amerika mit 7 Arten von *Stylatula* und den 2 Arten des nahe verwandten *Acanthoptilum*.
 - c) Die Süd- und Ostküste von Asien mit den Sunda-Inseln und Australien mit 8 *Virgularien* (*Lovenii*, *Rumphii*, *juncea*, *Reinwardtii*, *Ellisii*, *hexangularis*, *elegans*, *pusilla*) und 1 *Scytalium* (*Martensii*).

- 5) Die *Renillidae* geben wieder ein vortreffliches Beispiel von Beschränkung einer Gruppe auf einen engeren Verbreitungsbezirk. Von 8—9 Arten kommen 6 auf die Ostküste von Amerika und 3 auf die Westküste von Central- und Südamerika. Ausserdem stehen das rothe Meer mit 2 Formen und Australien mit Einer Art ganz unvermittelt da.
- 6) Die *Veretilliden* endlich fehlen ganz und gar an den Küsten von Amerika und haben ihren Hauptsitz in den asiatischen Meeren.

Von den *Kophobelemnonieae* und *Bathyptileae* kommen drei Formen auf die europäischen Meere, drei andere wahrscheinlich untereinander nahe verwandte Typen (*Kophobelemnon Burgeri* und *clavatum*, *Sclerobelemnon Schmeltzii*) auf das asiatische Meer.

Die *Veretilleae* haben nur zwei Repräsentanten im Mittelmeer (*Veretillum cynomorium* und *Stylobelemnon pusillum*) und Einen an der Westküste von Afrika (*Veretillum cynomorium*). Dagegen gehören die Gattungen *Lituarina*, *Policella*, *Clavella* und *Cavernularia* mit 8 Arten ausschliesslich den asiatischen Meeren und Australien an.

Zur besseren Veranschaulichung dieser Verhältnisse diene nun noch folgende Tabelle, in der unter „nördlicher atlantischer Ocean“ die südlicher als 60° N. gelegenen mittleren Theile des betreffenden Oceans gemeint sind.

(Die hierher gehörige Tabelle siehe Anlage B.)

Gestützt auf diese und die frühere Tabelle mache ich nun noch auf Folgendes aufmerksam.

- 1) Es gibt bei den Pennatuliden keine allverbreiteten (sog. kosmopolitische), wohl aber weitverbreitete Familien und zwar die *Pennatulinae* und *Virgularinae*. Nächstdem folgen die *Pteroidinae*, *Lituaridae* und

Renillidae, die 3 und 4 Meeren angehören, zuletzt mit ganz beschränkten Wohnsitzen die *Cavernularidae*, *Kophobelemnonieae*, *Funiculineae*, *Protoptileae* und *Bathyptileae*.

2) Von Gattungen sind nur wenige weiter verbreitet und zwar *Pteroeides* und *Renilla* ebenso weit als die *Pteroidinen* und *Renillaceen*; ferner *Virgularia*, *Pennatula* und *Stylatula*. Sollte jedoch *Pennatula fimbriata* besser an *Leioptilum* herangezogen werden, wie es den Anschein hat, so würde diese Gattung zu streichen sein. *Kophobelemnon* wird vielleicht auch nicht hierher gehören, wenn sich herausstellen sollte, dass *K. Burgeri* ein *Sclerobelemnon* ist und ebenso zähle ich auch *Veretillum* nicht mit Bestimmtheit hierher, da die 2 asiatischen Veretillen mir noch genauerer Untersuchung zu bedürfen scheinen.

3) Was endlich die Arten anlangt, so haben die meisten derselben einen ganz beschränkten Verbreitungsbezirk und weiss ich nur folgende als verbreiteter namhaft zu machen:

Pteroeides Lacazii, (Penang, Sumatra, Carolinen, Australien).

Pennatula phosphorea (Mittelmeer, Britisch-Skandinavisches Meer, Nordmeer, nördlicher Atlantischer Ocean).

Halisceptrum gustavianum (China, Amboina, Mozambique, Port Natal),

Funiculina quadrangularis (Mittelmeer, Skandinavien, Schottland, nördlicher Atlantischer Ocean).

Renilla reniformis (Carolina, Brasilien, Valparaiso),

Renilla Mülleri (Ost- und Westküste von Südamerika),

Leioptilum sinuosum (Californien, Neu-Guinea).

2. Verticale Verbreitung.

Bis jetzt ist, wie die gegebenen Tabellen lehren, nur von einigen 20 Arten von Pennatuliden die Tiefe, in der sie vor-

kommen, genau bekannt, und lassen sich somit nach dieser Seite noch weniger als mit Bezug auf die horizontale Verbreitung allgemeine Schlüsse ableiten. Immerhin kann man für eine grosse Zahl von Pennatuliden die Tiefe annähernd bestimmen, indem man theils die allgemeinen Angaben der Funder berücksichtigt, theils aus dem Vorkommen verwandter Formen einen Schluss ableitet. Auch der Umstand, dass gewisse Formen schon sei Langem bekannt sind aus Zeiten, wo man noch kaum oder wenig mit dem Schleppnetze in grossen Tiefen fischte, scheint mir Beachtung zu verdienen, obschon allerdings zu bemerken ist, dass Pennatuliden auch zufällig durch Stürme oder sonst wie von ihrem Boden sich losmachen und dann frei im Meere treiben und somit aus der grösseren oder geringeren Häufigkeit derselben in Museen kein ganz sicherer Schluss auf ihren Wohnort gezogen werden kann. In Berücksichtigung aller dieser Verhältnisse gelangt man zur Ueberzeugung, dass die grosse Mehrzahl der Pennatuliden Strandthiere sind, die zwischen dem tiefsten Ebbestande und einer Tiefe von 6—10—20 Faden ihren Wohnsitz haben, wogegen allerdings auch eine gewisse Anzahl derselben in grösseren und selbst in sehr bedeutenden Tiefen lebt.

Durchgehen wir die einzelnen Abtheilungen, so ergibt sich dass bei der Familie der *Penniformes* einzig und allein bei der *Pennatula phosphorea* var. *aculeata* eine Tiefe von 358 Faden gefunden und von der *Pennatula borealis* das Vorkommen in grösseren Tiefen wahrscheinlich ist. Von 5 Arten von *Pteroeides* hat Semper die Tiefe zu 6—10 Faden bestimmt, ebenso sind 20 Faden für die *Pennatula phosphorea* subvar. *pulchella* nachgewiesen und für andere Arten ist eine geringe Tiefe aus der Häufigkeit ihres Vorkommens zu erschliessen.

Die Familie der *Virgularieae* weist geringere Tiefen auf bei *Virgularia mirabilis*, *Stylatula elongata* (8—10 F.), *Acanthoptilum Pourtalesii* (12—44 F.), *A. Agassizii* (35 F.) und *Virgularia Ljungmani* (30—80 F.). Ferner weiss man durch

Rumph, dass die *Virgularia juncea* und *Rumphii* und durch Darwin dass die *Stylatula Darwinii* in ganz geringen Tiefen sich finden.

Bedeutende Tiefen sind beobachtet bei *Pavonaria finmarchica* (240—300 F.) *Funiculina quadrangularis* (20—350 F.) und bei der *Umbellularia grönlandica* (236 F.).

Die *Protoptileen* sind alle Tiefseethiere und gehen die beobachteten Zahlen von 225 bis 690 Faden.

Die zweite Zunft, die *Renillidae*, umfasst nur Küstenthiere, wogegen bei der 3. Zunft, den *Veretilliden*, die *Kophobelemnonieae* und *Bathyptileae* eher Tiefenthiere sind. Bei *Kophobelemnon stelliferum var. mollis* sind an der norwegischen Küste die Tiefen 40—80 Faden; an der Westküste von England dagegen zeigt die *var. dura* und eine Zwischenform zwischen beiden Varietäten 458 und 690 Faden und *Bathyptilum Carpenteri* 650 Faden. Von den *Veretilleen* ist nur von *Veretillum Stimpsonii* und *baculatum* die Tiefe bekannt (6—10—20 und 25 F.), doch lässt sich aus der Häufigkeit des Vorkommens der anderen Arten und Gattungen vermuthen, dass sie in geringeren Tiefen leben.

Uebersehen wir alles hier Bemerkte, so scheint sich zu ergeben, dass es vorzugsweise die einfacheren Stockformen sind, die in grossen Tiefen leben, diejenigen nämlich, bei denen die Polypen direct am Kiele sitzen und die Stöcke zugleich bilateral symmetrisch sind. Zu demselben Resultate ist vor Kurzem *Agassiz* für die Steincorallen gelangt (Bulletin Nr. 73, pag. 384) und ebenso weisen andere Erfahrungen der neuesten Tiefseeuntersuchungen (*Rhizocrinus*) nach derselben Seite hin. Diese einfachsten, in grossen Tiefen lebenden Formen der Pennatuliden sind möglicher Weise auch die ältesten und würden dann auch als letzte Reste einer früheren Schöpfung sich ansehen lassen und zugleich den Beweis liefern, dass in grossen Meerestiefen die Tendenz zum Variiren weniger in die Erscheinung tritt, als in seichten Gewässern, in denen eine viel grössere

Zahl von äusseren Einwirkungen (Licht, Temperatureinflüsse u. s. w.) umgestaltend und erregend einzuwirken im Stande ist.

3. Die Entwicklung des Pennatulidenstammes.

Indem wir schliesslich zur Anwendung der im Früheren auseinandergesetzten Grundsätze und zur Verknüpfung und Verwerthung der unter 2. besprochenen Thatsachen auf die Geschichte der Pennatuliden übergehen, treten wir, wie jeder weiss, in ein rein hypothetisches Gebiet. Und doch ist dasselbe nicht ganz zu umgehen und hat gerade in diesem Falle eine solche Betrachtung um so mehr Bedeutung, als hier zum ersten Male die Darstellung der Entwicklung einer Thierabtheilung nach der polyphyletischen Descendenzhypothese versucht wird.

Auch die polyphyletische Hypothese wählt als Ausgangspunkt einer solchen Betrachtung eine Vergleichung der lebenden Formen und eine Gruppierung derselben nach ihrem Baue, denn auch bei dieser Hypothese werden die einfacheren Formen als Ausgangspunkte, die complicirtesten als Endpunkte der Entwicklungsreihen angesehen. Dagegen stellt diese Hypothese die gefundene Formenreihe nicht einfach als zusammengehörende genetische Reihe, als Stammbaum auf, sondern verfolgt von vorne herein den Gedanken, dass eine gewisse Zahl der Glieder derselben ganz unabhängig von einander ihren Ursprung nahmen. Für die weitere Durchführung der polyphyletischen Descendenzhypothese ist dann vor Allem die geographische Verbreitung massgebend, insofern als bei weit getrennten Formen eine gesonderte Entstehung und bei zusammenlebenden Arten und Gattungen genetische Beziehungen derselben zu einander wahrscheinlicher sind, doch darf natürlich dieses Criterium nur mit grossem Vorbehalte verwerthet werden, bis und so lange die jetzige und die vorweltliche Fauna nicht besser bekannt sind.

Erörtern wir nun in erster Linie die Frage nach der natürlichen Formenreihe der Pennatuliden vom Standpunkte ihres Baues.

Die einfachsten der bis jetzt bekannten Pennatuliden sind die *Protoptileae* und *Bathyptileae*, bilateral symmetrische Polyparien, deren Polypen auf jeder Seite alternirend oder in kurzen Querreihen von je zwei und drei Individuen stehen. Schon längere Querreihen mit mehr Polypen besitzen die *Funiculineae* und von diesen führt dann, indem die Polypen verschmelzen und die verschmolzene Parthie vom Kiele sich abhebt und so Blätter entstehen, eine continuirliche Reihe durch *Pavonaria* und die *Virgularinea* zu den *Penniformis*. Andererseits gelangt man von *Bathyptilum*, wenn die Polypen zahlreicher werden und auch an der dorsalen Kielfläche sich entwickeln zu den *Kophobelemnonieae* und endlich zu den *Veretilleen*.

Nur zu den *Renilliden* führt keine Brücke von den jetzt lebenden Pennatuliden aus und müssen wir zum Verständnisse derselben auf eine noch nicht beobachtete Urform, ähnlich den jugendlichen von Fritz Müller beobachteten Renilien oder den Cornularien unter den Alcyoniden zurückgehen, die der Kürze halber *Archiptilum* heissen mag. Dieses *Archiptilum* wäre als ein freier einfacher Polyp nach Art der *Edwardsien* aber mit der innern Organisation der *Alcyonarien* zu denken und liesse sich an ihm schon eine solche Differenzirung annehmen, dass ein Stiel und ein Kiel zu unterscheiden wäre. Aus solchen *Archyptileen* oder weiteren Umbildungen derselben könnte man dann einerseits durch besondere Art der Knospenbildung die *Renilliden*, andererseits die *Protoptileen* und die *Bathyptileen* ableiten und wäre in ihnen das vereinigende Band der ganzen Ordnung gegeben. Die Abkunft der *Archyptileen* selbst anlangend, so werden wir naturgemäss auf die Hydroidpolypen geführt und kann es nach dem, was wir über den Bau von *Hybocodon*, *Tubularia* und *Corymorpha* wissen (S. m. Icon. hist. pg. 103), keine Schwierigkeiten machen, von denselben aus den Uebergang zu den gekammerten *Anthozoen* zu finden, wie dies auch Häckel angedeutet hat (Gen. Morphol. II. LII.) Diese *Protanthozoen* würden dann in weiterer Linie zu den

Urtypen der verschiedenen Abtheilungen der Korallenthiere und somit auch zu den *Archiptileen* sich entwickelt haben.

Auf dem Gesagten weiter fussend nehme ich nun vom Standpunkte der polyphyletischen Descendenzhypothese an, dass in allen Meeren *Archiptileen* entstanden und unabhängig von einander weiter sich entwickelten. In jedem Meere ferner war meiner Meinung zufolge die Möglichkeit gegeben, dass aus den Urformen die verschiedenen höheren Typen sich gestalteten, doch ist keine Nöthigung vorhanden zur Annahme, dass alle Gattungen oder Familien auch an jedem Orte entstehen mussten. Endlich fordert die von mir vertretene Hypothese auch nicht, dass alle an Einer Localität vorkommenden Formen untereinander in genetischer Beziehung stehen, obschon sie eine solche nicht ausschliesst. — Sehen wir nun zu, wie zu diesen Annahmen und Voraussetzungen die bis jetzt bekannten Thatsachen stimmen.

Was die angenommene Urform der Pennatuliden betrifft, so ist es unnöthig, sich in Vermuthungen zu ergehen, ob dieselbe noch gefunden werden wird und wo, und beschränke ich mich daher auf die Bemerkung, dass die einfachsten sonst bekannten Formen, die *Protoptileae*, *Bathyptileae* und *Funiculineae* alle den europäischen Meeren und dem nördlichen atlantischen Ocean angehören, was in grellem Widerspruche mit meiner Annahme einer allgemeinen Verbreitung der einfacheren Formen zu stehen scheint. Wenn man jedoch bedenkt, dass diese Formen alle in grösseren Tiefen leben und dass in andern Meeren solche Tiefen noch gar nie untersucht worden sind, so ist ersichtlich, dass über die Verbreitung der genannten einfacheren Typen vorläufig gar kein Urtheil gefällt werden kann.

Was ferner das von mir postulierte Vorkommen von verschiedenen Pennatulidenformen in Einem und demselben Meere anlangt, so finden sich in den europäischen, asiatischen und australischen Meeren von den 10 Unterabtheilungen der Pennatuliden, so viel bis jetzt ermittelt ist, je 5—7 vertreten, wogegen die amerikanischen Meere nur 3 und 2, und die afrikanischen

Küsten nur 3 und 1 aufweisen. Auch in dieser Beziehung werden sicherlich weitere Untersuchungen mehr Formen zu Tage fördern und die angegebenen Zahlen z. Th. umgestalten; immerhin ist doch sicher, dass in gewissen Meeren gewisse Formen ganz fehlen, was durchaus nicht gegen meine Hypothese spricht. Die auffallendsten Thatsachen sind das Fehlen der *Veretilliden*, *Pteroidinen* und *Funiculineae* in den amerikanischen Meeren, der Mangel der *Renillen* in den europäischen und asiatischen Meeren, die geringe Vertretung der *Pteroidinen* an den europäischen Küsten, die Abwesenheit der *Veretilliden* an der afrikanischen Ostküste. Das an Unterfamilien reichste Meer ist das Mittelmeer, dann folgen der nördliche atlantische Ocean, die asiatischen und australischen Meere. Zählt man nicht die grösseren Abtheilungen, sondern die Gattungen und Arten, so übertreffen die asiatischen Meere bei weitem alle andern und erscheinen als die Hauptwohnsitze und Bildungsstätten der Pennatuliden.

Mit Hinsicht auf die Ableitung der einzelnen Formen auseinander, so ist keine Nöthigung vorhanden, alle Typen Einer Localität in directen genetischen Zusammenhang zu bringen, noch auch alle Individuen Einer Art, alle Arten einer Gattung oder alle verwandten Gattungen auf einander zurückzuführen. So hat z. B. das Mittelmeer 8 Pennatuliden, die nach ihrer Organisation in zwei Reihen zerfallen: 1) *Kophobelemnon Leuckartii*, *Stylobelemnon pusillum* und *Veretillum cynomorium* und 2) *Funiculina quadrangularis*, *Virgularia multiflora*, *Pennatula phosphorea*, *Pennatula rubra* und *Pterocides griseum*. Diese Formen sind, abgesehen von den zwei *Pennatulae*, so verschieden, dass es sehr unwahrscheinlich ist, dass sie direct von einander abstammen und ziehe ich es vor anzunehmen, dass dieselben verschiedenen Entwicklungsreihen angehören, die jedoch in letzter Linie, früher oder später, wenn auch nicht auf dasselbe Matherthier, doch auf dieselbe Urform zurückführen. — Bei den

Individuen Einer Art und den Arten Einer Gattung ist unbedingt in erster Linie an eine Zurückführung derselben aufeinander zu denken, wenn sie die nämlichen Wohnsitze haben, und bin ich so z. B. der Ansicht, dass die 2 *Pennatulæ* des Mittelmeeres, die Pteroeidesarten der asiatischen Meere, die Renillen der Ostamerikanischen Küste, die asiatischen Virgularien wahrscheinlich grösstentheils genetisch zusammenhängen, indem sie entweder direct von einander abstammen oder eine einzige oder einige wenige Urformen der nämlichen Gattung als Ausgangspunkt haben, wie die *Pteroeides*, *Renillen* und *Virgularien*. Hierbei wäre jedoch weiter anzunehmen, dass von jeder dieser Urformen viele Individuen selbständig in die Umbildung eintraten und durch eine grössere oder geringere Zahl von Stufen dieselbe durchliefen. Noch wahrscheinlicher ist bei Individuen Einer Art, die denselben Wohnsitz haben, der genetische Zusammenhang und steht wohl nichts im Wege, alle *Funiculinen* und *Pennatulæ phosphoreæ* des Golfes von Neapel, alle Individuen des *Stylolelemon pusillum* von Palermo u. s. w. von Einem Mutterthiere abzuleiten.

Sind dagegen die Fundorte von Arten Einer Gattung weit getrennt, wie bei den europäischen und asiatischen Virgularien, den Pennatulinen des stillen Oceans und der europäischen Küsten, den Renillen von Amerika und des rothen Meeres, so liegt es nahe, an ganz selbständige Entwicklungsreihen zu denken. Wenn z. B. bei den ostamerikanischen Renillen eine einfache Renillaform, etwa wie die *Renilla Edwardsii* oder *reniformis*, oder eine unbekannte *Protorenilla* als Ausgangspunkt der andern Formen angenommen werden kann, so ist bei der *Renilla africana* keine Nöthigung vorhanden, eine solche Urform vorauszusetzen und kann dieselbe, ebenso gut wie die Stammform der amerikanischen Renillen, direct von einer Urform der Pennatuliden (einem *Archiptilum*) abgeleitet werden.

Auch wenn Individuen Einer Art an weiter entfernten Localitäten sich finden, wie z. B. bei der *Pennatula phosphorea*,

Funiculina quadrangularis, *Renilla reniformis* u. s. w., so ist es wohl passender, eine selbständige Entstehung derselben anzunehmen, obschon allerdings Möglichkeiten denkbar sind (früherer Zusammenhang von Meeren, Meeresströmungen), welche im Laufe der Zeiten eine ungemein weite Verbreitung der Abkömmlinge Eines Mutterthieres hätten veranlassen können.

Soll endlich mit Hinsicht auf die Art und Weise der Umwandlungen einer Form in andere noch etwas bemerkt werden, so würde ich einfach sagen, dass die oben (sub 1) auseinandergesetzten Principien auch hier anzuwenden sind. In erster Linie würde ich an eine Entwicklung neuer Formen aus den Eiern von andern denken in Folge geänderter Entwicklungsmodalitäten und in dieser Weise vor allem neue Gattungen und Arten ableiten. Dann aber wäre bei Thierformen, die wie die Pennatuliden aus Stöcken bestehen, bei denen das Eigenthümliche vor allem in mehr untergeordneten Momenten, d. h. in der grösseren oder geringeren Entwicklung der Knospen nach Zahl, Grösse, Lagerung u. s. w. besteht, auch an directe Umbildungen einer Form in Andere zu denken, die vor Allem zur Zeit der ersten Entwicklung Platz greifen und z. Th. in äusseren Einwirkungen mannigfacher Art begründet sein könnten.

Alles zusammengenommen bewegt sich, wie man sieht, die polyphyletische Descendenzhypothese in einem sehr weiten Gebiete von Möglichkeiten, und würde, wie unsere Kenntnisse jetzt liegen, ein Versuch die Geschichte der Pennatuliden im Einzelnen nach derselben abzuleiten, nicht durchführbar sein, weshalb auch von der Aufstellung von Stammbäumen gänzlich Umgang genommen wird. Die monophyletische Lehre scheint in dieser Beziehung besser zu stehen; allein man versuche nur einmal nach ihren Principien zu verfahren und man wird bald zur Ueberzeugung gelangen, dass das Ende des Wissens auch bald erreicht ist. Bei den Pennatuliden wäre nach dieser Hypothese die erste Bildungsstätte in den indischen Ocean zu verlegen und von hier aus durch die Meeresströmungen die Verbreitung der einzelnen

Formen über die ganze Erde zu erklären. Angenommen diese Strömungen seien früher günstiger gewesen, als sie es jetzt sind, so müssten im Entstehungscentrum der Ordnung die einfachsten und am tiefsten stehenden Formen in wenig Vertretern und weiter von demselben weg immer mehr neue und höher stehende Formen sich finden, Voraussetzungen, denen die Erfahrung ganz und gar widerspricht, indem gerade die am höchsten stehenden *Pteroidinen*, *Pennatulinen*, *Veretilliden*, in den indischen Meeren in grösster Menge vorkommen und die einfacheren Formen ganz fehlen. Bei so bewandten Verhältnissen genügt, trotz ihrer unzweifelhaften Verwicklung, die polyphyletische Hypothese doch noch besser, und wäre es nicht gar schwer, für die verschiedenen Meere eine Reihe von Stammbäumen aufzustellen, die an die bekannten Verbreitungsverhältnisse nicht übel sich anschliessen. Wenn ich nichtsdestoweniger auf die Vorlegung solcher Stammbäume verzichte, so geschieht es einfach aus dem Grunde, weil, soweit die Thatsachen reichen, leicht Jeder, der den gegebenen Erörterungen gefolgt ist, solche Genealogien wird anfertigen können, zu einer genaueren Darstellung dagegen die Zeit noch nicht gekommen ist.

I n h a l t.

	Seite
Allgemeine Betrachtungen zur Descendenzlehre	1
Zur Entwicklungsgeschichte des Pennatulidenstammes .	45
1. Morphologie der Pennatulidenindividuen	45
2. „ der Pennatulidenstöcke	51
3. Histologie der Pennatulidenindividuen u. Pennatulidenstöcke	56
4. Entwicklung der Pennatuliden und Pennatulidenstöcke .	60
5. Verwandtschaften der Pennatuliden	67
Geographische Verbreitung der Pennatuliden	72
1. Horizontale Verbreitung	73
2. Verticale Verbreitung	77
3. Die Entwicklung des Pennatulidenstammes	80
