

III. e<sub>2</sub>**Anthozoa****(Teil II: Actiniaria, Octocorallia)**

von F. PAX, Breslau

Mit 149 Abbildungen

**5. Ordnung: Actiniaria.**

**Charakteristik** Die Aktiniarien oder Seeanemonen sind solitär lebende, selten stockbildende Hexakorallien, die meist sessil, aber niemals auf dem Untergrunde festgewachsen sind; nur wenige leben planktisch. Die fast immer in Paaren gruppierten Mesenterien sind meist bilateral-symmetrisch oder zweistrahlig-symmetrisch angeordnet. Der Mesenterienzuwachs erfolgt im allgemeinen in allen Exozölen. Das Schlundrohr ist in der Regel mit 2 Siphonoglyphen ausgestattet. Flimmerstreifen der Mesenterialfilamente fehlen nur den niedersten Formen. Eigentliche Skelettbildungen sind nicht vorhanden. Mesogloea und Muskulatur sind kräftig entwickelt. Die Retraktoren der Mesenterien bilden meist einen deutlich vorspringenden Wulst (Muskelfahne). Im Bereich der Körperwand und der Mesenterien treten die Nesselzellen vielfach zur Bildung spezifischer Nesselorgane zusammen. Geschlechtsverteilung monözisch oder diözisch. Zahlreiche Seeanemonen sind mit Zooxanthellen vergesellschaftet.

Die Ordnung der Aktiniarien ist weltweit verbreitet. Im Gegensatz zu Verhalten anderer Anthozoen haben Seeanemonen auch das Brackwasser besiedelt. Sie finden sich daher in Meeren mit niedrigem Salzgehalt (Ostsee, Schwarzes Meer, Asowsches Meer), in Reliktenseen (Mogilnoje, Chilka Lake) und in Flußmündungen (englische Küstenflüsse, Jang-tse-kiang).

**Systematik** Die Grundlage der modernen Aktiniariensystematik bilden die Untersuchungen der Brüder HERTWIG (1879), die das für die Klassifikation wesentlichste Ergebnis ihrer Studien selbst in den Worten zusammenfaßten: „Bei der Einteilung der Anthozoen sind die Septen in erster Linie zu berücksichtigen, aber weniger die Zahl als vielmehr der Bau, die Anordnung derselben um das Schlundrohr und ihre Entwicklung.“ Hatte man früher Bau und Bildung der Mesenterien über Gebühr vernachlässigt, so wurden nach dem Erscheinen der HERTWIGSchen Untersuchungen alle klassifikatorischen Versuche nach dem Verhalten der Mesenterien orientiert. Damit drohte ein Kri-

terium, das in der Hand umsichtiger Forscher den raschen Aufschwung der Aktiniariensystematik herbeigeführt hatte, infolge übertriebener Anwendung seitens anderer die Weiterentwicklung der Klassifikation zu stören. Das Schrifttum der neunziger Jahre des vorigen Jahrhunderts läßt die Spuren dieses Rückganges deutlich erkennen. Besonders war es VERRILL, der immer wieder betonte, daß die Systematiker die große Variabilität der Mesenterienanordnung unterschätzten und dadurch zu Fehlschlüssen verleitet würden. Im Gegensatz zu dem auf einseitiger Bevorzugung des Mesenterienbaues beruhenden Systeme R. HERTWIGS war das Bestreben CARLGRENS von vornherein darauf gerichtet, durch gleichmäßigere Berücksichtigung aller Organsysteme zu einer natürlichen Klassifikation der Seeanemonen zu gelangen. So folgte auf das Zeitalter der Mesenteriensystematik eine Periode, in der der Bau des Kontraktionsapparates in immer stärkerem Maße Berücksichtigung fand. Gleichzeitig versuchte man, auch die Nesselorgane klassifikatorisch zu verwenden.

Die Frage nach der differentialdiagnostischen Bedeutung der Nesselkapseln der Aktiniarien ist noch keineswegs endgültig geklärt. Sie hat in den letzten 4 Jahrzehnten eine sehr verschiedene Beantwortung erfahren. Während ein Teil der Forscher den taxonomischen Wert der Nematozysten leugnete, haben andere versucht, Form und Größe der Nesselkapseln nicht nur zur Unterscheidung von Arten und Gattungen, sondern sogar zur sicheren Trennung nahe verwandter Familien, wie der *Sagartiidae* und *Metridiidae*, zu verwenden. So ist IWANZOFF (Bull. Soc. Nat. Moscou, [NS], 10, p. 96; 1896) der Überzeugung, „daß ihr Bau bei verschiedenen Aktinien in seinen wesentlichen Zügen vollkommen ähnlich ist, und die Verschiedenheiten sich hauptsächlich auf die Größe und allgemeine Form beschränken. Doch erscheinen in dieser Hinsicht die Nematozysten sogar eines und desselben Tieres oft so mannigfaltig, daß sie schwerlich als systematisches Merkmal dienen können“. Wenige Jahre später vertritt CARLGREN (Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst., 17, 2, p. 23; 1900) die Auffassung, „daß die Nesselkapseln von großem Wert bei der Identifizierung der Arten und oft auch bei der Erkennung der Gattung sind“. Die Kennzeichnung der Species wird also unter Umständen recht verschieden ausfallen, je nach dem Standpunkte, den ein Autor in dieser Frage einnimmt. Ein Einwand, der häufig gegen die differentialdiagnostische Verwendung der Nematozysten erhoben worden ist, betrifft ihre innerhalb recht beträchtlicher Grenzen schwankende Größe. Es kann nicht geleugnet werden, daß die Anwendung dieses Merkmals in manchen Fällen versagt. So sind nach T. A. STEPHENSON (1929) die Größenunterschiede der Penicilli in den Akontien von *Sagartia elegans*, *Actinothoë lacerata*, *A. anguicomma* und *Cereus pedunculatus* so geringfügig, daß eine sichere Trennung dieser Arten auf Grund jenes Kriteriums nicht möglich ist; dagegen lassen sich *Actinothoë sphyrodeta* und *Sagartia troglodytes* verhältnismäßig leicht an der Länge ihrer Penicilli in den Akontien erkennen (Fig. 54). Die Länge der Nesselkapseln scheint mit zunehmendem Alter des Tieres zu wachsen. Innerhalb einer dem gleichen Standort entstammenden

Population haben im allgemeinen die größten Individuen die längsten, die kleinsten Exemplare die kürzesten Nematozysten (Fig. 55). Ob bei der Differenzierung der Nesselorgane auch Geschlecht und Ernährung eine Rolle spielen, bedarf noch der Feststellung. Daß Einflüsse der Umwelt von erheblicher Bedeutung sind, kann mit Sicherheit angenommen werden. WEILL (1934) ist der Überzeugung, daß der Nesselapparat durch das Milieu nur quantitative Veränderungen erfährt. Für eine solche Beeinflussung sprechen direkte Beobachtungen. Nach WALTON (1911) sollen die an exponierten Stellen lebenden Pferdeaktinien mehr Randsäckchen haben als ihre an geschützten Standorten vorkommenden

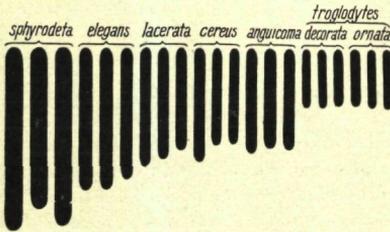


Fig. 54. Größenunterschiede der Penicilli in den Akontien einiger britischer Seeanemonen. — Nach T. A. STEPHENSON (1929).

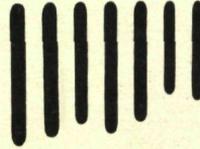


Fig. 55. Größenunterschiede der Penicilli in den Akontien von 7 Individuen von *Cereus pedunculatus* von dem gleichen Standort. Die Penicilli sind nach der Körpergröße der Tiere geordnet (links das größte, rechts das kleinste Individuum). — Nach T. A. STEPHENSON (1929).

Artgenossen. Aber auch qualitative Veränderungen des Nesselapparates scheinen gelegentlich durch Umwelteinflüsse hervorgerufen zu werden. So trägt die von RAWLINSON (1934) beschriebene Zwergrasse („Dingle anemone“) der Seenelke aus dem Brackwasser des River Mersey nicht nur Spirulae, sondern auch reichlich Penicilli in ihren Akontien, eine Tatsache, die man bis vor kurzem als unvereinbar mit der Zugehörigkeit zur Familie *Metridiidae* betrachtet hat (T. A. STEPHENSON 1929).

Nach den neuesten Untersuchungen WEILLs (1934, p. 637) hat die Größe der Nesselkapseln keinen taxonomischen Wert. Wichtiger als die Verbreitung einzelner Typen von Nematozysten ist nach diesem Autor der Aufbau des gesamten Nesselapparates, des sogenannten Knidoms. Nach der von ihm vorgeschlagenen Terminologie (S. III. e 135) zeigt das Knidom von *Actinia equina*, *Anemonia sulcata* und *Tealia felina* folgenden Aufbau:

*Actinia equina*

| Organ               | Atriche | Basitriche | mikrobasische Mastigophore | Spirozysten |
|---------------------|---------|------------|----------------------------|-------------|
| Fußscheibe          | +       | +          | —                          | —           |
| Mauerblatt          | +       | +          | —                          | —           |
| Randsäckchen        | +       | —          | —                          | —           |
| Tentakel            | —       | +          | —                          | +           |
| Mesenterialfilament | —       | +          | +                          | —           |

*Anemonia sulcata*

| Organ               | Atriche | Basitriche | mikrobasische Mastigophore | Spirozysten |
|---------------------|---------|------------|----------------------------|-------------|
| Fußscheibe          | —       | +          | —                          | —           |
| Mauerblatt          | +       | +          | —                          | —           |
| Randsäckchen        | +       | —          | —                          | +           |
| Tentakel            | —       | +          | —                          | +           |
| Mesenterialfilament | —       | +          | +                          | —           |

*Tealia felina*

| Organ               | Atriche | Basitriche | mikrobasische Mastigophore | Spirozysten |
|---------------------|---------|------------|----------------------------|-------------|
| Fußscheibe          | —       | +          | —                          | —           |
| Mauerblatt          | —       | +          | —                          | —           |
| Tentakel            | —       | +          | —                          | +           |
| Mesenterialfilament | —       | +          | +                          | —           |

Die von WEILL vorgenommene Analyse des Knidoms zahlreicher Aktiniarien hat zur Feststellung recht bemerkenswerter, bisher nicht beachteter Korrelationen geführt. So ist in der Familie *Actiniidae* das Auftreten atricher Haploneme (S. III. e 135) an das Vorkommen von Randsäckchen gebunden. Die mit Randsäckchen ausgestatteten Gattungen (*Actinia*, *Anemonia*, *Bunodactis*) haben atriche Haploneme; den Genera ohne Randsäckchen (*Tealia*, *Condylactis*) fehlt dieser Nesselkapseltypus. Ebenso besteht in der Familienreihe *Acontizaria* eine Korrelation zwischen dem Auftreten von Amastigophoren (S. III. e 135) und der Anwesenheit von Akontien. WEILL erhebt (p. 352) die prinzipielle Forderung, „avoir étudié tous les organes d'un Cnidaire, à toutes les phases de son ontogenèse, pour pouvoir interpréter la composition de son cnidome“. Damit wurden der Anwendung des WEILLschen Prinzips in der Praxis von vornherein recht enge Grenzen gezogen. Bezüglich der differentialdiagnostischen Bedeutung der Nesselkapseln besteht im wesentlichen auch heutzutage noch die Auffassung zu recht, der PAX schon 1907 Ausdruck gab: „Die Möglichkeit, daß sorgfältige Beobachtungen über Bau und Verteilung der Nesselzellen einem umsichtigen Forscher gelegentlich bei der Identifizierung von Arten gute Dienste leisten können, bleibt unbestritten; nur dürfen derartige Kriterien in ihrer systematischen Bedeutung nicht überschätzt, in ihrer Anwendung nicht verallgemeinert werden.“

Gegen eine solche Überschätzung einzelner taxonomischer Merkmale wendet sich auch T. A. STEPHENSON (1928, p. 106). Mit Recht hebt er hervor, daß sich stets Schwierigkeiten ergeben haben, sobald der Versuch unternommen wurde, die Klassifikation der Aktiniarien auf einzelne Merkmale zu gründen, gleichgültig, ob es sich dabei um Entwicklung und Anordnung der Mesenterien, Beschaffenheit des Kontraktionsapparates oder Differenzierung der Nesselorgane gehandelt habe. Die meisten Aktinienarten sind bisher aufgestellt worden auf Grund der Untersuchung konservierten Materials. Dabei ist gerade die Beobachtung lebender Seeanemonen geeignet, auch systematisch wichtige Aufschlüsse zu geben. „I am doubtful personally“, so schreibt T. A.

STEPHENSON, „whether accurate specific identification from preserved material is always a possible achievement.“ Seiner Behauptung, „in any case living material should be available for a specific identification“, ist durchaus beizupflichten. In einem scheinbaren Widerspruche hierzu äußert sich PORTIELJE (1933, p. 141) folgendermaßen: „Identification of living anemones in critical cases is always a very difficult and troublesome matter.“ Tatsächlich liegen die Verhältnisse so, daß in gewissen Fällen zur sicheren Bestimmung der Art neben der Beobachtung des lebenden Tieres die Untersuchung konservierten Materials auf Mikrotomschnitten und Mazerationspräparaten unerlässlich ist. Dadurch gestaltet sich die systematische Bestimmung der Aktiniarien häufig außerordentlich zeitraubend. Die Beobachtung des lebenden Tieres ist schon deshalb zu empfehlen, weil es unter den Seeanemonen Arten gibt, die sich morphologisch nur wenig, physiologisch dagegen sehr deutlich unterscheiden. Insbesondere scheinen bestimmte Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung als Speziesmerkmale aufzutreten.

Die im folgenden benützte Klassifikation geht von der Tatsache aus, daß bei der überwiegenden Mehrzahl der Seeanemonen der Mesenterienzuwachs ausschließlich in den Exozölen angelegt werden. Daraus ergibt sich eine Gliederung der Aktiniarien in die beiden Unterordnungen der Exozölarier und Endozölarier. Bei der weiteren Einteilung der Exozölarier kann man entweder die Tentakelanordnung in Zyklen oder radiären Reihen als ersten Einteilungsgrund wählen oder aber von der ektodermalen Längsmuskel- und Ganglienschicht ausgehen, die nur bei den primitivsten Formen kräftig entwickelt sind, allen höher entwickelten Typen aber fehlen. Gegen den ersten Vorschlag spricht die Tatsache, daß z. B. bei der *Stoichactidae*-Gattung *Antheopsis* beide Formen der Tentakelanordnung nebeneinander vorkommen, indem die normalerweise stichodaktyline Gruppierung gelegentlich durch Reduktion in die aktiniine Anordnung übergeführt wird. Aber auch die zweite Einteilung ist mit Nachteilen verbunden, da bei ihrer Annahme gewisse nahe miteinander verwandte Familien im System getrennt werden oder andere eine ihrem wahren Charakter nicht ganz entsprechende Stellung erhalten. Entscheiden wir uns für das erste Verfahren, so erhalten wir unter den Exozölarier 2 Entwicklungsreihen (*Actiniina* und *Stichodactylina*), von denen jede ein ganz allmähliches Aufsteigen von niederen zu höher organisierten Formen erkennen läßt. Die weitere Einteilung der *Actiniina* nach dem Bau des Spinchter in *Endomyaria* und *Mesomyaria* ist gewiß in mehrfacher Hinsicht unbefriedigend. Ob nämlich die Aktininen mit mesogloälem Spinchter sämtlich in einem nahen Verwandtschaftsverhältnis zueinander stehen oder ob eine Verlagerung des Spinchter in die Mesogloea in verschiedenen Familien unabhängig stattgefunden hat, ist keineswegs sicher. Auch die Frage nach der klassifikatorischen Bewertung der Aktinien (Familienreihe *Acontizaria* Pax) ist noch durchaus ungeklärt. Immerhin sei hier daran erinnert, daß auch WEILL in seiner neuesten Studie (1934) den taxonomischen Wert dieser Nesselorgane ganz besonders betont.

Erhebliche Schwierigkeiten bereitet gegenwärtig noch die Abgrenzung der Familien. Fast jede neu erscheinende systematische Arbeit, die sich mit dieser Frage beschäftigt, schlägt gewisse Abänderungen vor, die oft schon nach kurzer Zeit wiederum modifiziert werden müssen. Hier ist also leider noch keine klassifikatorische Stabilität erreicht. Dies gilt besonders für die Familie *Sagartiidae* im Sinne der älteren Autoren. Da in der Fauna der Nord- und Ostsee alle Familien nur durch wenige Arten vertreten sind, so lag für den Bearbeiter keine unmittelbare Veranlassung vor, zu diesen Streitfragen Stellung zu nehmen. Es sei hier aber darauf aufmerksam gemacht, daß die Kennzeichnung der Familien nicht erschöpfend, sondern nur den Bedürfnissen des vorliegenden Werkes angepaßt ist.

### Bestimmungsschlüssel

Sämtliche im Gebiet der Nord- und Ostsee heimischen Seeanemonen gehören zur Unterordnung der Exocoelaria, bei denen nach der Ausbildung der ersten 12 Mesenterien (Protomesenterien) alle folgenden Mesenterienpaare (Metamesenterien) mit einander zugewandten Längsmuskeln in den Exozölen angelegt werden. Zu den Exozölarier rechnen wir auch diejenigen Aktiniarien, bei denen die Gesamtzahl der Mesenterien nicht mehr als 12 beträgt. Das allen hier-

her gehörigen Familien gemeinsame Merkmal ist also ein negatives: Exocoelaria sind Aktiniarien, bei denen der Mesenterienzuwachs niemals in Endozölen erfolgt.

### Unterordnung *Exocoelaria*.

Sämtliche Exocoelaria der Nord- und Ostsee gehören zur Tribus *Actiniina*, bei der die Tentakeln stets unverzweigt und in alternierenden Kreisen angeordnet sind. Bei den *Stichodactylina*, die unserem Gebiete fehlen, sind die Tentakeln sämtlich oder nur zum Teil in radiären Reihen angeordnet. Der Sphincter ist, wenn vorhanden, stets entodermal.

#### Tribus *Actiniina*.

Bestimmungsschlüssel der Subtribus.

I. Sphincter fehlend<sup>1)</sup> oder entodermal; ohne Akontien<sup>2)</sup>

*Endomyaria* (s. unten).

II. Sphincter mesoglöal<sup>1)</sup> (Akontien meist vorhanden)

*Mesomyaria* (s. S. III. e 100).

#### 1. Subtribus *Endomyaria*.

Bestimmungsschlüssel der Familienreihen.

a. Ohne Basilar-muskeln (Fußscheibe vorhanden oder fehlend)

*Abasilaria* (s. unten).

b. Mit Basilar-muskeln (Fußscheibe stets vorhanden)

*Basilaria* (s. S. III. e 95).

#### I. Familienreihe *Abasilaria*.

Unter den Abasilarien sind die *Gonactiniidae*, *Sideractinidae*<sup>3)</sup> und *Ptychodactinidae*<sup>3)</sup> durch eine Anzahl primitiver Merkmale ausgezeichnet, wie das Auftreten einer ektodermalen Längsmuskel- und Ganglienschicht in der Körperwand und das Fehlen von Flimmerstreifen an den Mesenterialfilamenten. Die übrigen bei uns vertretenen Familien haben keine ektodermale Längsmuskel- und Ganglienschicht, wohl aber Flimmerstreifen. — Die meisten Abasilarien zeichnen sich durch eine geringe Zahl vollständiger Mesenterien aus. Allen Abasilarien (mit Ausnahme der in der Nord- und Ostsee nicht vorkommenden *Halcampactinidae*) fehlen Akontien.

<sup>1)</sup> Bei der Benutzung dieses Bestimmungsschlüssels ist zu beachten, daß es auch unter den Mesomyarien eine Familie gibt, bei der es sekundär zu einer Rückbildung des Sphincter gekommen ist (*Diadumenidae*; S. III. e 104). Die Angehörigen dieser Familie besitzen jedoch Akontien. Findet man also in der Nordsee eine Aktiniine ohne Sphincter, aber mit Akontien, so handelt es sich um die zu den Mesomyarien gehörige Familie *Diadumenidae*.

<sup>2)</sup> Eine Ausnahme macht die in der Fauna der Nord- und Ostsee nicht vertretene Familie *Halcampactinidae*, die Akontien besitzt.

<sup>3)</sup> Artikel 4 der „International Rules of zoological nomenclature“ lautet in seiner neuesten Fassung (10. Congr. Internat. Zool. Budapest, 2. part. p. 1583; 1929): „The name of a family is formed by adding the ending *idae*, the name of a subfamily by adding *inae* to the stem of the name of its type genus.“ Infolgedessen müssen die bisher gebräuchlichen Schreibweisen *Sideractidae* durch *Sideractinidae* und *Ptychodactidae* durch *Ptychodactinidae* ersetzt werden.

## Bestimmungsschlüssel der Familien.

1. Abasilarien mit Fußscheibe; Längsmuskel- und Nervenfaserschicht der Körperwand vorhanden; ohne Flimmerstreifen . . . . . 2.  
 — Abasilarien ohne Fußscheibe; ohne Längsmuskel- und Nervenfaserschicht in der Körperwand; Flimmerstreifen vorhanden . . . . . 4.

2. Zahl der vollständigen Mesenterien 8 bis 10

Fam. *Gonactiniidae* (s. unten).

- Zahl der vollständigen Mesenterien wenigstens 12 . . . . . 3.

3. Tentakel an der Spitze halbkugelförmig angeschwollen; Filamente der unvollständigen Mesenterien ohne trichterförmige Bildungen; Längsmuskel- und Nervenfaserschicht der Körperwand gut entwickelt . . . . . Fam. *Sideractinidae* (s. S. III. e 88).

- Tentakel an der Spitze nicht halbkugelförmig angeschwollen; Filamente der unvollständigen Mesenterien mit trichterförmigen Bildungen; Längsmuskel- und Nervenfaserschicht der Körperwand schwach entwickelt . Fam. *Ptychodactinidae* (s. S. III. e 88).

4. Tentakel fehlen . . . . . Fam. *Limnactiniidae* (s. S. III. e 89).

- Tentakel vorhanden . . . . . 5.

5. Zahl der vollständigen Mesenterien 8

Fam. *Edwardsiidae* (s. S. III. e 89).

- Zahl der vollständigen Mesenterien stets<sup>4)</sup> höher als 8

Fam. *Halcampoididae* (s. S. III. e 93).

1. Familie *Gonactiniidae*.

Die in der Nordsee heimischen *Gonactiniidae* umfassen sehr kleine<sup>5)</sup> bis kleine, unterhalb der Gezeitenzone, wohl stets auf einem organischen Substrat wachsende Seeanemonen von weißer oder rötlicher Farbe, deren Hauptverbreitungsgebiet an der S- und W-Küste Skandinaviens liegt.

## Schlüssel der Gattungen.

- a) Körper becherförmig; zahlreiche (100 oder mehr), an der Basis etwas eingeschnürte Tentakel . . . . . *Protanthea* Carlgren (s. unten).  
 b) Körper zylindrisch; wenige (unter 20), an der Basis nicht eingeschnürte Tentakel . . . . . *Gonactinia* M. Sars (s. S. III. e 88).

1. Gattung *Protanthea* Carlgren.

Nur durch eine Art vertreten:

*P. simplex* Carlgren (Fig. 56). — Körperhöhe 15 mm, Durchmesser der Fußscheibe 10 mm, Durchmesser der Mundscheibe 15 mm. — Farbe des Körpers lachsrot, Tentakel etwas heller; Körperwand mit kleinen, weißen Papillen bedeckt; Gonaden weiß bis lachsrot. Daneben kommen auch vollkommen weiß gefärbte Exemplare vor. — Körper becherförmig, mit 24 Längsfurchen, ohne Fossa; Margo gewellt; 100 bis 160 in 5 bis 6 Zyklen angeordnete, entkämäische Tentakel; 2 Siphonoglyphen; 12 Paar fertile, mit Filamenten ausgestattete Mesenterien, daneben noch zahlreiche sterile, filamentlose Mesenterien in der distalen Körperregion; Mesenterialstomata fehlen; Retraktoren und Parietobasilar-muskeln schwach entwickelt; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: Eurybath, von wenigen m bis 500 m Tiefe, anscheinend stets auf einer organischen Unterlage (Aszidien, *Serpula*- und *Chaopterus*-Röhren, Tang), besonders im N-Teile

<sup>4)</sup> Eine Ausnahme hiervon macht die im Schwarzen Meer heimische *Synhalcampella ostroumovi*, die mit nur 8 vollständigen Mesenterien ausgestattet ist.

<sup>5)</sup> Unter sehr kleinen Seeanemonen werden im folgenden solche Arten verstanden, deren Körperhöhe weniger als 1 cm beträgt. Als weitere Größenkategorien werden benutzt: Klein 1 bis 3 cm, mittelgroß 3 bis 10 cm, sehr groß 10 bis 20 cm, riesenhaft über 20 cm.

des Verbreitungsgebietes auf *Lophohelia*-Bänken (vergl. S. III. e 75). — Verbreitung: W-Küste Schwedens (Gullmarfjord, Koster-Inseln), S- und W-Küste Norwegens (Oslo-, Hardanger-, Trondhjem-Fjord, Lofoten, Tys-Fjord); nach Dons (Kongl. Norske Vid. Selsk. Forhandl., 5, p. 12—16; 1933) geht die Art mit *Lophohelia* bis an deren N-Grenze.

## 2. Gattung *Gonactinia* M. Sars

mit nur einer Art:

*G. prolifera* (M. Sars) (Fig. 117). — Körperhöhe 3 mm, Länge der Tentakel 3 mm. — Farbe des Körpers fleischfarben oder weiß; innere Organe durch die Körperwand durchschimmernd. — Körper zylindrisch, 10 bis 20 Tentakel; Schlundrohr von halber Körperlänge; 2 Siphonoglyphen, schwach differenziert; Anordnung der Mesenterien oft unregelmäßig; ohne Mesenterialstomata; Retraktoren und Parietobasilar-muskeln sehr schwach; zooxanthellenfrei. — Fortpflanzung durch Querteilung häufig. — Vorkommen: 4 bis 106 m, auf Aszidien, *Serpula*-Röhren, Schalen toter Muscheln (*Lima*) und Tang. — Verbreitung: Vom Mittelmeer bis zur Murmanküste, wo sie Pax (Trav. Soc. Natural. Petrograd, 44, p. 17; 1915) nachgewiesen hat. In unserem Gebiete von der W-Küste Schwedens (Gullmar-Fjord, Koster-Fjord), aus dem Kattegat (Göteborgs Mus. Arstryck 1931, p. 35), von der S- u. W-Küste Norwegens (Oslo-, Hardangerfjord, Bergen, Trondhjem), aus der Nordsee ohne genauere Bezeichnung des Fundortes angegeben. Im Bereich der britischen Inseln nur von Falmouth und aus dem Firth of Clyde angegeben.

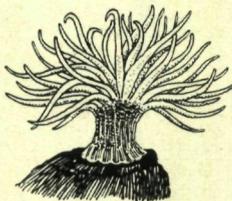


Fig. 56.  
*Protanthea simplex*  
in  $\frac{1}{2}$  natürlicher Größe.  
Nach O. CARLGRÉN (1893).

## 2. Familie *Sideractinidae*

nur mit der

### Gattung *Sideractis* Danielssen.

Zu der monotypischen Gattung *Sideractis* gehört eine sehr kleine, blaß gefärbte Seeanemone, die bisher nur SW von Jan Mayen ( $70^{\circ} 41' N$   $10^{\circ} 10' W$ ) sowie an der W-Küste Norwegens (Röberg, Trondhjemfjord) in 470 bis 480 m gefunden ist; der südlichste bisher bekannt gewordene Fundort liegt am Ausgange des Hardanger-Fjords.

*S. glactalis* Dan. — Körperhöhe 5 mm, Durchmesser der Fußscheibe 20 mm, innere Tentakel wenigstens 1 cm lang. — Farbe: Durchsichtig; Mauerblatt und Tentakel grünlich schimmernd, Mundscheibe mit rötlichem Schimmer; Tentakel mit weißem Apikalring; Schlundrohr und Filamente blaßrot. — Fußscheibe ausgebreitet. Mauerblatt mit 24, den Insertionen der Mesenterien entsprechenden Längsfurchen; 48 dichtstehende entkamäische Tentakel; zooxanthellenfrei.

## 3. Familie *Ptychodactinidae*.

Die ausgesprochen bipolar verbreitete Familie der *Ptychodactinidae* ist im nördlichen atlantischen Ozean durch ein einziges Genus vertreten: Gattung *Ptychodactis* Appellöf.

Diese umfaßt Ptychodactiniden mit niedriger, glatter Körperwand, zahlreichen (wenigstens 100) Tentakeln und einem rudimentären, vom Peristom nicht deutlich abgesetzten Schlundrohr; ohne Siphonoglyphen. Mit nur einer Art:

*P. patula* Appellöf. — Durchmesser des proximalen Teiles 7.5 cm, Länge der Tentakel 1.5 cm. — Gestalt  $\pm$  scheibenförmig; 100 bis 122 in 4 bis 5 Zyklen angeordnete Tentakel; etwa 72 Mesenterienpaare; Mesenterialstomata und Parietobasilar-muskeln fehlen. — Vorkommen auf Gorgonarien. — Verbreitung: Die Art wurde von der *Ingolf*-Expedition N von Island in 80 m Tiefe gefunden und lebt im Trondhjemfjord in 180 m Tiefe, ist also in der Nordsee noch nicht nachgewiesen worden. Da es aber durchaus möglich ist, daß sie in der Norwegischen Rinne vorkommt, wurde sie in die obige Bestimmungstabelle aufgenommen. — Im Trondhjemfjord kommt die Art in 2 Farbenvarietäten vor: 1) var. *flava* nov. var. — Körperfarbe gelb, Filamente lachsrot; auf *Primnoa resedaeformis* (Gunn.), die selbst leuchtend rosa gefärbt ist. 2) var. *coerulea* nov. var. — Körperfarbe blau; auf *Paramuricea placomus* (L.), die entweder orangegelb oder weiß gefärbt ist.

4. Familie *Limnactiniidae*.

Wie die *Ptychodactinidae* sind auch die Limnaktiniiden ausgesprochen bipolar verbreitet, da Angehörige dieser Familie nur in S-Georgien und an der Küste Skandinaviens vorkommen. — Nur eine

Gattung *Limnactinia* Carlgren.

Limnaktiniiden ohne Gliederung des Körpers in Regionen; Körperwand glatt, ohne Cuticula und ohne Papillen. — In unserem Gebiet eine einzige Art:

*L. laevis* Carlgren. — Körperlänge 20 bis 30 mm, Körperdurchmesser 2 bis 3 mm. — Farbe des Körpers weiß bis gelblich-weiß; Gonaden und Filamente schmutzig-gelb. — Körper wurmförmig, mit schwach ausgeprägten, den Insertionen der Mesenterien entsprechenden Längsfurchen; proximales Körperende mit einem zentral gelegenen Porus, der von einem Kreise von wahrscheinlich 10 Poren umgeben ist; Ektoderm der Mundscheibe ungewöhnlich hoch; Marginalstomata vorhanden; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: Im Schlamm der Küstengewässer unterhalb der Gezeitenzone (in 55 bis 127 m Tiefe) eine grabende Lebensweise führend. — Verbreitung: W-Küste Schwedens (Bohuslän) und N-Küste Norwegens (Finmarken).

5. Familie *Edwardsiidae*.

Nach dem Vorschlage CARLGRENS (1921) teilen wir die artenreiche Familie der *Edwardsiidae* zweckmäßigerweise in 2 Unterfamilien, die sich folgendermaßen unterscheiden:

aa) Nemathybome im Scapus vorhanden, innere Tentakel kürzer als die äußeren . . . . . *Edwardsiinae* (s. unten).

— Nemathybome im Scapus fehlen

*Milne-Edwardsiinae* (s. S. III. e 91).

1. Unterfamilie *Edwardsiinae*,

in unserem Gebiet nur die

Gattung *Edwardsia* de Quatrefages.

Die in der Nordsee heimischen *Edwardsia*-Arten sind kleine bis mittelgroße Seeanemonen von unscheinbarer Färbung und wurmförmiger Gestalt, die, in weichen Böden grabend, unterhalb der Gezeitenzone leben.

## Schlüssel der Arten.

- a) Körperlänge mehr als 6 cm; Scapus grün; Nemathybome nur mit einer Art von Nesselkapseln ausgestattet . . . . . *E. andresi* Dan.  
 — Körperlänge (auch im Zustande stärkster Expansion) nicht über 6 cm; Scapus grau, braun, gelb oder orange; Nemathybome mit 2 Arten von Nesselkapseln ausgerüstet . . . . . *E. tuberculata* Düb. & Kor.  $\beta$ .  
 b) Nemathybome in 8 deutlichen Längsreihen angeordnet . . . . .  $\gamma$ .  
 — Nemathybome nicht in 8 deutlichen Längsreihen angeordnet . . . . .  $\delta$ .  
 $\gamma$ ) Körperdurchmesser 7 mm; Nesselkapseln der Nemathybome 60 bis 96  $\mu$  und 110 bis 190  $\mu$  lang; Längsmuskelpolster der Mesenterien (im oberen Teil der Gonadenregion) aus etwa 30 Falten bestehend . . . . . *E. tuberculata* Düb. & Kor.  
 — Körperdurchmesser 3 bis 4 mm; Nesselkapseln der Nemathybome 36 bis 65  $\mu$  und 36 bis 86  $\mu$  lang; Längsmuskelpolster der Mesenterien (im oberen Teil der Gonadenregion) aus etwa 15 Falten bestehend . . . . . *E. longicornis* Carlgren.  
 d) Zahlreiche, dicht stehende und gruppenweise angeordnete Nemathybome; erwachsene Exemplare mit 16 Tentakeln . . . . . *E. pallida* Carlgren.  
 — Nicht zahlreiche, zerstreut stehende Nemathybome; erwachsene Exemplare mit 20 Tentakeln . . . . . *E. danica* Carlgren.

Daß in der südlichen Nordsee noch weitere *Edwardsia*-Arten vorkommen, erscheint keineswegs ausgeschlossen, zumal mehrere Species von den atlantischen Küsten Großbritannien angegeben werden, so *E. callimorpha* (Gosse) (Fig. 75), eine mediterrane Art, die längs der W-Küste Europas bis in den Englischen Kanal vordringt, sowie die irischen Species: *E. delapiae* Carlgren. & T. A. Stephenson (Fig. 75), *E. tecta* Hadd. und *E. callianthus* Rawlinson.

1. *E. andresi* Danielsen. — Körperlänge 90 mm, Körperdurchmesser 8 bis 10 mm. — Farbe: Scapus grün, mit wenigen braungelben Flecken; Capitulum durchsichtig; dicht unterhalb des distalen Randes des Capitulum findet sich eine braune

Tüpfelung auf weißem Grunde, die in ihrer Gesamtheit wie ein brauner und ein weißer Ring wirkt; Tentakel durchsichtig, mit einem Stich ins Violette am distalen Ende; auf der aboralen Seite ein kurzer violetter Streifen, brauner Basalring vorhanden; Mundscheibe braun, etwas blasser als das gleichfalls braun gefärbte Schlundrohr. — Nemathybome (Fig. 57) stets in der Mitte zwischen je 2 Insertionen der Mesenterien liegend, ohne deutliche Anordnung in Längsreihen und nur eine Art Nesselkapseln enthaltend; meist 12 (selten bis 15) Tentakel; zooxanthellenfrei. — **Vorkommen:** In weichen Böden in 150 bis 600 m Tiefe. — **Verbreitung:** W-Küste Grönlands, Davisstraße, SW von Island, zwischen Spitzbergen und Norwegen, Finnmarken; innerhalb unseres Gebietes nur im Skagerak nachgewiesen.

2. *E. tuberculata* Düben & Koren. — Körperlänge (kontrahierter Exemplare) etwa 20 mm, Körperdurchmesser 7 mm. — Farbe des lebenden Tieres unvollständig bekannt; Scapus braun. — Scapus mit 8 Längsreihen großer, schon mit unbewaffnetem Auge erkennbarer Nemathybome, die 2 Arten von Nesselkapseln enthalten;

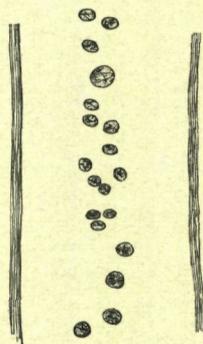


Fig. 57.  
Nemathybome aus dem  
Scapus von  
*Edwardsia andresi*.  
Nach O. CARLGREN  
(1921).

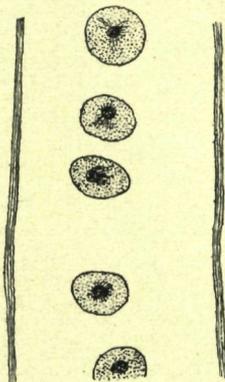


Fig. 58.  
Anordnung der  
Nemathybome auf dem Scapus  
von *Edwardsia longicornis*.  
Nach O. CARLGREN (1921).

Nesselkapseln der Nemathybome 60 bis 96  $\mu$  und 110 bis 190  $\mu$  lang; erwachsene Exemplare mit 16 Tentakeln; Längsmuskelpolster der Mesenterien (im oberen Teil der Gonenregion) aus etwa 30 oft dichotomisch verzweigten Falten bestehend; zooxanthellenfrei. — **Vorkommen:** In weichen Böden in 11 bis 326 m. — **Verbreitung:** Kattegat, W-Küste Schwedens, W-Küste Norwegens (Bergen, Molde-Fjord, Trondhjemfjord), S von Island.

3. *E. longicornis* Carlgren. — Körperlänge 30 bis 40 mm, Körperdurchmesser 3 bis 4 mm. — Farbe: Physa farblos; Scapus orangefarben, ockergelb oder schmutziggrau mit farblosen Nemathybomen; Capitulum farblos oder bräunlichrot, mit weißen, häufig zu Längsstreifen zusammenfließenden Flecken; Tentakel farblos, mit zerstreuten, unregelmäßig begrenzten, gelblichweißen oder rotbraunen Flecken; Mundscheibe gelblichweiß, mit einem Stich ins Ockergelbe, mit kleinen weißen oder großen braunen Flecken und Streifen. — Scapus mit 8 Längsreihen (Fig. 58) großer, schon mit unbewaffnetem Auge erkennbarer Nemathybome, die 2 Arten von Nesselkapseln enthalten; Nesselkapseln der Nemathybome 36 bis 65  $\mu$  und 36 bis 86  $\mu$  lang; erwachsene Exemplare mit 16 Tentakeln; Längsmuskelpolster der Mesenterien (im oberen Teil der Gonenregion) aus etwa 15 Falten bestehend; zooxanthellenfrei. — **Vorkommen:** In weichen Böden (Kiesgrund, mit Muschelschalen untermischtem Sand und Schlick) in 15 bis 28 m Tiefe. — **Verbreitung:** Im Samsö-Belt zwischen Samsö und Seeland, im Sund S von Hven, im Kattegat, an der W-Küste Schwedens (Bohuslän), S-Küste Norwegens (Dröbak), Helgoland.

4. *E. pallida* Carlgren. — Körperlänge (im Zustande größter Expansion) 60 mm, Körperdurchmesser 3 bis 4 mm. — Farbe: Physa farblos; Scapus meist schmutziggrau, bisweilen (besonders im distalen Teile) ockergelb; Capitulum farblos, durchscheinend, im distalen Teile mitunter gelblichweiß, mit unscharfen, weißen Linien zu beiden Seiten jeder Insertion eines Mesenteriums; dicht unter dem Tentakelkranz

bisweilen braunrote Flecken, die selten zu einem zusammenhängenden Ringe zusammenschließen, meist durch die weißen Linien unterbrochen werden; Tentakel glasartig durchsichtig, mit braunem Basalfleck und einem ± deutlichen weißen Apikalfleck auf der Innenseite; Mundscheibe gelblichweiß, mit braunen Streifen im perioralen Teil. — Scapus mit zahlreichen, dicht stehenden, meist gruppenweise auftretenden Nemathytomen, die 2 Arten von Nesselkapseln enthalten; erwachsene Exemplare mit 16 Tentakeln; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: In weichen Böden (Kies- oder Sandgrund, mit Schill untermischt) in 15 bis 109 m Tiefe. — Verbreitung: W-Küste Schwedens.

5. *E. danica* Carlgr. — Körperlänge 20 bis 25 mm, Körperdurchmesser 2 bis 2.5 mm. — Farbe des lebenden Tieres unvollständig bekannt; Scapus ockerfarben bis schmutziggrau. — Nemathytome unregelmäßig über den Scapus verteilt, niemals in Längsreihen angeordnet (Fig. 59) und für das unbewaffnete Auge wegen ihrer Kleinheit nicht erkennbar; Nemathytome zwar mit 2 Arten von Nesselkapseln ausgestattet, doch treten die großen Nesselkapseln oft sehr spärlich auf, so daß sie leicht übersehen werden können; erwachsene Exemplare mit 20 Tentakeln; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: In weichen Böden in 13 bis 44 m Tiefe. — Verbreitung: Kattegat, Großer und Kleiner Belt, Sund.

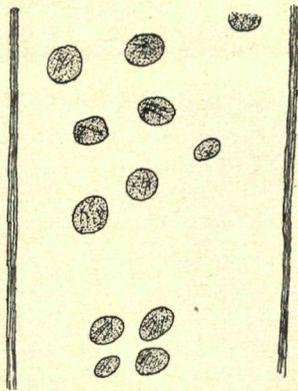


Fig. 59.  
Nemathytome auf dem Scapus  
von *Edwardsia danica*. — Nach  
O. CARLGRÉN (1921).

## 2. Unterfamilie *Milne-Edwardsiinae*.

### Bestimmungsschlüssel der Gattungen.

- a. Scapus mit Tenakeln besetzt . . . *Paraedwardsia* Carlgr. (s. unten).  
— Scapus ohne Tenakeln . . . . . b.  
b. Tentakelkrone entakmäisch . . . . .  
    *Milne-Edwardsia* Carlgr. (s. S. III. e 92).  
— Tentakelkrone ektakmäisch . . . . .  
    *Nematostella* T. A. Steph. (s. S. III. e 92).

### 1. Gattung *Paraedwardsia* Carlgr.

Kleine, wurmförmige Seeanemonen von ziemlich unscheinbarer Färbung, die, in Sand und Schlick grabend, unterhalb der Gezeitenzone, zum Teil in beträchtlicher Tiefe, leben, sind die Vertreter der Gattung *Paraedwardsia* in der Nordsee.

#### Schlüssel der Arten.

- a) Eine Physa fehlt; 16 Tentakel; Längsmuskelpolster aus 25 bis 30 Falten bestehend . . . . . *P. arenaria* Carlgr.  
— Physa vorhanden, farblos; 24 bis 28 Tentakel; Längsmuskelpolster aus 15 bis 20 Falten bestehend . . . . . *P. sarsii* (Düb. & Kor.).  
1. *P. arenaria* Carlgr. — Körperlänge (konservierter Exemplare) 30 bis 40 mm, Durchmesser des Körpers 5 mm, Länge der Tentakel 3 bis 3.5 mm. — Farbe (konservierter Exemplare): Scapus ockergelb, mit zahlreichen dunklen Sandkörnchen inkrustiert; Capitulum und Tentakel schiefergrau. — Physa fehlt; 16 (wahrscheinlich entakmäische) Tentakel; Längsmuskelpolster der Mesenterien auf dem Querschnitt etwa 25 bis 30 Falten zeigend. — Vorkommen: Im Schlick, in 55 bis 673 m Tiefe. — Verbreitung: Vom Skagerak längs der norwegischen Küste bis Finnmarken.  
2. *P. sarsii* (Düben & Koren). — Körperlänge 35 mm, Durchmesser des Körpers 3 mm. — Farbe: Physa farblos; Scapus bräunlich-gelb; Capitulum und Tentakel durchscheinend und farblos; Mundscheibe und Schlundrohr rot. — Physa vorhanden; 24 bis 28 entakmäische Tentakel; Längsmuskelpolster der Mesenterien auf dem Querschnitt etwa 15 bis 20 Falten zeigend. — Vorkommen: In Sand- und Schlamm-böden, in 11 bis 200 m Tiefe. — Verbreitung: W-Küste S-Norwegens (Jæderen, Hardanger-Fjord, Bergen, Vaags-Fjord, Korshavn).

1. Gattung *Milne-Edwardsia* Carlgren.

In der Nordsee durch kleine, wurmförmige Seeanemonen von fleischroter Farbe vertreten, deren  $\pm$  prismatischer Scapus mit einer leicht abfallenden Cuticula bedeckt ist. Meist auf anderen Tieren, insbesondere Knidarien, sitzend, seltener in Vertiefungen des Gesteins.

## Schlüssel der Arten.

- a) Körperlänge über 30 mm; Scapulus ohne Längslinien oder Flecken; Tentakel ohne gelbe Basalflecke; Gonaden ziegelrot; proximales Körperende nicht physaähnlich; Retraktoren im oberen Teil der Gonadenregion aus 20 bis 30 Falten gebildet. *M. lovëni* Carlgren.
- Körperlänge unter 30 mm; Scapulus mit weißen oder blaßgelben Längslinien oder einem Ring gelber Flecken im basalen Teil; Tentakel jederseits mit blaßgelbem Basalfleck; Gonaden orangefarben; proximales Körperende physaähnlich; Retraktoren im oberen Teil der Gonadenregion gewöhnlich aus 12, niemals aber aus mehr als 20 Falten gebildet. *M. carnea* (Gosse).

Die von der O-Küste Irlands beschriebene *M. dixonii* Carlgren weicht in ihrem Bau und in ihrer Lebensweise wesentlich ab; im Gegensatz zu *M. lovëni* und *M. carnea* besitzt sie eine echte Physa und ist ein Schlammbewohner.

1. *M. lovëni* Carlgren (Fig. 60). — Körperlänge 35 mm, Körperdurchmesser 5 mm; Scapulus  $\frac{1}{4}$  der Körperlänge; Länge der Tentakel 3.5 mm; Schlundrohr  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{1}{3}$  der Länge des Scapulus. — Farbe: Cuticula des Scapus grau bis bräunlichgelb; der darunter liegende Scapus blaßfleischfarben bis weiß; Scapulus fleischfarben, ohne Längslinien oder Flecken; Tentakel fleischfarben, ohne gelbe Basalflecke; Mund, Schlundrohr und Gonaden ziegelrot. — Ohne Physa; Retraktoren (Fig. 95) im oberen Teil der Gonadenregion aus 20 bis 30 Falten gebildet. — Vorkommen: Besonders auf toten Lophohelien (S. III. e 75) und Gorgonarien, seltener auf anderen Tieren, in 90 bis 640 m Tiefe. — Verbreitung: W-Küste Schwedens (Bohuslän), S- und W-Küste Norwegens (Oslofjord, Trondhjemsfjord, Finnmarken).

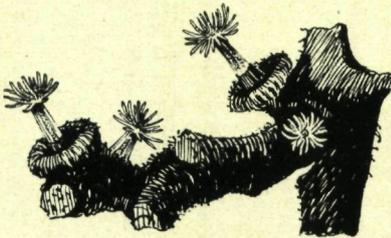


Fig. 60.

*Milne-Edwardsia lovëni* auf einem abgestorbenen *Lophohelia*-Stock in natürlicher Größe. — Nach O. CARLGREN (1893).

des Scapus gelblich-braun, dunkelbraun oder schwarz; der darunter liegende Scapus ledergelb, fleischfarben oder rosenschwarz; Scapulus fleischfarben, mit weißen oder blaßgelben Längslinien oder einem Ring gelber Flecke im basalen Teil; Tentakel fleischfarben, jederseits mit blaßgelbem Basalfleck; Mund und Schlundrohr orangefarben oder scharlachrot; Gonaden orangefarben. — Physa nicht vorhanden, aber proximales Körperende physaähnlich gestaltet; Retraktoren im oberen Teil der Gonadenregion meist aus 12, niemals aber aus mehr als 20 Falten gebildet. — Vorkommen: Im Litoral am Stiel von *Acyronium digitatum*, auf mit Sertularien bedeckten Steinen und in Vertiefungen von Felsen. T. A. STEPHENSON (1929) fand *M. carnea* auf der Ktenophore *Bolinopsis infundibulum* O. Müll. (vgl. hierzu S. III. f 15). — Verbreitung: W-Küste Schwedens (Bohuslän), Kattegat, S- und SW-Küste Englands (Plymouth, Torquay, Tenby), Irische See (Insel Man), W-Küste Schottlands (Firth of Clyde), SW-Küste Irlands (Valencia).

2. Gattung *Nematostella* T. A. Stephenson.

Die monotypische Gattung *Nematostella* umfaßt eine mittelgroße, unscheinbar gefärbte Flachwasserform von wurmförmiger Gestalt.

*N. vectensis* T. A. Stephenson. — Körperlänge 40 bis 60 mm, Körperdurchmesser 10 mm. — Farbe: Physa durchscheinend, Scapus im allgemeinen farblos, mit einem Stich ins Gelbliche, Scapulus mit einem dunkelgelben Ring dicht unter dem Tentakelkranz, Capitulum farblos, durchscheinend; Tentakeln gleichfalls durchscheinend mit blassen, unregelmäßig verteilten Flecken; Tentakelbasis und Peristom mit schmutzig-weißen Makeln; wenige weiße Flecke in der Nähe des Mundes, Schlundrohr kremfarben. — Gliederung in Physa, Scapus, Scapulus und Capitulum undeutlich; proximaler Teil des Scapus mit Fremdkörpern inkrustiert; 10 bis 18 Tentakel. — Vorkommen: Bewohner des Brackwassers. Nach Art der Edwardsien im Schlamm grabend oder an Algen angeheftet. — Verbreitung: Bisher nur von der Insel Wight bekannt.

6. Familie *Halcam্পoididae*.

## Bestimmungsschlüssel der Gattungen.

- a) Endozölitentakel kürzer als die übrigen; 2 oder gar keine Siphonoglyphen . . . . . b.  
 — Endozölitentakel länger als oder ebenso lang wie die übrigen; nur eine ventral gelegene Siphonoglyphe . . . . . c.  
 b) Mit 12 Tentakeln . . . . . *Halcam্পoides* Dan. (s. unten).  
 — Mit mehr als 12 Tentakeln . . . . . *Acthelmis* Lütken (s. S. III. e 94).  
 c) Körperwand glatt . . . . . *Peachia* Gosse (s. S. III. e 94).  
 — Körperwand mit papillenartigen Verdickungen . . . . .  
     *Eloactis* Andres (s. S. III. e 95).

1. Gattung *Halcam্পoides* Danielssen.

In unserem Gebiete eine einzige, mittelgroße, meist rot gefärbte Seeanemone, die in Sand und Schlick lebt. Sie ist eurybath (1 bis 1134 m) und im wesentlichen als Kaltwasserform zu betrachten.

*H. purpurea* Studer. — Körperlänge bis 10 cm, Körperdurchmesser bis 2.4 cm. — Farbe: Körper rot (in verschiedenen Schattierungen) bis gelblich-weiß; Tentakel rot oder braun. — Mauerblatt mit 12 den Insertionen der Mesenterien entsprechenden Längsfurchen: Längsmuskelpolster im oberen Teil der Gonadenregion aus sehr zahlreichen, hohen, oft reich verzweigten Falten bestehend; Marginalstomata vorhanden. — Vorkommen: In weichen Böden. Im Kattegat, wo die Art in 21 bis 110 m Tiefe gefunden wurde, anscheinend nicht allzu selten (Göteborgs Mus. Årstryck, 1933, p. 98; 1934, p. 60); auch im Gullmarfjord (W-Küste Schwedens).

Nach einer von CARLGRÉN (1921) begründeten Auffassung gehören nicht nur die aus den subantarktischen Gewässern beschriebenen *H. purpurea* Studer, *H. kerguelensis* R. Hertwig und *H. stephensoni* Pax einer und derselben Art an, sondern sind auch mit den subarktischen *H. abyssorum* Danielssen und *H. septentrionalis* Pax identisch. Darnach ist also *H. purpurea* sowohl in der Subantarktis wie in der Subarktis verbreitet. Nach CARLGRÉN ist die Art aber nicht als bipolar zu betrachten, sondern stellt eine nahezu weltweit verbreitete, im wesentlichen als Kaltwasserform zu betrachtende Species dar, die allerdings auch im warmen Mittelmeer vorkommt. Tatsächlich ist nun die Übereinstimmung zwischen den subarktischen und den subantarktischen Formen keine vollständige, vielmehr bestehen, wie schon CARLGRÉN gezeigt hat, kleine Unterschiede in Größe und Verteilung der Nesselkapseln. Auch unterscheidet CARLGRÉN bereits eine „race or variety“ *mediterranea*, der nicht nur die Bewohner des Mittelmeeres, sondern vermutlich auch die Form Irlands, W-Schwedens und des Kattegats angehören. Hinzu kommen noch Färbungs- und Größenunterschiede zwischen den aus verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes stammenden Tieren. Dies alles deutet darauf hin, daß wir es hier mit einem nahezu weltweit, aber sehr lückenhaft verbreiteten Rassenkreis zu tun haben, innerhalb dessen sich schon heute einige Rassen mit hinreichender Sicherheit unterscheiden lassen. Wenn die folgende Übersicht vorläufig nur die Färbungsunterschiede berücksichtigt und keine Angaben über Körperwuchs und Nesselorgane macht, so ist dies lediglich darauf zurückzuführen, daß noch nicht alle Rassen unter gleichen Bedingungen gemessen worden sind. Von einigen kennt man nur die am konservierten Material gewonnenen Zahlen, von einer anderen wiederum bloß die am lebenden Tier genommenen Maße. Daß es aber innerhalb des Rassenkreises *purpurea* großwüchsige und kleinwüchsige Rassen gibt, kann nach den bisher vorliegenden Angaben schon jetzt nicht bezweifelt werden.

*H. p. groenlandica* nov. subspec. — Proximaler Teil des Körpers gelblich-weiß, mit einem Stich ins Rosenfarbene oder Rötlich-violette, hier und da mit dunkleren Längsstreifen; distaler Teil des Körpers grau bis weißlich-gelb; Tentakel braun, ins Grünliche spielend. — Grönland.

*H. p. mirabilis* (Danielssen). — Körper fleischfarben, mit helleren Längsstreifen; Tentakel hellrot, an der Basis mit einem braunvioletten Fleck, der sich auf der adoralen Seite in Form eines Streifens bis zur Spitze fortsetzt. — Lofoten.

*H. p. mediterranea* Carlgrén. — Körper rot, ohne dunkle oder helle Längsstreifen, Tentakel rot, ohne Basalfleck und ohne Längsstrich, Mundscheibe rot, meist etwas blasser als die Tentakel. — Vom Mittelmeer bis zum Kattegat verbreitet.

Wahrscheinlich identisch mit dieser Subspecies ist die von CARLGRÉN (Proc. Irish Acad., 31, p. 58; 1912) ursprünglich als selbständige Art beschriebene *Halcam্পoides elongata* von Clare Island (W-Küste Irlands), die er später (Meddel. om Grönland, Suppl.-Bd. 1928, p. 272) selbst als eine Varietät von *H. purpurea* betrachtete und zu

der er die Stücke aus dem Mittelmeer, von Irland, aus dem Kattegat und Trondhjemsfjord stellte.

*H. p. purpurea* Studer. — Körper purpurfarben; Tentakel braun. — Subantarktische Gewässer.

### 2. Gattung *Acthelmis* Lütken.

Das Genus wird an dieser Stelle erwähnt, weil eine ihr angehörende Art, deren Heimat in den grönländischen Gewässern liegt, auch von den Shetlands angegeben wird. Allerdings bedarf dieser Fund noch der Bestätigung. Es handelt sich um eine kleine, unscheinbar gefärbte Art, die in der Gezeitenzone auf Sand, Steinen und Muschelschalen vorkommt.

*A. intestinalis* (Fabricius). — Körperlänge (in konserviertem Zustande) 28 mm, Körperdurchmesser 2,5 mm, Tentakellänge 2,5 mm. — Farbe des Körpers durchscheinend gelblich-weiß, proximaler Teil mit blassen Längslinien. — Gliederung des Körpers undeutlich; insbesondere ist auch keine scharfe Grenze zwischen Scapus und Capitulum vorhanden; 18 bis 26 kurze, isakmäusche, in 3 Zyklen angeordnete Tentakel; Schlundrohr kurz, mit 2 schwach differenzierten Siphonoglyphen; Mesenterien hexamer, in 3 Zyklen angeordnet; nur die 6 Mesenterienpaare des 1. Zyklus sind vollständig; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: Nur in geringer Tiefe am Strande lebend. — Verbreitung: In W-Grönland anscheinend häufig, da die Eingeborenen für diese Seanemone nach FABRICIUS (1780) eine besondere Bezeichnung (Kettupangsak) haben. Außerhalb des arktischen Gebietes bisher nur einmal von den Shetlands angegeben.

### 3. Gattung *Peachia* Gosse.

In unserem Gebiete 2 überwiegend rötlich oder bräunlich gefärbte Arten von mittlerem bis großem Wuchs, deren Larven sich an Medusen anheften (vergl. S. III. e 116) und die in erwachsenem Zustande eurybath in weichen Böden leben.

#### Schlüssel der Arten.

a) Grundfarbe des Körpers fleisch- oder lachsfarben; Conchula fleischfarben, mit 3 bis 20 Loben *P. hastata* (Gosse).  
— Grundfarbe des Körpers bräunlich-gelb; Conchula perlmutterfarben, niemals mit mehr als 3 Loben *P. boeckii* (Dan. & Kor.).

1. *P. hastata* (Gosse) (Fig. 61). — Körperlänge bis 25 cm; Länge der Tentakel gleich dem Körperdurchmesser (bis 2 cm). — Farbe: Körperwand durchscheinend,

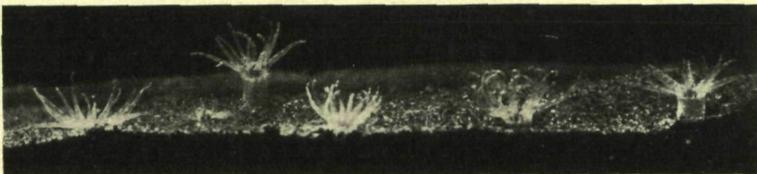


Fig. 61. *Peachia hastata* in einem Aquarium der Biologischen Anstalt auf Helgoland. (Aufnahme von A. HAGMEIER, Helgoland.) — Original.

fleisch- oder lachsfarben, im distalen Teile gewöhnlich rotbraun gesprenkelt; Tentakel ebenfalls durchscheinend, rötlich oder rotbraun, deutlich gefleckt (Fig. 74); Mund-scheibe leuchtend weiß, in den Interradien braune und weiße Flecke; Conchula fleischfarben; Loben mit einem braunen oder dunkelroten Kern und gewöhnlich mit einem weißen Apikalfleck; Schlundrohr im distalen Teile mit je 12 alternierenden schmälere dunkelbraunen und breiteren orangefarbenen Längsstreifen, im proximalen Teile einfarbig rot oder purpurfarben; Conchula mit 3 bis 20 Loben. — Vorkommen: In weichen Böden in 0 bis 230 m Tiefe. — Verbreitung: Vom Kattegat bis zum Mittelmeer; in unserem Gebiete an der W-Küste Schwedens (Gullmarfjord, Koster-Inseln), der O-Küste Dänemarks (Frederikshavn), bei Helgoland, an der O-Küste Schottlands (St. Andrews) und an der S-Küste Englands nachgewiesen.

Die Art zeigt in Bezug auf die Form der Conchula erhebliche Unterschiede:  
a. var. *gossei* nov. var. — Conchula mit 12 bis 20 Loben.

b. var. *triphylla* (Gosse). — Conchula mit 3 eiförmigen Loben.

c. var. *undata* (Gosse). — Conchula mit 5 flachen Loben.

Während var. *gossii* und var. *undata* sich schon durch die größere Zahl ihrer Loben von *P. boeckii* unterscheiden, ist dies bei var. *triphylla* nicht der Fall. Dies ist bei der Bestimmung einheimischer *Peachia*-Arten zu beachten. Nach T. A. STEPHENSON (1935) ist die mediterrane *Siphonaetinia tricapitata* Andres mit *Peachia hastata* identisch.

2. *P. boeckii* (Danielsen & Koren). — Körperlänge (in kontrahiertem Zustande?) 25 mm, Länge der Tentakel 10 mm. — Farbe: Körper gelbbraun mit unregelmäßig verteilten braunen Flecken; Tentakel bräunlich-gelb, mit bräunlich-roter Ringelung; Conchula perlmutterfarben, mit 3 Loben; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: In weichen Böden auf 146 bis 684 m. — Verbreitung: Bisher nur von der W-Küste Norwegens (Hardanger-Fjord) bekannt.

#### 4. Gattung *Eloactis* Andres.

In der Nordsee eine einzige, meist scharlachrot oder orange gefärbte Aktinie von mittlerer Größe und zylindrischer Körperform, deren aborales Ende von zahlreichen, in 20 Längsreihen angeordneten Öffnungen durchbohrt ist. Sie lebt unterhalb der Gezeitenzone auf weichen Böden. Hierher nur:

*E. mazeli* (Jourdan). — Körperlänge 8 cm, Durchmesser 5 cm, innere Tentakel 3,5 cm, äußere Tentakel bis 6 cm lang. — Farbe stark abändernd (vgl. unten). — Retraktoren sehr kräftig, in der Gonadenregion aus 26 bis 30 Falten bestehend; meist zooxanthellenhaltig (ob auch die rot gefärbten Varietäten?). — Vorkommen: Auf Sand- und Schlammboden in 3 bis 647 m Tiefe. — Verbreitung: Vom südlichen Norwegen bis zum Mittelmeer. In unserem Gebiete im Kattegat (Göteborgs Mus. Arstryck, Zool. Avdel., 1933; p. 98), im Hjalte-Fjord und an der S-Küste Englands.

Die Art tritt in mehreren abweichend gefärbten Trachten auf:

a) var. *rubra* Andres. — Körper scharlachrot; Tentakel ockerfarben, mit dunklen und hellen Flecken, an der Basis rosa gefärbt; Mundscheibe scharlachrot, mit keilförmigen, weißen Radiärstreifen, zwischen die sich zarte braune Interradiärstreifen einschalten.

b) var. *flava* Andres. — Körper orangefarben bis gelblich; Tentakel blaß fleischfarben bis gelblich, durchscheinend, mit brauner Spitze; Mundscheibe braun, mit Radiärstreifen.

c) var. *pallida* nov. var. — Körper weiß, mit einem Stich ins Gelbliche; Tentakel weiß, mit einem Stich ins Fleischfarbene oder Gelbliche, mit zahlreichen unregelmäßigen rötlich-braunen Flecken, Spitze weiß; Mundscheibe weiß, mit Radiärstreifen.

d) var. *brunnescens* nov. var. — Körper bräunlich; Tentakel farblos.

## II. Familienreihe *Basilaria*.

Wie es unter den Abasilarien mehrere Familien gibt, deren Körperwand mit einer ektodermalen Längsmuskel- und Nervenfaserschicht ausgestattet ist (S. III. e 86), so kennen wir auch unter den Basilarien eine Familie, die das gleiche Merkmal zeigt: die (in der Nord- und Ostsee nicht heimischen) *Alicidae*. Flimmerstreifen kommen bei allen Basilarien vor. Die meisten hierher gehörigen Formen zeichnen sich durch eine beträchtliche Zahl vollständiger Mesenterien aus. Allen Familien fehlen Akontien. — In der Nord- und Ostsee nur die

### Familie *Actiniidae*.

Als *Actiniidae* werden hier diejenigen Seanemomen zusammengefaßt, die man früher auf die 3 Familien *Bunodactinidae*<sup>6)</sup> (*Cribrinidae*), *Boloceridae* und *Actiniidae* (*Priapidae*) zu verteilen pflegte. Tatsächlich sind aber diese 3 Familien, wie T. A. STEPHENSON gezeigt hat, durch so zahlreiche Übergänge miteinander verbunden, daß man ihnen höchstens den Rang von Unterfamilien zustehen kann.

<sup>6)</sup> Der bisher im Schrifttum gebräuchliche Name *Bunodactinidae* oder *Bunodactiidae* muß nach den Regeln der zoologischen Nomenklatur durch *Bunodactinidae* ersetzt werden (vgl. hierzu Anmerkung 3 auf S. III. e 86). Demgemäß muß die Unterfamilie *Bunodactininae* genannt werden.

## Schlüssel der Unterfamilien.

- a. Sphinkter der Körperwand zirkumskript . . . . . *Bunodactiniinae*.  
 — Sphinkter der Körperwand niemals zirkumskript, sondern diffus oder fehlend . . . . . b.  
 b. Tentakelsphinkter vorhanden . . . . . *Bolocerinae*.  
 — Tentakelsphinkter fehlend . . . . . *Anemoniinae*<sup>7</sup>.

Unterfamilie *Bunodactiniinae*.

## Schlüssel der Gattungen.

1. Randsäckchen vorhanden . . . . . *Anthopleura* Duch. & Mich.  
 — Randsäckchen fehlen . . . . . 2.  
 2. Längsmuskeln der Tentakeln ektodermal; Mesenterien hexamer angeordnet . . . . . *Bunodactis* Verr.  
 — Längsmuskeln der Tentakeln meso-ektodermal oder mesoglöal; Mesenterien dekamer, seltener hexamer oder unregelmäßig angeordnet . . . . . 3.  
 3. Die 6 primären Mesenterienpaare immer steril; Nematozysten im Ektoderm der Tentakeln und des Schlundrohrs von sehr verschiedener Länge; Längsmuskeln der Tentakeln meso-ektodermal; Mesenterienstellung erwachsener Tiere dekamer . . . . . *Tealia* Gosse.  
 — Gonaden von den Mesenterien 1. Ordnung an auftretend und nur an den Richtungsmesenterien oft fehlend; Nematozysten im Ektoderm der Tentakeln und des Schlundrohrs von gleicher Länge; Längsmuskeln der Tentakeln mesoglöal; Mesenterienstellung dekamer, hexamer oder unregelmäßig . . . . . *Cribrinopsis* Carlgr.

1. Gattung *Anthopleura* Duchassaing & Michelotti.

In der Nordsee und ihren Nachbargebieten kommen 2 kleine bis mittelgroße *Anthopleura*-Arten vor, deren grau oder olivgrün, bisweilen auch bräunlich, gelblich oder rötlich gefärbte Körperwand mit Saugwarzen bedeckt ist. Sie leben in der Gezeitenzone in Felstümpeln, auf und unter Steinen.

## Schlüssel der Arten.

- a. Kleinwüchsig (Durchmesser der Tentakelkrone 2.5 bis 4.5 cm); Tentakel unregelmäßig angeordnet (Gesamtzahl bis 82), retraktil; Exozöle ohne Saugwarzen; Randsäckchen parietal stehend . . . . . *A. thallia* (Gosse).  
 — Mittelgroß (Durchmesser der Tentakelkrone bis 10 cm); Tentakel regelmäßig hexamer angeordnet (Gesamtzahl 96), wenig retraktil; Exozöle mit Saugwarzen; Randsäckchen marginal stehend . . . . . *A. ballii* (Cocks).

*A. thallia* kann leicht mit Jugendformen von *Sagartia troglodytes* (S. III. e 113) verwechselt werden. Doch zeigt die Tentakelkrone dieser Art eine regelmäßig hexamere Anordnung. Ist es im Einzelfall einmal schwierig, darüber Gewißheit zu erlangen, so ermöglicht das Vorhandensein oder Fehlen von Akontien sowie die Beschaffenheit des Sphincters eine eindeutige Entscheidung.

1. *A. thallia* (Gosse). — Kleinwüchsig, Durchmesser der Tentakelkrone 2.5 bis 4.5 cm. — Färbung außerordentlich wechselnd, Körper olivgrün, graugrün oder gelblichgrün, Peristom von gleicher Farbe oder mit einem orangefarbenen bis rötlichen Schimmer; Tentakel durchscheinend grau, weiß, sahnefarben oder orange. — Saugwarzen in Längsreihen angeordnet, deren Zahl wechselt; Exozöle ohne Saugwarzen; Randsäckchen parietal stehend; Tentakel retraktil; Fortpflanzung durch Längsteilung bildet die Regel; Tentakel (24 bis 82) daher unregelmäßig angeordnet. — Vorkommen: In Felstümpeln der Gezeitenzone, auf und unter Steinen, häufig herdenweise auftretend. — Verbreitung: Möglicherweise weltweit verbreitet (T. A. STEPHENSON 1935, p. 167); in unserem Gebiete von der S.-Küs.e Englands und aus Holland (Nieuwediep) angegeben.

2. *A. ballii* (Cocks). — Mittelgroß, Körperhöhe bis 10 cm, Durchmesser der Tentakelkrone gleichfalls bis 10 cm. — Färbung außerordentlich verschieden und

<sup>7</sup>) Es ist unzweckmäßig, der dritten Unterfamilie der *Actiniidae* den Namen *Actiniinae* zu geben, da es bereits eine Tribus *Actiniina* gibt (S. III. e 86) und beide Namen, wenn mit deutscher oder englischer Endung versehen, sich nicht unterscheiden lassen.

mit dem Kontraktionszustande des Tieres wechselnd; Mauerblatt grau, bräunlich oder grünlich, aber auch gelblich, orangefarben oder rosa gefärbt, im proximalen Teile fast immer mit unregelmäßig begrenzten rötlichen Flecken; Saugwarzen mit einem kleinen rötlichen Mittelfleck; Peristom und Tentakel meist bräunlich, bisweilen mit einem grünlichen oder purpurfarbenen Schimmer, fast stets unregelmäßig gefleckt. — Saugwarzen in 96 Längsreihen angeordnet; auch die Exozöle stehen mit Saugwarzen in Verbindung; Randsäckchen marginal stehend; Tentakel wenig retraktil; ovipar; ungeschlechtliche Fortpflanzung kommt anscheinend nicht vor; Tentakel (meist 96) daher regelmäßig hexamer angeordnet. — **Vorkommen:** In der Gezeitenzone, aber auch etwas tiefer; auf Felsen, Steinen, oft zwischen Braunalgen. — **Verbreitung:** Vom Mittelmeer längs der atlant. Küste Frankreichs bis in den Englischen Kanal verbreitet; dort von den Scilly-Inseln bis zur Insel Wight an zahlreichen Standorten nachgewiesen. Ob die Art jenseits der Straße von Dover vorkommt, ist nicht bekannt.

## 2. Gattung *Bunodactis* Verrill.

Die Gattung ist in unserem Gebiete durch eine einzige mittelgroße, lebhaft gefleckte Species vertreten, die auf festem Untergrunde in der Gezeitenzone lebt.

*B. verrucosa* (Pennant) (Fig. 110, 112). — Körperhöhe bis 5 cm, Körperdurchmesser 2 bis 3 cm. — Grundfarbe des Mauerblattes grau oder fleischfarben, im distalen Teile oft mit einem bräunlichen Anfluge; die Saugwarzen I. Ordnung bilden 6 symmetrisch gelegene, weiße Längsbänder, Saugwarzen II. und III. Ordnung bläulich-grau oder rötlich-grau, Saugwarzen IV. Ordnung meist von derselben Farbe wie das Mauerblatt; Mundscheibe im peripheren Teil bläulich-grau oder rötlich-grau, gegen die Mitte allmählich in ein liches Gelbgrün übergehend, mit bunten Radiärstreifen; Lippen weißlich, Gonidialtuberkel mit einem roten Fleck; Tentakel durchscheinend grau oder weißlich, mit leuchtend weißen Flecken von ovalem Umriss. — Körper zylindrisch, Saugwarzen in 48 Vertikalreihen; Tentakel entakmäisch, in 4 alternierenden Kreisen; vivipar; zooanthellenhaltig. — **Vorkommen:** Auf festem Untergrunde (Felsen, Steinen, Molluskenschalen), im Flachwasser, bis an die obere Grenze der Gezeitenzone emporsteigend. — **Verbreitung:** Von der südlichen Nordsee bis zum Mittelmeer; in unserem Gebiete nur an der belgischen Küste nachgewiesen (LAMEERE 1895); häufig an der S-Küste Englands und der N-Küste Frankreichs.

## 3. Gattung *Tealia* Gosse.

In der Nord- und Ostsee eine einzige, meist bunt gefärbte Art von sehr großem bis riesenhaftem Wuchs, die in der Gezeitenzone, aber auch im tieferen Wasser sich auf festem Untergrunde ansiedelt.

*T. felina* (L.). — Durchmesser der Mundscheibe (mit Tentakeln) 12 bis 30 cm. — Färbung außerordentlich veränderlich. — Randfläche wohl entwickelt; Randsäckchen fehlen; bis 160 dekamer angeordnete Tentakel; Sphincter (Fig. 88) zirkumskript. — **Vorkommen:** Auf festem Untergrunde (Klippen, Bühnen, Steinen, Austernbänken); bei Blankenberghe nicht selten in den Schlagnetzen der Garnelenfischer; in 0 bis 800 m Tiefe. — **Verbreitung:** Im nördlichen Teile des Atlantik und Pazifik; in der Nordsee von der W-Küste Norwegens und den Shetlands bis zur Straße von Dover überall nachgewiesen, wo die erforderlichen Existenzbedingungen vorhanden sind; auch aus Skagerak, Kattegat, Sund, Großem und Kleinem Belt angegeben; Ostsee: Kieler Förde, Neustädter Bucht (Travemünde, Niendorf) und S von Bornholm (Fig. 99).

Die Art zeichnet sich durch eine erstaunliche Variabilität aus. Bezüglich der beobachteten Farbenänderungen sei auf S. III. e 121, bezüglich des Einflusses der Umwelt auf Wuchs und Färbung auf S. III. e 190 ff. verwiesen. CARLGREN (1921, p. 162) und T. A. STEPHENSON (1935, p. 142 ff.) unterscheiden 4 Varietäten, von denen aber die ersten 3 durch Übergänge miteinander verbunden sind. CARLGREN bedient sich zur Kennzeichnung dieser verschiedenen Formen der trinären Nomenklatur, woraus man schließen könnte, daß er sie als geographische Rassen betrachtet. Tatsächlich bezeichnet er sie aber ausdrücklich als Varietäten und macht selbst darauf aufmerksam, daß nur eine dieser 4 Varietäten geographisch begrenzt ist, während die übrigen nebeneinander vorkommen.

### Schlüssel der Varietäten.

- a) Mit Saugwarzen am Mauerblatt; ovipar; in der Arktis fehlend . . . . . β.  
— Ohne Saugwarzen am Mauerblatt; vivipar; zirkumpolar verbreitet  
var. *crassicornis* O. F. Müll.
- β) Mit wohl entwickelten Saugwarzen . . . . . γ.  
— Mit kleinen und spärlichen Saugwarzen . . . . . var. *laevis* Carlg.
- γ) Kleinwüchsige Flachwasserform; Durchmesser der Tentakelkrone nicht mehr als 12 cm; Körperwand mit Sand und Schill maskiert (Fig. 62); lebhafte Farben  
var. *coriacea* Rapp.
- Großwüchsige Tiefwasserform; Durchmesser der Tentakelkrone mehr als 20 cm; Körperwand ohne Maskierung; im allgemeinen weniger lebhafte Farben  
var. *tuberculata* Cocks.

var. *crassicornis* (O. F. Müller). — Mauerblatt entweder einfarbig rot oder fleischfarben bis gelblich mit unregelmäßig verteilten karminroten Flecken; Tentakel durchscheinend rot, an der Basis von einem dunkelroten Bande umgeben, oder nubraun mit hellerer Spitze; Mundscheibe rot. — Saugwarzen fehlen; vivipar. Zirkumpolar verbreitete Tiefwasserform: W-Küste N-Amerikas S bis Puget Sund, Beringmeer, Sibirisches Eismeer, Kaiser-Franz-Josef-Land, Spitzbergen, Grönland, O-Küste N-Amerikas von Labrador bis Kap Cod, Karisches Meer, Murmanküste, Finnmarken, Jan Mayen, Island.

var. *laevis* Carlgren. — Großwüchsige Tiefwasserform: Durchmesser der Tentakelkrone 24 bis 30 cm. — Färbung außerordentlich wechselnd; Mauerblatt weiß, hellgrau, gelblich, braun, dunkelrot oder lavendelfarben, bisweilen mit roten, braunen oder weißen Flecken; Saugwarzen farblos, weiß oder grau oder so wie das Mauerblatt; Tentakel farblos, weiß, strohgelb, blaßgrün, orange, fleischfarben, lavendelfarben, karminrot oder purpurn, vollkommen einfarbig oder gebändert; Mundscheibe von ähnlicher Farbenmannigfaltigkeit (vgl. hierzu auch S. III. e 121). — Mit kleinen, spärlich vorhandenen Saugwarzen; ovipar. — Die typische Tiefwasserform der Nordsee; aus dem Englischen Kanal bisher noch nicht bekannt.

var. *tuberculata* Cocks. — Großwüchsige Form küstenferner Standorte: Durchmesser der Tentakelkrone mehr als 20 cm. — Färbung weniger lebhaft als bei var. *coriacea*; Mauerblatt blaßgelb; Tentakel farblos mit 2 weißen Ringen, Mundscheibe blaß fleischfarben mit hellbraunen und weißen Flecken; bisweilen das ganze Tier grau, ohne ausgesprochene Farben. — Sehr kräftig entwickelte Saugwarzen; ovipar; Körperwand ohne Maskierung. Aus der Nordsee und von der S-Küste Englands bekannt, wahrscheinlich aber auch noch in anderen Teilen ihres Verbreitungsgebietes heimisch.

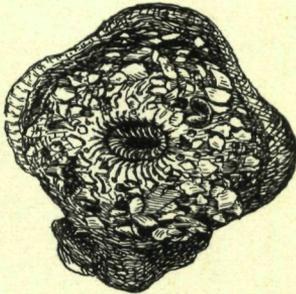


Fig. 62.  
Stark kontrahiertes Exemplar von  
*Tealia felina* var. *coriacea* mit  
partieller Maskierung der Körperwand  
mit Sandkörnchen und Fragmenten von  
Molluskenschalen. — Nach F. Pax  
(1928).

var. *coriacea* Rapp. — Kleinwüchsige Strandform: Durchmesser der Tentakelkrone nicht mehr als 12 cm. — Lebhaft gefärbt; Mauerblatt karminrot, dunkelgrün oder rot und grün gefleckt, aber auch dunkelbraun, gelblich, dunkel orangefarben, blaßblau; Saugwarzen meist grau gefärbt; Mundscheibe und Tentakel von gleichem Aussehen; farblos, weiß oder dunkelrot; in anderen Fällen sind die Mundscheibe karminrot und die Tentakel weiß; schließlich können Mundscheibe und Tentakel vielfarbig sein. — Saugwarzen wohl entwickelt; ovipar; bei Niedrigwasser bisweilen trocken liegend; Körperwand mit Sand und Schill maskiert (Fig. 62). — Diese Varietät ist von Großbritannien, Holland, Deutschland, den Küsten Skandinaviens und aus der Ostsee bekannt; die typische Form der Helgoländer Klippen.

#### 4. Gattung *Cribrinopsis* Carlgren.

Eine einzige im nördlichen Atlantik verbreitete Art, die an den Færøer gefunden wurde und daher möglicherweise auch in der Norwegischen Rinne vorkommt.

*C. similis* Carlgren. — Körperhöhe (in konserviertem Zustande) 3 cm, Körperdurchmesser 9 cm, Länge der inneren Tentakel 1.7 cm. — Farbe des lebenden Tieres unbekannt. — 64 bis 90 Tentakel, äußere nur halb so lang wie innere; dübsich. Nähere Angaben über das Vorkommen fehlen; in 9 bis 620 m. — Verbreitung: Koreastraße, Beringinsel, Neufundland, Grönland, Spitzbergen, Murmanküste, Finnmarken, S bis zu den Færøern.

#### 2. Unterfamilie *Bolocerinae*.

Hierher nur die

#### 5. Gattung *Bolocera* Gosse

mit einer einzigen, stark nesselnden Art, deren Tentakel einen Brechmuskul (Fig. 129) besitzen und daher über die Fähigkeit der Autotomie (S. III. e 185) verfügen. Infolgedessen trifft man nicht selten tentakel-

lose Stücke<sup>8)</sup> an. Im übrigen ist die Art, die niemals in geringerer Tiefe als 10 m lebt, an ihrer beträchtlichen Größe und der glatten Beschaffenheit ihres Mauerblattes leicht zu erkennen.

*B. tuediae* (Johnston). — Von riesenhaftem Wuchs; Körperlänge 20 cm, Durchmesser der Mundscheibe bis über 30 cm, Länge der äußeren Tentakel etwa gleich der Höhe des Mauerblattes. — Farbe sehr veränderlich: Mauerblatt perlgrau, zart rosa, lachsfarben, orange, purpurfarben oder bräunlich; Tentakel und Mundscheibe meist von der gleichen Färbung wie das Mauerblatt, aber fast immer eine Nuance dunkler als dieses; Tentakel auf der Innenseite oft rotbraun, in diesem Falle auch die Mundscheibe rotbraun gefärbt. — Fußscheibe infolge verhältnismäßig schwacher Ausbildung der Parietobasilar Muskeln nicht sehr fest auf der Unterlage haltend; Mauerblatt ohne Saugwarzen; Tentakel hexamer, in 5 bis 6 Zyklen angeordnet, von geringer Retraktivität; erzeugen bei Berührung einen brennenden Schmerz (S. III. e 166); getrenntgeschlechtig; ovipar. — Vorkommen: Überwiegend auf Schlammböden in 10 bis 2000 m. — Verbreitung: N-Atlantik, möglicherweise auch im S-Atlantik und im N-Teile des Pazifik vorkommend; in unserem Gebiete von den Færøern und Shetlands bis zum Englischen Kanal und von der norwegischen W-Küste durch Skagerak und Kattegat bis zum Sund verbreitet; innerhalb des Gebietes von ungleicher Dichte des Vorkommens; häufig an der Küste von Northumberland und auf der Großen Fischerbank; nicht selten in den Garnelenfeldern des Oslofjords (Broch 1935, p. 25), im S-Teile des Kanals dagegen noch nicht nachgewiesen.

### 3. Unterfamilie *Anemoniinae*.

#### Schlüssel der Gattungen.

a. Randsäckchen unscheinbar gefärbt, marginal gelegen, daher auch im Zustande starker Kontraktion sichtbar; Tentakel von beträchtlicher Länge, werden auf Berührungsreize nicht kontrahiert

*Anemonia* Risso (s. unten).

— Randsäckchen fast immer bunt gefärbt, parietal gelegen, daher im Zustande starker Kontraktion nicht sichtbar; Tentakel kurz, werden auf Berührungsreize kontrahiert . . . *Actinia* Browne (s. unten).

#### 1. Gattung *Anemonia* Risso.

Mit einer großwüchsigen, im flachen Wasser lebenden Art, die an der weichen Beschaffenheit ihres Körpers und ihren langen, nur selten kontrahierten Tentakeln leicht kenntlich ist.

*A. sulcata* (Pennant) (Fig. 113, 114). — Durchmesser der Fußscheibe bis über 10 cm, Durchmesser der Tentakelkrone 15 cm, Länge der inneren Tentakel oft mehr als 10 cm. — Körperwand und Mundscheibe im allgemeinen braun, Tentakel grün oder graugrün, mit violetten Spitzen; daneben kommt auch eine einfarbig graugelbe Modifikation vor; wie gelegentlich Exemplare mit fleischfarbenem oder purpurfarbenem Mauerblatt beobachtet werden, so gibt es auch Individuen mit gelblichen, ja sogar rein weißen Tentakeln (vgl. hierzu auch S. III. e 204); Randsäckchen grau oder von gleicher Farbe wie das Mauerblatt. — 170 bis 200 ausgesprochen randständige Tentakel; 2 Siphonoglyphen; Sphincter diffus bis zirkumskript. — Ovipar; ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Längsteilung häufig. — Vorkommen: In flachen Vertiefungen des Felsstrandes, aber auch auf Seegrass (*Zostera*) und Braunalgen (*Laminaria*); zahlreiche Zooxanthellen im Entoderm, aus diesem Grunde offenbar im allgemeinen an sonnige Standorte gebunden. — Verbreitung: Vom Mittelmeer längs der atlant. Küsten Europas bis zum Englischen Kanal verbreitet; dort von den Scilly-Inseln und der S-Küste Englands (Plymouth) nachgewiesen. Wie weit die Art an der französis. Küste nach N vordringt und ob sie auch in belg. Gewässern heimisch ist, ist nicht bekannt.

#### 2. Gattung *Actinia* Browne.

Ob die Pferdeaktinie des Seetierhandels eine oder zwei Arten im Sinne der zoologischen Systematik umfaßt, ist zweifelhaft (vgl. hierzu S. III. e 192). Nachdem L. & G. TEISSIER (1930) gewichtige Gründe angeführt haben, die dafür sprechen, daß die von den älteren Autoren als Varietät betrachtete Form *fragacea* eine selbständige Art darstellt, hat

<sup>8)</sup> Im Gegensatz zu der primär tentakellosen *Limnactinia laevis* (S. III. e 89) sind diese autotomierten Exemplare von *Bolocera tuediae* also sekundär tentakellos.

sich T. A. STEPHENSON neuerdings (1935) im gleichen Sinne geäußert. „I am also inclined“, so schreibt er (p. 115), „to think that *fragacea* is really a different species.“ Trotzdem entschließt er sich, bis zur endgültigen Klärung einiger Punkte, *fragacea* vorläufig noch als Varietät von *A. equina* zu betrachten. Wir tun gut daran, ihm hierin zu folgen. Demnach ist die Gattung *Actinia* in der Fauna der Nordsee durch eine einzige mittelgroße, rot, braun oder grün gefärbte Art vertreten, die sich in der Uferregion auf Felsen oder Steinen ansiedelt.

*A. equina* (L.) (Fig. 71). — Höhe des Mauerblattes 3 bis 4 cm, Durchmesser der Tentakelkrone 4 bis 6 cm, Länge der inneren Tentakel knapp 2 cm. — Körper rot, braun, grün, selten fast farblos; Fußscheibe von einem Limbus umgeben; Randsäckchen in den meisten Fällen blau, selten violett, rot oder weiß gefärbt; 24 bis 48 Randsäckchen, 192 Tentakel; ungeschlechtliche Fortpflanzung ist eine seltene Ausnahme. — Vorkommen: Fester Untergrund ist für *A. equina* eine unerlässliche Bedingung des Gedeihens; flache Felstümpel des Strandes, aber auch Buhnen und Pfähle sowie größere Steine zwischen Algen (*Ascophyllum*, *Fucus*) bezeichnen die Standorte, an denen sich die Pferdeaktinie ansiedelt. Fast niemals einzeln, sondern meist in großen Gruppen vereint (vgl. hierzu S. III. e 203). — Verbreitung: An der O-Küste des Atlantik von der Halbinsel Kola bis in den Golf von Guinea, vielleicht auch im Indik und Pazifik. In unserem Gebiete von den Færøern und den Shetlands längs der O-Küste Schottlands und Englands bis zum Kanal verbreitet, ebenso an der ganzen W-Küste Norwegens S bis Stavanger. Obwohl die Pferdeaktinie gegen eine Herabsetzung des Salzgehaltes nicht empfindlich ist (vgl. S. III. e 144), fehlt sie im Skagerak und Kattegat. Die Angabe LOEBS (Untersuchungen zur physiol. Morphologie der Tiere. I. Heteromorphose, p. 66, 67; Würzburg 1891), daß *Actinia equina* in der Ostsee vorkomme, muß auf einem Irrtum beruhen. Ebenso ist wohl MÖBIUS (1873, S. 149), der die Pferdeaktinie für die dänische Insel Romsö im Großen Belt angibt, entweder eine Verwechslung der Fundortszettel oder eine Fehlbestimmung unterlaufen. Bei Helgoland besonders häufig auf dem oberen Felswatt; an den friesischen Inseln nur spärlich vorkommend und an einzelnen Standorten in neuerer Zeit verschwunden (S. III. e 194). In Holland zwischen Noordwyk und Katwyk (PAX), bei Scheveningen und an der Insel Walcheren.

#### Schlüssel der Varietäten.

- a. Kleinwüchsige Form; Mauerblatt ohne grüne Flecke; Limbus der Fußscheibe fast immer leuchtend blau; vivipar; in der Gezeitenzone, bei Niedrigwasser häufig trocken liegend . . . . . var. *mesembryanthemum* Ell. & Sol.  
— Großwüchsige Form; Mauerblatt mit grünen Flecken; Limbus der Fußscheibe häufig von blasser Färbung, bisweilen ganz fehlend; ovipar; in tieferem Wasser als *mesembryanthemum*, bei Niedrigwasser niemals trocken liegend

var. *fragacea* Tugw.  
Die var. *mesembryanthemum* Ellis & Solander ist in allen Teilen der Nordsee nachgewiesen worden, wo die Pferdeaktinie überhaupt vorkommt. Über die Verbreitung der var. *fragacea* Tugwell liegen nur sehr unvollständige Angaben vor; man kennt sie von Helgoland (PAX), der englischen und französischen Küste; RENOUF (Jl. of Ecol., 19, p. 427, 433; 1931) gibt sie für die S-Küste Irlands (Cork) an.

## 2. Subtribus: *Mesomyaria*.

Die Mesomyarien umfassen Aktininen mit einem mesoglöalen Sphincter. Doch gibt es, wie bereits (S. III. e 86) erwähnt wurde, unter ihnen eine Familie (*Diadumenidae*), bei der es sekundär zu einer Rückbildung des Ringmuskels gekommen ist.

#### Schlüssel der Familienreihen.

1. Akontien fehlen . . . . . *Inermia* (s. unten).  
— Akontien vorhanden . . . . . *Acontizaria* (s. S. III. e 103).

### I. Familienreihe *Inermia*

#### Schlüssel der Familien.

- a. Ohne Basilarmuskeln; Mesenterien in Eurymesenterien und Stenomesenterien gegliedert; Zahl der vollständigen Mesenterien 8 bis 12  
Fam. *Halcampidae* (s. S. III. e 101).

— Mit Basilarmuskeln; Mesenterien nicht in Eurymesenterien und Stenomesenterien gegliedert; Zahl der vollständigen Mesenterien größer als 12 . . . . . Fam. *Actinostolidae* (s. S. III. e 102).

### 1. Familie *Halcampidae*.

Die einzige in Nord- und Ostsee vorkommende Halkampide gehört zur Gattung *Halcampa* Gosse, die durch eine Gliederung ihres Körpers in Physa, Scapus und Capitulum charakterisiert ist. Die Wand ihrer Physa ist von Zinkliden durchbohrt, die in 1 oder 2 Kreisen angeordnet sind. Der Scapus ist mit Papillen (Tenakeln) besetzt, an denen häufig Sandkörnchen und andere Fremdkörper haften bleiben. Die Zahl der Tentakel beträgt 8 bis 12.

#### Gattung *Halcampa* Gosse.

In Nord- und Ostsee zwei einander außerordentlich nahe stehende, mittelgroße, meist unscheinbar, jedenfalls nicht besonders lebhaft gefärbte Arten von wurmförmiger, sehr formveränderlicher Gestalt, die unterhalb der Gezeitenzone in Sand- und Schlamm Boden leben. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die beiden Species identisch sind, zumal über das wesentlichste differentialdiagnostische Merkmal (Verteilung der Gonaden) noch nicht völlige Klarheit herrscht.

#### Schlüssel der Arten.

- a. Körperlänge 2 bis 7.5 cm; 6 vollständige Mesenterien sind fertil; Längsmuskelpolster der Mesenterien aus 10 bis 15 Falten bestehend; in der westlichen und südlichen Nordsee . . . . . *H. chrysanthellum* (Peach).  
 — Körperlänge 2 bis 4 cm; 8 bis 10 vollständige Mesenterien sind fertil, Längsmuskelpolster der Mesenterien aus 8 bis 16 Falten bestehend; an der norwegischen Küste, in Skagerak, Kattegat und Ostsee . . . . . *H. duodecimcirrata* M. Sars.

1. *H. chrysanthellum* (Peach). — Körperlänge 2 bis 7.5 cm. — Farbe: Physa durchscheinend grau, Scapus weiß, gelblich, hellbraun, rötlichbraun oder orange-farben, Capitulum durchscheinend braun, mit Längsstreifen oder longitudinalen Fleckenreihen, Mundscheibe hellbraun, mit deutlicher Fleckung; Mund von einem blassen Hof umgeben, der peripher von 12 in einem Kreise stehenden purpurbraunen Flecken begrenzt wird; jeder Tentakel an der Basis mit einem hufeisenförmigen Fleck; Fleckung der Mundscheibe und Tentakel fast niemals fehlend. — 6 vollständige Mesenterien fertil; Längsmuskelpolster der Mesenterien aus 10 bis 15 Falten bestehend; ovipar. — Vorkommen: In Sand und Schlamm zwischen Seegras (*Zostera*), unter Steinen und auf dem Boden flacher Vertiefungen des Felsstrandes in 0 bis 80 m Tiefe. — Verbreitung: W-Küste Irlands, vom Firth of Clyde durch die Irische See bis zur S-Küste Englands (Cornwall, Devon) und zu den Kanal-Inseln sowie an der französ. Küste; an der O-Küste Schottlands (Firth of Forth), vereinzelt bei Helgoland. Ob die von der O-Küste N-Amerikas angegebene Form *H. chrysanthellum* oder *H. duodecimcirrata* ist, bedarf noch der Feststellung.

2. *H. duodecimcirrata* M. Sars. — Körperlänge 2 bis 4 cm. — Farbe: Physa durchscheinend, fast weiß; Scapus und Capitulum meist blaß fleischfarben; nicht selten ist das Capitulum, besonders im distalen Teile, rotbraun gefärbt, mit hellen Längsstreifen oder Fleckenreihen; Tentakel durchscheinend, weiß oder elfenbeinfarben, mit 3 bis 5 ringförmig verlaufenden rotbraunen Bändern; Farbe der Mundscheibe wechselnd, meist gelblich-weiß, mit rotbraunen, den Insertionen der Mesenterien entsprechenden Radiärstreifen und mit einem rotbraunen zirkumoralen Ring; zwischen den Radiärstreifen treten je 1 bis 3 dreieckige Flecke von rotbrauner Farbe auf; nur selten ist die Mundscheibe rein weiß und ungefleckt. — 8 bis 10 vollständige Mesenterien sind fertil; Längsmuskelpolster der Mesenterien aus 8 bis 16 Falten bestehend, ovipar. — Vorkommen: In reinem oder mit Sand vermishtem Schlack in 10 bis 85 m Tiefe. — Verbreitung: An der W-Küste Norwegens S bis Bergen, im Skagerak, Kattegat, an der W-Küste Schwedens, im Sund, an der schwedischen S-Küste (Karlskrona, Simrishamn), in den Gewässern um Bornholm, im Großen Belt und Samsö-Belt, in der Kieler Bucht, an den Inseln Ärö und Älsn sowie im Kleinen Belt (Fig. 99).

2. Familie *Actinostolidae*.

## Schlüssel der Gattungen.

1. Sphincter kräftig, so daß (im Zustande der Kontraktion) die Körperwand die Tentakel bedeckt; nur 16 bis 18 Paar vollständige Mesenterien  
 — Sphincter schwach, so daß (im Zustande der Kontraktion) die Körperwand die Tentakel nicht bedeckt; zahlreiche vollständige Mesenterien 2.
2. Gonaden von den Mesenterien des 3. Zyklus an auftretend; die zu einem Paar gehörigen Mesenterien höherer Ordnung sind regelmäßig von ungleicher Größe  
 — Gonaden nur an den Mesenterien des letzten Zyklus entwickelt; die zu einem Paar gehörigen Mesenterien höherer Ordnung sind nur ausnahmsweise von ungleicher Größe

*Parascyonia* Carlgren (s. S. III. e 103).

1. Gattung *Stomphia* Gosse.

In der Nord- und Ostsee eine einzige, großwüchsige, in beträchtlicher Tiefe meist auf Steinen und Molluskenschalen lebende Art, die in ihrer Färbung und Zeichnung, bisweilen aber auch durch eine gelegentlich auftretende Maskierung der Körperwand an *Tealia felina* (S. III. e 97) erinnert.

*S. coccinea* (O. F. Müller). — Durchmesser der Mundscheibe 7 bis 8 cm erreichend, etwa gleich der Höhe des Mauerblattes; innere Tentakel halb so lang wie der Durchmesser der Mundscheibe; Länge des Sphincters etwa  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$  der Höhe des Mauerblattes. — Farbe des lebenden Tieres außerordentlich wechselnd, so daß sie nur mit Vorsicht für Bestimmungszwecke zu verwenden ist; Grundfarbe des Mauerblattes blaß rosa, fleischfarben, gelblichweiß bis farblos, mit unregelmäßig begrenzter karminroter, scharlachroter, ausnahmsweise sogar bläulicher Fleckenzeichnung; Tentakel perlgrau, blaßrosa oder fleischfarben, mit je 2 karminroten oder scharlachroten Ringen und gleichfalls roter Spitze; Mundscheibe rein weiß oder mit einem Stich ins Gelbliche oder Grünliche, seltener bräunlichgelb; Peristom an der Basis der inneren Tentakel weiß gefleckt; Mundöffnung von einem schmalen, scharlachroten, orangefarbenen oder rotbraunen Ring umgeben. — Etwa 80 in 4 Zyklen angeordnete Tentakel, erster Zyklus aus 6, zweiter aus 10 Gliedern bestehend; ovipar. — Vorkommen: Auf Steinen und Molluskenschalen; selten auf Sand, in diesem Falle ist das Mauerblatt häufig mit Sandkörnchen maskiert; 9 bis 445 m. — Verbreitung: Zirkumpolar (arktisches N-Amerika, Beringmeer, Sibirisches Eismeer, Kaiser-Franz-Josef-Land, Spitzbergen, Bäreninsel, Barentsmeer, Murmanküste, Finnmarken, Grönland, Island, Færøer; an der amerikanischen Küste S bis Kap Cod, auf der europäischen Seite noch S von Irland vorkommend); in unserem Gebiete im Moray Firth, vor der Küste Northumberlands, auf der Großen Fischerbank, der Jütlandbank; an der W-Küste Norwegens (Bergen, Jaederens Riff, Ekersund), im Skagerak, Kattegat, Sund und Großen Belt.

2. Gattung *Actinostola* Verrill.

In unseren Gewässern 2 einander nahe stehende sehr große bis riesenhafte Tiefenwasserformen, die vielleicht nur Varietäten einer und derselben Species darstellen.

## Schlüssel der Arten.

- a. Körperhöhe bis 18 cm; Fußscheibe nicht breiter als der Körperdurchmesser; Mauerblatt weiß, mit Perlmutterglanz; Tentakel meist mit basalen Anschwellungen  
 — Körperhöhe bis 25 cm; Fußscheibe wesentlich breiter als der Körperdurchmesser; Mauerblatt lachsrot oder orangefarben; Tentakel stets ohne basale Anschwellungen
- A. callosa* (Verrill).  
*A. abyssorum* (Danielssen).
1. *A. callosa* (Verrill). — Sehr groß; Körperhöhe bis 18 cm, Durchmesser der Mundscheibe bis 25 cm. — Farbe: Mauerblatt weiß, mit Perlmutterglanz, mit einem Stich ins Rötliche oder Bläuliche; Tentakel dunkelbraun; Mundscheibe von gleicher Färbung wie Mauerblatt, aber ein wenig dunkler, mit dunklen Radiärlinien.

— Fußscheibe nicht ausgebreitet, nicht breiter als der Durchmesser des Körpers; Tentakel meist mit basalen Anschwellungen; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: In 40 bis 2047 m. — Verbreitung: Im N-Atlantik von der Baffin-Bai und der Davis-Straße längs der O-Küste N-Amerikas bis Kap Fear und von Finnmarken bis in die Gewässer SW von Irland; im Pazifik aus Japan angegeben; in unserem Gebiete an der W-Küste Norwegens (Bergen, Hardangerfjord), im Skagerak N bis Dröbak, an der W-Küste Schwedens (Bohuslän) und im Kattegat. — Die aus beträchtlichen Meerestiefen stammenden Stücke scheinen auf ihrer Körperwand größere Tuberkel zu tragen als die Bewohner flacherer Meeresgründe (CARLGREN 1921, p. 228).

2. *A. abyssorum* (Daniellssen). — Riesenhaft: Körperhöhe bis 25 cm, Durchmesser der Mundscheibe bis 20 cm. — Farbe: Mauerblatt lachsrot oder orange-farben mit einem leichten Stich ins Bläuliche; Tentakel lachsfarben oder braun; Mundscheibe von gleicher Farbe wie Mauerblatt, aber etwas dunkler, mit blassen Radiärlinien. — Fußscheibe ausgebreitet, wesentlich breiter als der Körperdurchmesser; Tentakel stets ohne basale Anschwellungen; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: In 183 bis 1229 m. — Verbreitung: Finnmarken und W-Küste Norwegens (61° 10' N 6° 32' O).

### 3. Gattung *Parascyonia* Carlgren.

Mit einer einzigen mittelgroßen, rot oder orange gefärbten Tiefwasserform.

*P. sarsii* Carlgren. — Körperlänge 4 cm, Durchmesser der Fußscheibe 8 cm, Länge der Tentakel etwa 2 cm; Körperfärbung ziegelrot bis orange; 86 bis 103 Tentakel. — Vorkommen: In 80 bis 460 m. — Verbreitung: N-Atlantik von Finnmarken bis S von Island und O der Færøer; in unserem Gebiete bisher ein einziger Fundort am N-Ende der Norwegischen Rinne (62° 18' N 4° 14' O).

## II. Familienreihe *Acontizaria*.

Die von PAX (1925) aufgestellte Familienreihe *Acontizaria* (von ἀκοντιζω = den Speer werfen) deckt sich inhaltlich durchaus mit dem von T. A. STEPHENSON (1935) in seiner neuesten Bearbeitung der britischen Seeanemonen verwendeten Begriffe des Subtribus *Acontiaria* (von ἀκόντιον = Wurfspieß) und entspricht ungefähr der Familie *Sagartiidae* im Sinne der älteren Autoren.

Die Abgrenzung der Familien ist äußerst subtil. STEPHENSON (1935) unterscheidet unter den britischen Akontiarien 5 Familien, von denen eine (*Diadumenidae*) keinen Sphincter, eine zweite (*Aiptasiidae*) einen sehr schwach ausgebildeten Ringmuskel und drei (*Metridiidae*, *Hormathiidae*, *Sagartiidae*) normal entwickelte Sphinktere besitzen. Während die Metridiiden und Hormathiiden im allgemeinen nur 6 Paar vollständige Mesenterien aufweisen, sind die Sagartiiden durch den Besitz von 12 oder mehr vollständigen Mesenterienpaaren gekennzeichnet. Wenn dieses differentialdiagnostische Merkmal auch nicht ausnahmslos gilt, so ist seine Verwendung in einer Bestimmungstabelle doch immerhin diskutabel. Anders steht es dagegen mit den Kennzeichen, die CARLGREN und T. A. STEPHENSON zur Trennung der beiden Familien *Metridiidae* und *Hormathiidae* benützen. Daß die Gattung *Metridium* eine gewisse Sonderstellung einnimmt, ist unzweifelhaft. Wenn aber die *Metridiidae* als eigene Familie aufrecht erhalten werden sollen, so muß sich doch ein einziges Merkmal angeben lassen, durch das man sie mit Sicherheit von den *Hormathiidae* unterscheiden kann. Das ist tatsächlich nicht der Fall. Weder die Beschaffenheit des Sphincter noch die Zahl der vollständigen Mesenterien oder die Verteilung der Gonaden bietet eine Handhabe. Vor allem versagt hier aber auch die Morphologie der Akontien, die sich im allgemeinen als ein vorzügliches differentialdiagnostisches Merkmal erweist (vgl. hierzu S. III. e 85). STEPHENSONS Originaldiagnosen (1935, p. 213, 232) lauten:

Familie *Metridiidae*: Acontiaria in which the mesogloal sphincter is well developed in large specimens. Cinclides present. Mesenteries not divided into macrocnemes and microcnemes. Six pairs of mesenteries perfect, or a larger or smaller number, but never many. The primary mesenteries are sterile in the adults of large races, but some of them may be fertile in young specimens and in small races. In some large specimens spirulae alone occur in the acontia; in others penicilli are also present; in small specimens penicilli are commonly if not always more or less numerous, as well as spirulae.

Familie *Hormathiidae*: Acontiaria with well developed mesogloal sphincter. Cinclides present or absent. Mesenteries not divided into macrocnemes and microcnemes. Six pairs of mesenteries perfect, or a larger or smaller may be perfect (up to twelve pairs), and the primary mesenteries may be fertile. The principal nematocysts of the acontia are spirulae only. (It is conceivable that as in *Metridium*, penicilli as well as spirulae may be discovered in the acontia of young *Hormathiidae*.)

Da diese Diagnosen tatsächlich nicht ein einziges Kennzeichen enthalten, das man in einem dichotomisch aufgebauten Bestimmungsschlüssel zur Unterscheidung der *Metridiidae* und *Hormathiidae* benutzen könnte, ziehe ich es aus praktischen Gründen vor, die beiden Familien — im Gegensatz zur herrschenden Auffassung — miteinander zu vereinigen. Vertreter der *Aiptasiidae* kommen in der Nordsee nicht vor; infolgedessen haben wir es hier nur mit 3 Familien der *Acontizaria* zu tun.

#### Schlüssel der Familien.

1. Sphincter fehlend . . . . Fam. *Diadumenidae* (s. unten).
- Sphincter vorhanden . . . . . 2.
2. Sechs Paar vollständige Mesenterien  
Fam. *Metridiidae* (+ *Hormathiidae*; s. S. III. e 107).
- Zwölf Paar (oder mehr) vollständige Mesenterien  
Fam. *Sagartiidae* (s. S. III. e 111).

#### 1. Familie *Diadumenidae*.

Die *Diadumeniden* sind in der Fauna der Nordsee durch kleine bis mittelgroße, in der Gezeitenzone lebende Arten vertreten, deren  $\pm$  durchscheinende Körperwand olivgrün, orange oder rehbraun gefärbt ist. Bemerkenswert ist die Neigung dieser Species zur Ausbildung orange- oder rahmfarbener Endozölstreifen auf dem Mauerblatt sowie ihre Vorliebe für Brackwasser (Watten von Büsum, Oosterschelde, Essex, Norfolk). Während CARLGREN (Vid. Medd. Dansk naturh. Foren., **77**, p. 234; 1924) die fehlende oder unvollkommene Retraktivität der Tentakel als Kennzeichen aller *Diadumeniden* betrachtet, findet sich bei T. A. STEPHENSON (Jl. Mar. Biol. Assoc., **13**, p. 890; 1925) der Satz „tentacles fully retractile“ in der Diagnose von *Farsonia cincta*. Demnach muß die von CARLGREN entworfene Familiendiagnose in diesem Punkte eine kleine Abänderung erfahren. Da *Diadumene luciae* nicht retraktile Tentakel besitzt, lassen sich also die beiden in der Nordsee vorkommenden *Diadumeniden* leicht an dem verschiedenen Retraktionsvermögen ihrer Tentakel erkennen. In dem Bestimmungsschlüssel der Gattungen konnte dieses Merkmal allerdings nicht verwendet werden, weil nicht feststeht, ob alle Angehörigen der Gattung *Diadumene* nicht retraktile Tentakel besitzen. CARLGREN ist offenbar dieser Ansicht, während STEPHENSON (1925, p. 886) die Tentakel der indischen *Diadumene schilleriana* Stolicka für retraktil hält.

## Schlüssel der Gattungen.

1. Tentakel sämtlich gleichartig; ihr gleichmäßig entwickeltes Ektoderm enthält außer Spirozysten nur Penicilli und Spirulae

*Diadumene* T. A. Steph. (s. unten).

2. Tentakel ungleichartig; äußere Tentakel pfriemenförmig, mit gleichmäßig entwickeltem Ektoderm, das Spirozysten, Penicilli und Spirulae enthält; innere Tentakel keulenförmig, als Fangtentakel (Fig. 104) entwickelt; in dem verdickten Ektoderm des distalen Teiles der Fangtentakel treten außer Spirozysten, Penicilli und Spirulae noch 2 weitere Kapseltypen auf. *Farsonia* T. A. Steph. (s. S. III. e 106).

Bei der Benützung dieses Bestimmungsschlüssels ist zu beachten, daß bei *Farsonia* bisweilen die Fangtentakel nicht ausgebildet zu sein scheinen. „I am almost certain, however“, schreibt T. A. STEPHENSON (1935, p. 191), „... that in some specimens they are entirely absent“. Nach dieser Feststellung muß man sich ernstlich fragen, ob man dem Auftreten von Fangtentakeln eine so große taxonomische Bedeutung beilegen darf und ob es nicht richtiger wäre, die beiden Gattungen *Diadumene* und *Farsonia* miteinander zu vereinigen.

1. Gattung *Diadumene* T. A. Stephenson.

Der Typus der Gattung, *D. schilleriana*, ist von STOLICKA (1869) und ANNANDALE (1907, 1915) untersucht worden. STOLICKA gibt an, daß die 6 primären Tentakel sich durch ihre Größe von den übrigen

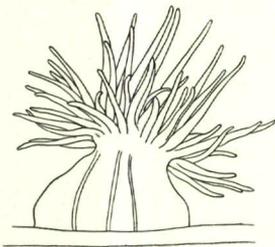


Fig. 63.  
*Diadumene luciae*, Seitenansicht.  
Von den orangefarbenen  
Längsstreifen des Scapus sind  
auf der Zeichnung nur 3  
sichtbar. — Nach F. Pax (1921).

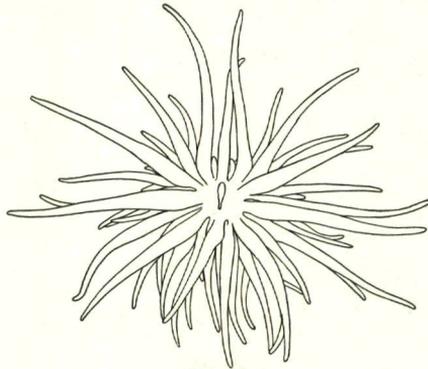


Fig. 64.  
Mundscheibe und Tentakel von *Diadumene luciae*.  
Nach F. Pax (1921).

unterscheiden, eine Bemerkung, aus der man unter Umständen schließen könnte, daß der Typus der Gattung Fangtentakel besitzt. In diesem Falle würde *Farsonia cincta* in die Gattung *Diadumene* gehören, und die bisher als *D. luciae* bezeichnete Seeanemone müßte den Namen *Jancis luciae* tragen. ANNANDALE hat von einer solchen Differenzierung der Tentakel bei *D. schilleriana* nichts bemerkt. Wir tun daher wohl am besten, anzunehmen, daß *D. schilleriana* keine Fangtentakel besitzt und dieses Merkmal vorläufig allen Arten der Gattung *Diadumene* zuzuschreiben ist. Für die in der Nordsee vorkommende *D. luciae* trifft diese Annahme sicher zu.

*D. luciae* (Verrill) (Fig. 63, 64). — Größe: Körperdurchmesser durchschnittlich etwa 5 mm, Höhe des Scapus 10 mm, Höhe des Capitulum 3 mm, die längsten Tentakel 10 mm. — Farbe: Fußscheibe und Scapus dunkel olivgrün, Scapus

mit einer wechselnden Zahl (meist 8 bis 20) orangefarbener, nur selten vollkommen symmetrisch verteilter Längsstreifen (Fig. 64), die Endozölen entsprechen; Capitulum, Mundscheibe und Tentakel durchscheinend wie grünes Glas; die Mundscheibe weist nahe der Insertion der Tentakel kurze, unvollständige Radiärstreifen oder Flecke von gelbgrüner Farbe auf; Tentakel bisweilen mit einem schwach hervortretenden, weißlichen Subapikalring; Mundöffnung von einem olivgrünen Ring umgeben; Schlundrohr als brauner Zylinder durchschimmernd; Akontien weiß. — **Morphologie:** Fußscheibe wenig ausgebreitet, Scapus und Capitulum glatt; auf dem Scapus sind reihenförmig angeordnete Zinkliden vorhanden, die aber bei näherer Betrachtung kaum sichtbar sind; bis 80 pfriemenförmige, entakmatische (Fig. 65), nicht retraktile Tentakel, die einen großen Teil der Mundscheibe einnehmen; Schlundrohr mit 2 Siphonoglyphen ausgestattet, länger als der Scapus,  $\frac{3}{4}$  der gesamten Körperlänge erreichend. — **Fortpflanzung** durch Längsteilung häufig. — **Vorkommen:** In der Gezeitenzone auf Steinen, Pfählen, Muscheln (*Mytilus*), Aszidien; auch als Bewuchs von Schiffen auftretend (vgl. hierzu S. III. e 196); ausgesprochen euryhalin und eurytherm; mesosaprob. — **Verbreitung:** Seit 1896 in Plymouth beobachtet; von VAN DER SLEEN (Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereenig., 18, p. XXIII; 1920) für Nieuwediep (Holland) angegeben, wo sie seit 1913 auftritt; 1920 von S. MÜLLEGER zum ersten Male an der deutschen Küste (Büsum) aufgefunden; an der S-Küste Englands jetzt außer von Plymouth auch von Hampshire bekannt, an der O-Küste von Essex, Suffolk, Norfolk und Northumberland nachgewiesen (T. A. STEPHENSON 1935, p. 204); bezüglich der sonstigen Verbreitung der Art vgl. S. III. e 195.

## 2. Gattung *Farsonia* T. A. Stephenson.

Das Schicksal der Gattung *Farsonia* hängt, wie schon erwähnt wurde,



Fig. 65.

*Farsonia cincta* in einem Aquarium der Biologischen Anstalt auf Helgoland (Aufnahme von A. HAGMEIER, Helgoland). — Original.

von der Feststellung ab, ob *Diadumene schilleriana* Fangtentakel besitzt. In diesem Falle hätte *Farsonia cincta* den Namen *Diadumene cincta* zu führen, während *D. luciae* als *Jancis luciae* zu bezeichnen wäre. Unglücklicherweise steht auch nicht fest, ob *Aiptasiomorpha minima* T. A. Steph. Fangtentakel hat. Es ist also mit der Möglichkeit zu rechnen, daß entweder *Jancis* oder *Farsonia* durch *Aiptasiomorpha* ersetzt werden muß. — Die anscheinend weltweit verbreitete Gattung ist in der Nordsee nur durch eine Art vertreten, die „Breakwater anemone“ der englischen Autoren, die „golfbreker anemoontje“ der Holländer.

*F. cincta* T. A. Stephenson (Fig. 65). — **Größe:** Körperlänge (bei voller Expansion) 60 bis 70 mm, Körperdurchmesser etwa 20 mm, Durchmesser der Mundscheibe 30 mm. — **Färbung:** Körperwand leuchtend orange- oder rehfarben, Scapus lebhafter als das Capitulum gefärbt, Tentakel heller als der Körper; durch die Körperwand schimmern die Insertionen der Mesenterien sowie das rötlichgefärbte Schlundrohr durch; Mundscheibe fast farblos; Farbe der Akontien unbekannt. — **Morphologie:** Fußscheibe gut entwickelt, Körperwand glatt, ohne Warzen. Scapus mit zahlreichen Zinkliden, die mit Endozölen in Verbindung stehen; bis 200, in 5 bis 6 Zyklen angeordnete, vollkommen retraktile Tentakel; 6 Paar vollständige Mesenterien; Marginal- und Oralstomata vorhanden; Retraktoren diffus. — **Fortpflanzung** durch direkte Lazeration häufig. — **Vorkommen:** In der Gezeitenzone auf Steinen, Muscheln (*Mytilus*), Pfählen von Landungsbrücken und Meersalat (*Ulva*); euryhalin. — **Verbreitung:** T. A. STEPHENSON beschrieb die Art 1925 von Plymouth; PERCIVAL (1929) gibt sie aus der Mündung des Tamar an; neuerdings fand man sie in dem brackigen New England Creek an der Küste von Essex; in Holland kommt sie an der Insel Schouwen

(Rensse, Noordwelle, Scharendijke) sowie in Den Helder und Nieuwediep vor; 1928 wurde sie mit Miesmuscheln aus der Oosterschelde in Helgoland eingeschleppt.

Die Art begegnet uns in 2 verschiedenen Trachten, die in ihrem Vorkommen weder geographisch noch ökologisch bedingt zu sein scheinen:

α) var. *lutea* nov. var. — Körperwand leuchtend orangefarben; Zinkliden eine Spur dunkler als Scapus; keine rahmfarbenen Vertikalstreifen auf den Richtungsendozölen; kein Weiß an der Basis der Richtungstentakel und auf den Richtungssektoren der Mundscheibe.

β) var. *capricolina* nov. var. — Körperwand rehfarben; Zinkliden als graue Flecke hervortretend; den Richtungsendozölen entsprechen rahmfarbene Vertikalstreifen auf dem Mauerblatt; an der Basis jedes Richtungstentakels ein kleiner, weißer Fleck; Richtungssektoren der Mundscheibe weiß gefärbt.

*F. cincta* kann leicht mit jungen Seenelken (Fig. 67) verwechselt werden, bei denen die Lappung des Peristoms noch nicht deutlich entwickelt ist; bezüglich der anatomischen Unterscheidung der beiden Arten sei auf E. MARY STEPHENSON (1925) verwiesen.

## 2. Familie *Metridiidae*.

Mit Recht bezeichnet CARLGRÉN (1933, p. 24) die *Metridiidae* „as a link between the Sagartiidae resp. Aiptasiidae and the Hormathiidae“. Wenn hier *Metridiidae* und *Hormathiidae* zu einer Familie zusammengefaßt werden, so soll damit seiner Auffassung keineswegs widersprochen werden. Maßgebend für diese klassifikatorische Änderung war lediglich das Bestreben, den Gebrauch der Bestimmungsschlüssel durch Ausschaltung besonders subtiler Merkmale zu vereinfachen (vgl. hierzu S. III. e 103).

### Schlüssel der Gattungen.

1. Zinkliden vorhanden; Mauerblatt nicht in Scapus und Scapulus gegliedert . . . . . 2.
- Zinkliden fehlend; Mauerblatt in Scapus und Scapulus gegliedert . 4.
2. Körperwand in Scapus und Capitulum gegliedert; den distalen Abschluß des Scapus bildet ein kräftig entwickeltes Parapet; Mundscheibe (bei erwachsenen Tieren) deutlich gelappt (Fig. 66); nicht mit Einsiedlerkrebsen in Symbiose lebend
- Metridium* Oken (s. S. III. e 108).
- Körperwand nicht in Scapus und Capitulum gegliedert; ein Parapet fehlt; Mundscheibe bisweilen leicht gewellt, aber nicht deutlich gelappt . . . . . 3.
3. Körperform normal, von dem gewöhnlichen Aussehen einer Secanemone (Fig. 142); häufig, und zwar gewöhnlich in mehreren Exemplaren, auf Schnecken- und Muschelschalen, die von Einsiedlerkrebsen bewohnt werden; die Fußscheibe besitzt nicht die Fähigkeit, eine hornartige Membran abzuscheiden, durch die eine Vergrößerung der Schnecken- und Muschelschale herbeigeführt wird; 6 Paar vollständige und sterile Mesenterien . . . . . *Calliactis* Verrill (s. S. III. e 109).
- Aborales Körperende deformiert; Fußscheibe in 2 seitliche Fortsätze ausgezogen, die meist in gerader Linie zusammenstoßen; Körper halbmondförmig; stets, und zwar in der Einzahl, auf Schnecken- und Muschelschalen, die von Einsiedlerkrebsen bewohnt werden; die Fußscheibe besitzt die Fähigkeit, eine hornartige Membran abzuscheiden, durch die eine Vergrößerung der Schnecken- und Muschelschale herbeigeführt wird; 12 Paar vollständige und sterile Mesenterien

*Adamsia* Forbes (s. S. III. e 109).

## 4. Tentakel ohne basale Anschwellungen

*Hormathia* Gosse (s. S. III. e 110).

— Alle Tentakel oder nur die des innersten Kreises mit basalen Anschwellungen auf der aboralen Seite

*Actinauge* Verrill (s. S. III. e 110).

Die Benutzer des vorstehenden Bestimmungsschlüssels seien auf einen Punkt besonders hingewiesen: Wie etwa botanische Bestimmungsbücher die Merkmale der Keimpflanzen unberücksichtigt lassen und ornithologische Tabellen meist nichts über das Jugendgefieder der Vögel aussagen, so eignet sich auch dieser Schlüssel im allgemeinen nicht zum Bestimmen von Jugendformen. Sehr jungen Exemplaren von *Calliactis parasitica* fehlen z. B. die Zinkliden (T. A. STEPHENSON 1935, p. 238), eine Tatsache, die leicht dazu verführen kann, solche Stücke zu *Hormathia* oder *Actinauge* zu stellen. Jungtiere von *Metridium* (Fig. 67) lassen die für die Angehörigen dieser Gattung sonst durchaus bezeichnende Lappung der Mundscheibe vermissen, und Jugendformen von *Adamsia* (Fig. 144) zeigen noch keinerlei Deformation des aboralen Körperendes, so daß man immerhin geneigt sein könnte, sie für eine *Calliactis* zu halten. In solchen Fällen entscheidet lediglich das Ergebnis der anatomischen Untersuchung.

1. Gattung *Metridium* Oken.

In Nord- und Ostsee eine einzige Art, die ein riesenhaftes Körpermaß erreichen kann und in erwachsenem Zustande an der starken Lappung ihres Peristoms sowie an der großen Zahl ihrer zarten Tentakel leicht kenntlich ist; eine Küstenform, die aber auch im tiefen Wasser vorkommt.

*M. senile* (L.) (Fig. 66). — In erwachsenem und völlig entfaltetem Zustande eine Höhe von 20 bis 30 cm und einen Durchmesser der Mundscheibe von 15 bis



Fig. 66. Farbige und weiße Seenelken in einem Aquarium der Biologischen Anstalt auf Helgoland (Aufnahme von F. SCHENSKY, Helgoland). — Original.

20 cm erreichend. — Färbung außerordentlich wechselnd; die Mehrzahl der Individuen, besonders die der flacheren Seegründe, erscheinen gleichmäßig lachsfarben, wobei der obere Abschnitt der Körperwand bisweilen eine Nuance heller gefärbt ist als die übrigen Körperteile; selten erstrahlt die Mundscheibe in leuchtendem Gelb. Große Schwankung zeigt die Farbe der Tentakel, die auch bei lachsfarbenen Exemplaren weiße Spitzen tragen oder in ihrer ganzen Ausdehnung grau wie Rauchquarz aussehen können; bisweilen weisen die Tentakel einen Stich ins Moosgrüne auf; andere Exemplare, besonders solche aus tieferen Wasserschichten, sind schneig weiß oder nahezu farblos; bisweilen sind bei ihnen Mundscheibe und Lippenwülste gelblich

gefärbt; im übrigen sei bezüglich der Färbung auf S. III. e 120 verwiesen. — Körperform zylindrisch, am distalen Ende kelchartig erweitert; dicht unterhalb der kelchartigen Erweiterung ein ringförmiger Wulst, der die Lage des Spinctor verrät; Mundscheibe erwachsener Tiere stark gelappt und in eine Anzahl Loben gegliedert; Jugendformen (Fig. 67) ohne lappenförmige Ausbuchtung der Mundscheibe, daher denen anderer Seeanemonen gleichend und oft mit ihnen verwechselt; der größte Teil der Mundscheibe (erwachsener Tiere) mit kurzen, zarten, außerordentlich dicht stehenden Tentakeln bedeckt, deren Zahl 1000 erreichen kann; Schlundrohr mit 1 oder 2 Schlundrinnen ausgestattet (monoglyphe und diglyphe Form); die Zahl der Richtungsmeristenpaare stimmt mit der der Schlundrinnen überein; ovipar; Fortpflanzung durch Lazeration häufig. — Vorkommen: Stets auf festem Untergrunde, auf Steinen, Kaimauern, Bühnen, Muschelpfählen, Holz, Molluskschalen (Austern, *Cyprina islandica*), Krebspanzern, dem Thallus von Laminarien, auch auf Strandgut der verschiedensten Art (Schlacken, Torf, Kork, Holzkisten, alten Schuhen, Geschnittenen); von der Gezeitenzone bis zu 100 m Tiefe, gelegentlich auch im Brackwasser. — Verbreitung: Zirkumpolar; an der atlant. Küste N-Amerikas von der Hudson-Bay bis New Jersey, Grönland, Island, Murmanküste, an der W-Küste Skandinaviens, an allen Küsten Großbritanniens, S-wärts bis an die atlantische Küste Frankreichs; an der pazif. Küste N-Amerikas und in Japan; in unserem Gebiete von den Shetlands längs der O-Küste Schottlands und Englands bis zum Kanal, an den Küsten Belgiens, Hollands, Deutschlands und Dänemarks, in allen Teilen der eigentlichen Nordsee, an der W-Küste Norwegens, im Skagerak, Kattegat, im Sund, Großen und Kleinen Belt und in der Kieler Bucht.

*M. senile* bildet einen Rassenkreis, dem mindestens 4 verschiedene Rassen angehören (s. S. III. e 193). Die in der Nord- und Ostsee heimische Rasse muß den Namen *M. s. senile* führen. Innerhalb dieser Rasse lassen sich noch Varietäten unterscheiden, die aber nicht scharf gegeneinander abgegrenzt, sondern im Gegenteil durch Übergänge miteinander verbunden sind.

var. *dianthus* (Ellis). — Großwüchsig, mit deutlicher Lappung des Peristoms, verhältnismäßig kurzen Tentakeln, ohne graue Radiärlinien des Peristoms; Zinkliden in Exozölen.

var. *pallida* (Holdsworth). — Kleinwüchsig, mit undeutlicher Lappung des Peristoms, verhältnismäßig langen Tentakeln, mit grauen Radiärlinien des Peristoms; Zinkliden in Endozölen.

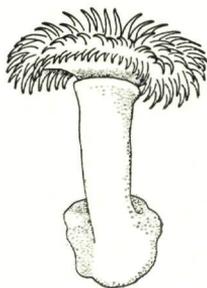


Fig. 67.  
Jugendform der  
*Senelke* (ohne  
Lappung des  
Peristoms). — Nach  
T. A. STEPHENSON  
(1925).

## 2. Gattung *Calliactis* Verrill.

Mit einer einzigen, mittelgroßen, sehr formveränderlichen Art mediterranean Herkunft, die innerhalb unseres Gebietes an der belgischen Küste die N-Grenze ihrer Verbreitung erreicht. An den deutlich hervortretenden Zinkliden, die nahe der Basis in mehreren horizontalen Reihen angeordnet sind, leicht zu erkennen.

*C. parasitica* (Couch) (Fig. 142). — Körperhöhe bis 10 cm. — Färbung nicht sehr veränderlich; Grundfarbe des Mauerblattes weiß, gelblich oder hellbraun, mit unregelmäßig begrenzten, dunklen Längsbändern; Akontien weiß, seltener rosa oder violett, werden schon bei schwacher Reizung ausgeworfen; Mundscheibe radiär gestrichelt, Tentakel gelblich, durchscheinend, mit 2 unterbrochenen dunklen Längslinien. — Tentakel in 7 bis 8 Zyklen; ovipar und vivipar. — Vorkommen: Auf Schnecken- und Muschelschalen, die von Einsiedlerkrebsen bewohnt werden, und zwar gewöhnlich zu zweit oder mehreren; in den britischen Gewässern sehr häufig auf Schalen der Wellhornschnecke (*Buccinum undatum*), in denen der Einsiedlerkrebs *Eupagurus bernhardus* (L.) lebt; an der atlant. Küste Frankreichs und im Mittelmeer auch mit anderen Einsiedlern (*Eupagurus excavatus* Herbst, *Pagurus arrosor* Herbst, *Paguristis oculus* Fabr., *Clibanarius misanthropus* Risso) in Symbiose; gelegentlich auch frei vorkommend (vgl. hierzu S. III. e 189 und 205, sowie S. X. h 104); auf Sand- und Steingrund von der Gezeitenzone bis 50 m Tiefe. — Verbreitung: Vom Mittelmeer längs der atlant. Küste Frankreichs bis zum Englischen Kanal; zwischen Yarmouth und Nieuwediep (F. E. SCHULZE 1873, S. 140), auch aus Belgien angegeben (LAMEERE 1895). — Jugendformen von *C. parasitica* sind wegen ihrer habituellen Ähnlichkeit leicht mit Angehörigen der Gattungen *Hormathia* oder *Sagartia* zu verwechseln.

## 3. Gattung *Adamsia* Forbes.

Mit einer einzigen mit *Eupagurus prideauxii* in Symbiose lebenden, mittelgroßen Art des tieferen Litorals.

*A. palliata* (Bohadsch) (Fig. 141). — Maximaler Durchmesser des Körpers 5 bis 7 cm. — Färbung wenig veränderlich; der unter dem Einsiedlerkrebis gelegene Teil des Mauerblattes weiß bis farblos, der dem Lichte ausgesetzte Teil gelblich, bräunlich, blaß orange bis rotbraun, mit leuchtend roten Flecken; Mundscheibe und Tentakel weiß oder rahmfarben; Akontien violett oder rosa, bisweilen weiß. — Tentakel in 8 Zyklen; ovipar. — Vorkommen: Auf Schneckschalen, die von *Eupagurus pridaurii* bewohnt werden; niemals frei vorkommend (vgl. hierzu S. III. e 207 sowie S. X. h 104); auf Schlamm, Sand und Schill in 10 bis 180 m. — Verbreitung: Vom Mittelmeer bis zur Nordsee; in unserem Gebiete im Bereiche der Strömung zwischen Orkneys und Shetlands und vereinzelt längs der Norwegischen Rinne (Fig. 100). — Die Jugendform (Fig. 144) zeigt noch nicht die charakteristische Deformation der Fußscheibe und ist daher leicht mit anderen frei lebenden Seeanemonen zu verwechseln.

#### 4. Gattung *Hormathia* Gosse.

In unserem Gebiete durch 2 mittelgroße, fast immer auf einem zoogenen Substrat unterhalb der Gezeitenzone lebende Arten vertreten, die im allgemeinen an der dicken, knorpelartigen Beschaffenheit ihres Mauerblattes und dem Auftreten höcker- oder knotenförmiger Auswüchse am Scapus kennlich sind. Den Jugendformen fehlen die Tuberkeln der Körperwand.

##### Schlüssel der Arten.

1. Höhe des Mauerblattes 6 bis 8 cm; Skapularfurchen dunkel gefärbt; Tentakel ungefleckt, niemals mehr als 96. *H. digitata* (O. F. Müller).  
— Höhe des Mauerblattes bis 5 cm; Scapulus mit 12 blassen Längsfirsten, die mit ebenso vielen dunklen Flecken abwechseln; Tentakel gefleckt, oft mehr als 96

##### *H. coronata* (Gosse).

1. *H. digitata* (O. F. Müller) (Fig. 98). — Höhe des Mauerblattes 6 bis 8 cm, Durchmesser der Mundscheibe 12 bis 15 cm; innere Tentakel etwa vom halben Durchmesser der Mundscheibe, Schlundrohr etwas länger als die halbe Körperhöhe. — Körper schmutzweiß, fleischfarben bis orangerot, der distale Teil meist etwas blasser als der proximale; Auswüchse der Körperwand entweder mit dieser in der Farbe übereinstimmend oder etwas bleicher; Scapularfirste dunkel gefärbt; Tentakel fleischfarben, orangefarben oder rotbraun, ungefleckt; Lippenwülste und Schlundrohr tief orange. — Proximaler Teil des Scapus meist glatt, distaler in der Mehrzahl der Fälle mit großen, knotenförmigen Auswüchsen versehen, die in  $\pm$  deutlichen Längsreihen angeordnet sind; den oberen Abschluß der Scapalknoten bildet häufig ein Kranz von 12 besonders großen, ungefähr in gleichen Abständen stehenden Auswüchsen (Fig. 98); Scapulus bei jungen Tieren mitunter ganz glatt, bei erwachsenen jedoch stets mit in Längsreihen stehenden Firsten bedeckt; niemals mehr als 96 Tentakel; vivipar. — Vorkommen: Auf den Schalen lebender oder toter Schnecken (*Buccinum*, *Neptunea*) und Muscheln (*Pecten*, *Cardium*), seltener auf Steinen; stets unterhalb der Gezeitenzone (2 bis 660 m) auf Schlamm, Sand oder mit Steinen vermischtem Sand. — Verbreitung: Vom hohen N (Barentsmeer, Spitzbergen, Grönland) S-wärts bis zur Nord- und Ostsee; in unserem Gebiete von den Shetlands durch das ganze Gebiet der Nordsee (Große Fischerbank, Jütlandbank) bis zur S-Küste Englands und der holländ. Küste (PORTJELJE 1933), ferner an der W-Küste Norwegens, im Skagerak, Kattgat, im Oslo-Fjord, an der W-Küste Schwedens (Kristineberg, Gullmarfjord) und im Sund.

2. *H. coronata* (Gosse). — Höhe des Mauerblattes bis 5 cm; Durchmesser der Mundscheibe weniger als 10 cm. — Scapus schmutziggrau, gelblich, hellbraun, orangefarben oder scharlachrot, bisweilen auch im proximalen Teile schmutzfarben oder rotbraun, im distalen orange oder rot gefärbt; Tuberkel entweder von der gleichen Farbe wie die Körperwand, mitunter aber auch heller oder dunkler; Scapus bisweilen mit je 12 dunklen und hellen Längsstreifen; Scapulus dunkelbraun oder -purpurfarben, stets mit 12 rahmfarbenen, ledergelben oder orangefarbenen Längsfirsten, die mit ebenso vielen dunklen Längsstreifen abwechseln; Tentakel in der Grundfarbe äußerst variabel, aber immer gefleckt; Schlundrohr rahmfarben, ledergelb, schmutziggrau, braun, orangefarben oder scharlachrot. — Tuberkel der Körperwand sehr verschieden entwickelt, im distalen Teile des Scapus in 12  $\pm$  deutlichen Längsreihen, die sich nach oben in den Scapularfirsten fortsetzen; häufig mehr als 96 Tentakel; vivipar. — Vorkommen: Auf Molluskschalen, Hydroiden und Wurmröhren (*Chaetopterus*, *Serpula*) unterhalb der Gezeitenzone (8 bis 96 m) auf Schlamm und Sand. — Verbreitung: Vom westlichen Mittelmeer längs der atlant. Küste Frankreichs bis in den Englischen Kanal, aber auch aus Holland (PORTJELJE 1933) und der Nordsee, insbesondere NO Hasborough Sand (F. E. SCHULZE 1873, S. 140), angegeben.

#### 5. Gattung *Actinauge* Verrill.

Hierher eine einzige, sehr große Tiefwasserform von überwiegend weißlicher Körperfarbe.

*A. richardi* (Marion). — Körperhöhe 10 bis 12 cm, Durchmesser des Körpers 8 cm. — Scapus weißlich, oft mit einem Stich ins Grünliche; Tuberkel dunkelgrün; Scapulus ebenfalls weißlich, mitunter mit einem rötlichen Hauch; Tentakel weiß, fleischfarben, mit rosafarbener Spitze oder ganz rot gefärbt; basale Anschwellungen der Tentakel weiß; Tentakel der beiden innersten Kreise an der oralen Seite braun gefärbt; Mundscheibe weiß, bisweilen mit brauner Zeichnung. — Scapus ± mit Tuberkeln besetzt; Scapulus mit 12 terminal sich gabelnden Firsten; 96 hexamer angeordnete Tentakel; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: Auf Schlamm und Sand, aber auch auf Muscheln und Steinen in 91 bis 728 m. — Verbreitung: Auf der O-Seite des Atlantik von Norwegen bis zum Senegal, vielleicht auch an der amerikanischen Küste vorkommend; in unserem Gebiete mit Sicherheit nur von Bergen angegeben, möglicherweise aber weiter verbreitet.

### 3. Familie *Sagartiidae*.

#### Schlüssel der Gattungen.

1. Mauerblatt nicht in Scapus und Scapulus geteilt; Zinkliden vorhanden; ohne Cuticula . . . . . 2.
- Mauerblatt deutlich in Scapus und Scapulus gegliedert; Zinkliden fehlend; Scapus mit Cuticula . . . . *Phellia* Gosse (s. unten).
2. Mehr als 700 Tentakel . . . . . *Cereus* Oken (s. unten).
- Nicht mehr als 200 Tentakel . . . . . 3.
3. Saugwarzen vorhanden . . . . . *Sagartia* Gosse (s. S. III. e 112).
- Saugwarzen fehlen . . . . . *Actinothoë* Fischer (s. S. III. e 114).

#### 1. Gattung *Phellia* Gosse.

In unserem Gebiet eine einzige, kleinwüchsige, ziemlich unscheinbar gefärbte Art, die u. a. an der derben Beschaffenheit der den Scapus bedeckende Cuticula kenntlich ist.

*P. gausapata* Gosse. — Körperhöhe 2 bis 3 cm, Durchmesser der Mundscheibe mit Tentakeln 2 cm. — Scapus mit hellbrauner Cuticula und dunklen, unregelmäßig angeordneten Tuberkeln bedeckt; Scapulus ohne Cuticula und Tuberkel, blaß fleischfarben, mit purpurnen Längsstreifen. Mundscheibe purpurgrau, durchscheinend, mit Radialstreifen und Flecken von wechselnder Farbe; Tentakel durchscheinend grau, mit rahmfarbenen und ziegelroten Zeichnungen. — Tentakel in 5 Zyklen, ebenso wie die Mesenterien, nicht hexamer angeordnet; Fortpflanzung durch Lazeration häufig. — Vorkommen: Felsstrand. — Verbreitung: Mit Sicherheit aus der Wick Bay (Caitness) in N-Schweden und von der W-Küste Norwegens angegeben, vielleicht auch an der W-Küste Schwedens vorkommend.

#### 2. Gattung *Cereus* Oken.

Hierher eine einzige mittelgroße, im Flachwasser lebende Art von außerordentlich wechselnder Färbung und Zeichnung, deren Verbreitung in der Nordsee noch nicht geklärt ist.

*C. pedunculatus* (Pennant). — Körperhöhe bis 9 cm; Mundscheibe (ausgestreckter Tiere) weit überhängend, mit einem Durchmesser, der erheblich größer ist als der Körperdurchmesser in der Mitte des Mauerblattes, schüsselförmig, mit gekräuseltem, bisweilen sogar gelapptem Rande. — Färbung und Zeichnung außerordentlich wechselnd; Fußscheibe und proximaler Teil des Mauerblattes bernsteinfarben oder fleischfarben, ± ins Rötliche spielend, im distalen Teile allmählich in Weiß, Grau oder Braun übergehend; bei Stücken mit rötlichgrauem oder lederbraunem Mauerblatt sind die Warzen der Körperwand meist heller gefärbt als ihre Umgebung; Tentakel gelblichgrau oder gelblichbraun, mit unregelmäßigen, gelblichen, bräunlichen oder blaugrauen Flecken, selten mit einem kadmiungelben Längsstrich auf der Innenseite. Mundscheibe einfarbig dunkelbraun mit kaum angedeuteten radiären Streifen, oder hellbraun, mit sehr deutlichen, gelblichen oder scharlachroten Radialstreifen, selten der größte Teil der Mundscheibe lebhaft purpurrot; an der Basis der inneren Tentakel tritt häufig, aber nicht immer, eine gelbliche, von einer braunen Kontur eingefasste ähnliche Zeichnung auf; ein Gonidialtentakel, der alle übrigen Tentakel an Größe übertrifft, ist bisweilen lebhaft gelb gefärbt; Schlundrohr gelblich, bräunlich oder grünlich. — Das fleischige, im Vergleich zu anderen Sagartiiden durchaus nicht besonders zarte Mauerblatt ist in seinen unteren 2 Dritteln glatt, in seinem oberen Drittel mit kräftigen, stets deutlich sichtbaren, in Längsreihen angeordneten Warzen bedeckt, die in stände sind, Steinchen und andere Fremdkörper von beträchtlichem Ge-

wicht festzuhalten; Zwitter; vivipar; ungeschlechtliche Fortpflanzung höchstens ausnahmsweise beobachtet. — Vorkommen: In Vertiefungen des Felsstrandes, aber auch auf Sand und Schlamm unter Steinen und auf Molluskenschalen, stets in geringer Tiefe, bisweilen in Astuarien mit stark schwankendem Salzgehalt. — Verbreitung: Vom Mittelmeer längs der Küsten Portugals, Spaniens und Frankreichs bis in den Kanal verbreitet; aus der Nordsee liegen nur wenige Beobachtungen vor. F. E. SCHULZE (1873, p. 139) fand die Art NO von Hasbrough Sand, WIEGELT (Die Abfälle der Seefischerei, in: Mitth. Sekt. f. Küsten- u. Hochseefischerei, 1891, Sonderbeilage) gibt *C. pedunculatus* auf Grund von Fängen des „Präsident Herwig“ aus der Nordsee an, und MÜLLEGER (Schrift. Zool. Stat. Büsum, 2. Sonder-Nr. 1, p. 61; 1921) berichtet, daß die Species im „Falschen Tief“ etwa 10 km W von Büsum in 30 Fuß Tiefe gefunden worden sei; in Helgoland kommt *Cercus pedunculatus* nicht vor (Pax 1928, p. 222).

### 3. Gattung *Sagartia* Gosse.

Im Gebiet der Nord- und Ostsee durch 2 mittelgroße, bunt gefärbte und oft schön gezeichnete Arten vertreten, die bis 200 Tentakel besitzen; bei beiden Species findet sich (wie bei *Cercus pedunculatus*) an der Basis der inneren Tentakel eine B-ähnliche Zeichnung. Die Tiere siedeln sich in der Gezeitenzone auf festem Untergrund an, kommen aber bis zu Tiefen von 100 m vor. Beide Arten werden häufig miteinander verwechselt, obwohl sie sich nicht nur morphologisch, sondern vor allem auch biologisch voneinander unterscheiden.

#### Schlüssel der Arten.

1. Fußscheibe sehr fest an der Unterlage haftend; Schleim nicht besonders klebrig und zähe; Saugwarzen der Körperwand ohne Fremdkörper; Akontien werden schon nach schwacher Reizung ausgeworfen; Penicilli der Akontien 39 bis 77  $\mu$  lang; niemals vivipar; Fortpflanzung durch Lazeration häufig, daher Tentakel gewöhnlich in 5 Zyklen, wobei der innerste Zyklus 7 bis 14 Tentakel enthält

*S. elegans* (Dalyell).

- Fußscheibe nicht sehr fest an der Unterlage haftend; Schleim sehr klebrig und zähe; Saugwarzen der Körperwand fast immer Fremdkörper festhaltend; Akontien werden erst nach starker Reizung ausgeworfen; Penicilli der Akontien 20 bis 29  $\mu$  lang; vivipar oder ovipar, daher Tentakel hexamer angeordnet, bei erwachsenen Tieren in 6 Zyklen

*S. troglodytes* (Price).

*S. elegans* (Dalyell). — Durchmesser der Fußscheibe 4 cm, derjenige des Peristoms 4.5 cm erreichend. — Farbe außerordentlich veränderlich (s. unten). — Vorkommen: Auf Steinen und Felsen von der Gezeitenzone bis 100 m. — Verbreitung: An den atlant. Küsten Europas von Norwegen bis S-Frankreich; Vorkommen im Mittelmeer zweifelhaft. Ob die Aktinie, die dort eine Gewerbekrankheit der Schwammfischer hervorruft, *Sagartia elegans* ist, erscheint fraglich (vgl. hierzu S. III. e 166); innerhalb unseres Gebietes sicher nachgewiesen von der W-Küste Norwegens (Herdla), der W-Küste Schwedens (Kristineberg), von Sylt, Helgoland und Büsum, an der O-Küste Großbritanniens von den Orkney-Inseln bis zum Kanal; aus Holland von PORTIEJLE (1933) angegeben.



Fig. 70.  
*Sagartia elegans* var. *miniata*  
von der Westseite Helgolands  
(Aufnahme von P. SINGER,  
Helgoland). — Original.

#### Schlüssel zum Bestimmen der Varietäten.

- |  |                                     |
|--|-------------------------------------|
| a) Tentakel orangefarben   | var. <i>aurantiaca</i> T. A. Steph. |
| — Tentakel nicht orangefarben                                    | β.                                  |
| β) Tentakel und Mundscheibe gefleckt (Fig. 70)                   | var. <i>miniata</i> (Gosse).        |
| — Tentakel und Mundscheibe nicht gefleckt                        | γ.                                  |
| γ) Mundscheibe und Tentakel weiß                                 | var. <i>nivea</i> (Gosse).          |
| — Mundscheibe und Tentakel von verschiedener Farbe               | δ.                                  |
| δ) Mundscheibe orangefarben; Tentakel weiß                       | var. <i>venusta</i> (Gosse).        |
| — Mundscheibe orangefarben oder weißlich; Tentakel rosa oder rot | var. <i>rosea</i> (Gosse).          |

Die Varietäten *miniata*, *nivea*, *venusta* und *rosea* sind durch eine Reihe von Übergängen miteinander verbunden; eine gewisse Sonderstellung nimmt var. *aurantiaca* ein,

doch sei hier daran erinnert, daß auch unter *S. troglodytes* Individuen mit orange-farbenen Tentakeln vorkommen.

*S. troglodytes* (Price) (Fig. 69). — Durchmesser der Fußscheibe 5 bis 6 cm erreichend, Durchmesser des Peristoms 2 cm. — Farbe veränderlich; „the va-

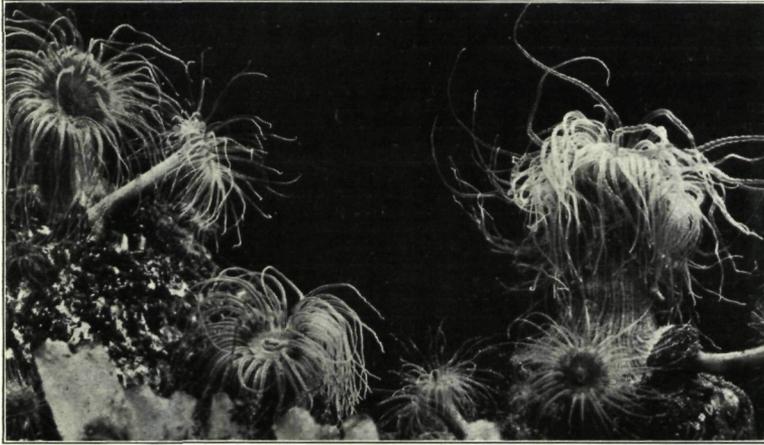


Fig. 69. *Sagartia troglodytes* in einem Seewasserbecken der Biologischen Anstalt auf Helgoland (Aufnahme von F. SCHENSKY, Helgoland).

riation of colour in *S. troglodytes* is so wide that any attempt to give an account of it is very difficult; . . . no grouping of the colour-combinations of *S. troglodytes* under varietal names is possible, since the variations form a continuous series with almost infinite manifestations' (T. A. STEPHENSON 1935, p. 329). — Vorkommen: In Gesteinsspalten, auf Steinen, die mit Sand oder Schlamm bedeckt sind, oder auf einer anderen festen Unterlage, Laminarienwurzeln, Muschelschalen usw., meist in geringer Tiefe, aber bis 50 m hinabsteigend. — Verbreitung: Vom Mittelmeer längs der atlant. Küsten Europas bis Norwegen und Island; in unserem Gebiete an den Orkney-Inseln, der O-Küste Schottlands (Wick, Moray Firth, Firth of Forth, North Berwick), der O-Küste Englands (Northumberland, Durham, Scarborough), zwischen Yarmouth und Nieuwediep (F. E. SCHULZE 1873, p. 140); nach PORTJELJE (1933) in Holland; ferner bei Borkum, Juist, Norderney, Helgoland, Wilhelmshaven, Dithmarschen (Büsum), an der norweg. Küste, im Skagerrak, Kattegat und an der W-Küste Schwedens.

#### Schlüssel zum Bestimmen der Varietäten.

- a) Basaler Durchmesser geschlechtsreifer Tiere 5 cm und mehr erreichend; im allgemeinen hell gefärbt; zahlreiche Saugwarzen; Tentakel bei erwachsenen Stücken in 6 Zyklen; meist auf festen Gegenständen in Sand und Schlamm, anscheinend niemals im Brackwasser . . . var. *decorata* T. A. Steph.
- Basaler Durchmesser geschlechtsreifer Tiere oft nur 2 cm erreichend; im allgemeinen dunkel gefärbt; weniger zahlreiche Saugwarzen als bei var. *decorata*, Tentakel bei erwachsenen Stücken oft nur in 4 Zyklen; meist in schlammfreien Bio-



Fig. 70.  
*Sagartia troglodytes* var. *decorata*  
von der Küste von Juist  
(Aufnahme von  
P. SINGER, Helgoland). — Original.

topen, häufig zwischen *Ascophyllum* oder auf Laminarienwurzeln, auch im Brackwasser von Ästuarien . . . var. *ovata* (Holdsworth).

„The two varieties, however, are linked by a series of intermediates both as regards size, colour and habitat“ (T. A. STEPHENSON 1935, p. 329).

#### 4. Gattung *Actinothoë* Fischer.

In unserem Gebiete 4 kleine bis mittelgroße Arten, die sich teils in der Gezeitenzone, teils in etwas tieferem Wasser auf festen Gegenständen ansiedeln.

##### Schlüssel der Arten.

- a. Kleinwüchsig (nicht höher als 3 cm); Tentakelanordnung oft nicht hexamer . . . b.  
 — Mittelgroß (Körperhöhe 5 cm und darüber); Tentakelanordnung gewöhnlich hexamer . . . c.
- b. Körperwand weiß oder hellgrau; Umriß der Fußscheibe regelmäßig; Penicilli der Akontien 58 bis 86  $\mu$  lang . . . *A. sphyrodeta* (Gosse).  
 — Körperwand fleischfarben, rötlich, gelb oder orange; Umriß der Fußscheibe unregelmäßig; Penicilli der Akontien 38 bis 51  $\mu$  lang . . . *A. lacerata* (Dalyell).
- c. Basaler Durchmesser bis 6 cm, Körperhöhe 12 cm; Zinkliden regelmäßig angeordnet; Akontien werden erst nach starker Reizung ausgeworfen; Penicilli der Akontien 34 bis 44  $\mu$  lang; in Sand und Schlamm eingehohrt oder auf fester Unterlage (Steinen, Muschelschalen u. dergl.) . . . *A. anguicoma* (Price).  
 — Basaler Durchmesser unter 2 cm, Körperhöhe 5 cm; Zinkliden unregelmäßig angeordnet; Akontien werden schon bei leiser Berührung des Tieres ausgeworfen; Penicilli der Akontien 34 bis 62  $\mu$  lang; niemals in Sand und Schlamm eingehohrt, sondern ausschließlich auf den Blättern des Seegrases . . . *A. viduata* (O. F. Müller).

1. *A. sphyrodeta* (Gosse) (Fig. 115). — Kleinwüchsig (basaler Durchmesser 1 cm, Körperhöhe 3 cm, Durchmesser der Mundscheibe und Tentakel 2 cm). — Färbung nicht sehr wechselnd; Körperwand meist weiß oder hellgrau mit zarter Längsstreifung, Tentakel weiß, Mundscheibe weiß oder orange. — Umriß der Fußscheibe regelmäßig; Tentakelanordnung oft unregelmäßig; Zinkliden verstreut; die Akontien werden schon bei leichter Berührung ausgeworfen; Penicilli der Akontien 58 bis 86  $\mu$  lang; ovipar; Fortpflanzung durch Längsteilung häufig. — Vorkommen: Eine Strand- und Flachwasserform, die sich, oft in beträchtlicher Zahl, auf Steinen, Felsen, Laminarienwurzeln und anderen festen Gegenständen ansiedelt. — Verbreitung: An den S- und SW-Küsten Englands und Irlands sowie an der atlant. Küste Frankreichs; ob die Art im Mittelmeer vorkommt und ob sie über den Pas de Calais nach N vordringt, ist nicht bekannt.

2. *A. lacerata* (Dalyell) (Fig. 118). — Kleinwüchsig (basaler Durchmesser 2 cm, Körperhöhe 2 bis 3 cm, Durchmesser der Mundscheibe samt Tentakeln 4 cm). — Färbung stark wechselnd; Körperwand fleischfarben, rötlich, gelb oder orange-farben, mit blassen Längsstreifen, einem submarginalen Ring dunkler Flecken und  $\pm$  körniger Oberfläche; bisweilen mit einer aus Schlamm und Schmutz bestehenden Hülle bedeckt. — Umriß der Fußscheibe unregelmäßig, meist gezackt; Tentakelanordnung bisweilen hexamer, aber auch oktoher oder dekamer; Zinkliden ringförmig im distalen Teile des Mauerblattes angeordnet; zum Auswurf der Akontien bedarf es stärkerer Reize als bei *A. sphyrodeta*; Penicilli der Akontien 38 bis 51  $\mu$  lang; ovipar; Fortpflanzung durch kontraktive Laceration bildet die Regel. — Vorkommen: Unterhalb der Gezeitenzone im Flachwasser auf Schnecken- und Muschelschalen (*Turritella*), Wurm- und Aszidiengürtel (Kristinebergs Zool. Stat. Nr. 4, p. 345; Uppsala 1930). — Verbreitung: Möglicherweise mediterran, wahrscheinlich an der atlant. Küste Frankreichs vorkommend, mit Sicherheit in den britischen Gewässern und an der W-Küste Skandinaviens bis über den Polarkreis hinaus nachgewiesen; in unserem Gebiete an der O-Küste Schottlands, in der Nordsee, S der Doggerbank, im Skagerak, Kattegat und Sund.

3. *A. anguicoma* (Price) (Fig. 139). — Mittelgroß bis sehr groß (basaler Durchmesser bis 6 cm, Körperhöhe 12 cm, Durchmesser der Mundscheibe mit Tentakeln 6 cm). — Färbung stark abändernd; Körperwand rötlich, gelblich oder bräunlich, fast immer weniger lebhaft gefärbt als *A. lacerata*, mit zarten Längsstreifen und einem submarginalen Ringe dunkler Flecken. — Umriß der Fußscheibe regelmäßig, d. h. kreisrund oder elliptisch; Tentakelanordnung gewöhnlich hexamer; Zinkliden ringförmig im distalen Teile des Mauerblattes angeordnet; die Akontien werden erst nach starker Reizung ausgeworfen; Penicilli der Akontien 34 bis 44  $\mu$ ; ovipar; keine asexuelle Fortpflanzung. — Vorkommen: Bisweilen in Sand und Schlamm eingehohrt, meist aber auf Steinen, Muschelschalen oder anderen festen Gegenständen von der Gezeitenzone bis 50 m Tiefe; bei Helgoland auf Kreideklippen, bei Sylt auf Austernbänken, im Gullmarfjord (W-Küste Schwedens) in der *Metricidium*-Assoziation und im oberen Aszidiengürtel (Kristinebergs Zool. Stat., Nr. 4, p. 345; Uppsala 1930). — Verbreitung: Vom Schwarzen Meer durch das Mittelmeer längs der atlant. Küsten Europas bis zur Nordsee; in unserem Gebiete an der S-Küste Englands, in

Holland (Vlissingen, Nieuwediep), Norderney, Helgoland, Sytt, an der W-Küste Schwedens (Gullmarfjord) und in der Kieler Bucht. Es wird hierbei vorausgesetzt, daß *Sagartia undata* (O. F. Müll.) mit *A. anguicomma* identisch ist und daß sich auch die Angabe von Mörtus (1873, p. 100) über das Vorkommen von *Actinia viduata* in der Kieler Bucht auf unsere Art bezieht.

4. *A. viduata* (O. F. Müller) (Fig. 138). — Mittelgroß (Körperhöhe 5 cm, Körperdurchmesser 1.5 cm). — Farbe: Körperwand grauweiß bis braungelb mit moosgrünen Längsstreifen, Tentakel grau, Mundscheibe hellgrau mit weißen bis ockerfarbenen Radiärlinien. — Umriß der Fußscheibe regelmäßig; Tentakelanordnung hexamer; Zinkliden unregelmäßig verteilt; die Akontien werden schon bei leiser Berührung des Tieres ausgeworfen; Penicilli der Akontien 34 bis 62  $\mu$ . — Ovipar; keine asexuelle Fortpflanzung. — Vorkommen: Niemals im Schlamm, sondern ausschließlich auf den Blättern des Seegrases (*Zostera*). — Verbreitung: W-Küste Schwedens und norwegische Küste (sehr häufig bei Dröbak).

Anhangsweise sei hier noch behandelt die

#### Gattung *Kodioides* Danielssen.

Im Anschluß an die Mesomyarien muß noch die Gattung *Kodioides* erwähnt werden, deren Familienzugehörigkeit unklar ist. T. A. STEPHENSON (Quart. Jl. micr. Sci., 64, p. 534; 1920) hält es für möglich, daß sie zu den *Hormathüidae* (d. h. in unserem System zu den *Metridiidae*), also in die Familienreihe *Acontizaria* (Mesomyarien mit Akontien), gehört; CARLGREN (Fauna Arctica, 6, p. 259; 1932) stellt sie vorläufig zu den *Halcampidae*, also in die Familienreihe *Inermia* (Mesomyarien ohne Akontien). Tatsächlich gibt nun aber DANIELSSEN (1890), der die Gattung aufgestellt hat, das Vorhandensein von Akontien an. Solange nicht durch eine erneute Untersuchung des Original-exemplars nachgewiesen ist, daß DANIELSSEN sich in diesem Punkte geirrt hat, müssen wir *Kodioides* wohl doch zu den *Acontizaria* stellen. Innerhalb dieser Familienreihe könnte sie aber auch statt zu den *Metridiidae* zu den *Andwaküidae* oder *Sagartiidae* gerechnet werden. — Bisher sind 2 Arten der Gattung *Kodioides* beschrieben worden.

1. *K. pedunculata* Danielssen stammt von 63° 17' N 1° 27' W aus 1977 m Tiefe. Es handelt sich um eine kleine, gelblich bis mattrot gefärbte Aktinie, die unterhalb der Gezeitenzone im Schlick lebt.

2. *K. borleyi* Walton. — Körperlänge (in konserviertem Zustande) 4.8 cm, Durchmesser des Körpers 1.6 cm. — Farbe des Körpers gelblichweiß mit mattroten Längsstreifen; Tentakel mattrot. — Körperwand mit Sandkörnchen inkrustiert; mehr als 90 kurze, in 3 bis 4 Zyklen angeordnete Tentakel; Schlundrinnen fehlen; 48 Paar Mesenterien; zooxanthellenfrei. — Vorkommen: Auf Schlammgrund in 36 m Tiefe. — Verbreitung: Bisher nur in der Nordsee unter 53° 46' N 4° 52' O gefunden.

#### Larven der Aktiniarien.

*Kugelige oder eiförmige Planulae von 200  $\mu$  bis 6 mm Länge, mit gleichmäßiger Bewimperung des Ektoderms, häufig mit einem längeren Zilienbüschel am aboralen Körperpol, mit oder ohne Tentakelanlagen, mit 8 bis 24 Mesenterien.* — Während Verwechslungen von Aktinienlarven mit der Cerinula der Ceriantharien (S. III. e 17) oder der SEMPERschen Larve der Zoantharien (S. III. e 51) im allgemeinen nicht zu befürchten sind, gibt es keine Kriterien, die uns gestatten, die Larven der Seenanemonen in jedem einzelnen Falle mit Sicherheit von gleich-alterigen Entwicklungsstadien der Steinkorallen (S. III. e 73) zu unterscheiden.

Im allgemeinen ist der Bau der Aktinienlarven außerordentlich eiförmig. Wohl lassen sich Unterschiede in der Körpergröße, der Zahl der Mesenterien und der Struktur der Mesenterialfilamente feststellen;

auch sind einzelne Formen durch den Besitz von Schlundrinnen gekennzeichnet, während sie anderen fehlen. Aber diese Merkmale reichen nicht aus, um sie zur Grundlage eines Bestimmungsschlüssels zu machen. Dazu kommt, daß wir bei weitem noch nicht die Larven aller in Nord- und Ostsee heimischen Seeanemonen kennen. Auch die folgende Übersicht, die sich auf Verschiedenheiten in der Lebensweise der Larven stützt, vermag nur gewisse Anhaltspunkte für die Bestimmung einzelner Formen zu geben. Unter den Larven der Seeanemonen lassen sich 6 Gruppen unterscheiden:

#### I. Larven, die als Epöken auf Medusen leben.

Als Epök auf Medusen tritt in den Sommermonaten an der schwedischen W-Küste, in der Nordsee und im Englischen Kanal die früher als *Halcampa chrysanthellum*, *H. fulltoni*, *Peachia fulltoni* oder *Philomedusa fulltoni* beschriebene Larve von *Peachia hastata* (Fig. 128) auf. — Länge der ältesten bisher bekannt gewordenen Stadien 6 mm; Körperform anfänglich scheibenförmig, später kugelig, zuletzt kegelförmig; Körperwand der jüngsten Stadien fleischfarben, später fast farblos, mit je 2 gelblichen Flecken an der Basis jedes Tentakels; Tentakel und Mundscheibe weiß und braun gefleckt; die auffallend breite Siphonoglyphe wird vor dem Erscheinen der ersten Tentakel angelegt; nach dem Auftreten der 8 Mesenterien des *Edwardsia*-Stadiums werden gleichzeitig 8 Tentakel angelegt, die Tentakel 9 bis 12 entstehen biradial, einer an jeder Seite der lateralen Tentakel (s. S. III. e 183); Beschreibung und Abbildung (Fig. 61) des erwachsenen Tieres S. III. e 94; bezüglich der Anheftung der Larve an Medusen vgl. S. III. e 200.

#### II. Planktisch lebende Larven.

Diese Gruppe umfaßt 200 bis 300  $\mu$  große, etwa eiförmige, dotterarme Larven mit einem aboralen Wimperschopf (Fig. 127). — Hierhin gehören die Larven von *Metridium senile* (S. III. e 183), *Sagartia troglodytes*, *Actinothoë viduata* und *Actinothoë anguicomma*. Die Larven dieser Arten sind während ihres planktischen Entwicklungsstadiums morphologisch nicht unterscheidbar.

#### III. Larven des Benthals mit sehr kurzer Schwärmzeit.

In diese Gruppe gehören kugelige, verhältnismäßig dotterreiche Larven ohne aboralen Wimperschopf; sie halten sich offenbar während ihrer sehr kurz bemessenen Schwärmzeit nahe dem Meeresboden auf und werden daher in Planktonfängen kaum jemals beobachtet. Als Beispiel sei die Larve von *Tealia felina* (Fig. 125) genannt.

#### IV. Larven, die ihre Entwicklung in der Gastralhöhle des Muttertieres durchmachen.

Hierhin gehören *Bunodactis verrucosa* (S. III. e 97), *Actinia equina* (S. III. e 100), *Sagartia troglodytes* in einem Teil ihres Verbreitungsgebietes (S. III. e 113), *Cereus pedunculatus* (S. III. e 111); daß Viviparität auch in der Gattung *Edwardsia* vorkommt, hat kürzlich RAWLINSON (1935) nachgewiesen.

V. Larven, die sich auf der Außenseite des mütterlichen Körpers anheften oder ihre Entwicklung in ektodermalen Bruträumen durchmachen.

Beispiele für diese Art der Brutpflege (S. III. e 179) sind aus Nord- und Ostsee nicht bekannt.

VI. Larven, deren Fußscheibe in Anpassung an die schwimmende Lebensweise zu einem pneumatischen Apparat umgebildet ist.

Hier schließt sich die zirkumtropisch verbreitete Familie der *Minyadidae* an, die durch den Besitz eines hydrostatischen Apparates, unverzweigter, in radiären Reihen angeordneter Tentakel, eines zirkumskripten Sphincters sowie eine auffällige Vergrößerung der Endozöle auf Kosten der Exozöle charakterisiert ist. Geschlechtsreife Minyadiden sind bisher noch niemals gefunden worden (Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., 19. 8, p. 464; 1924). Ein larvaler Charakter ist das Vorkommen von Spirokniden im Ektoderm der Körperwand (vgl. S. III. e 184).

**Sammel- und Untersuchungsmethoden** Ein Teil unserer Nordsee-Aktinien kann bei Ebbe am Strande gesammelt werden. Handelt es sich um grabende Formen, die in Sand- oder Schlammgrund leben, so ist ihre Erbeutung einfach, besonders wenn ein kleiner Handspaten zur Verfügung steht. Dagegen bereitet die Loslösung der muskulösen Fußscheibe von der Unterlage bei allen in der Gezeitenzone auf Felsgrund sitzenden Aktinien oft erhebliche Schwierigkeiten. Der ungeübte Sammler hat hierbei nur selten Erfolg. Gewöhnlich zerreißt ihm die Fußscheibe bei dem Versuch, sie loszulösen, und aus der Wunde quellen die weißlichen Mesenterialfilamente hervor. Seeanemonen mit derartigen Verletzungen gehen im Aquarium fast immer nach kurzer Zeit ein. Pferdeaktinien, die sich etwa auf der Unterseite eines Steines angesiedelt haben, erhält man dadurch unverletzt, daß man sie mit dem Stein aus dem Wasser herausnimmt. Schon nach etwa 10 *min* erschlaffen die Basilar-muskeln der Fußscheibe, und nun kann man die Tiere ohne Mühe einsammeln. Bei Seeanemonen auf anstehendem Fels ist diese Methode nicht anwendbar. Da bedient man sich zweckmäßigerweise eines Meißels und nimmt die Tiere auf einem Stück abgeschlagenen Gesteins mit, von dem sie sich im Aquarium meist ohne Zutun des Menschen ablösen. Bezüglich der Loslösung von Adamsien von ihrer Unterlage vgl. S. III. e 207.

Ein bei manchen Arten wirksames Mittel, kontrahierte Tiere im Aquarium zur Entfaltung zu bringen, besteht darin, daß man sie mit ihrer Unterlage aus dem Wasser herausnimmt und ein paar *Std.* an der Luft liegen läßt. Werden sie dann in das Meerwasser zurückgesetzt, so strecken sie sich gewöhnlich nach kurzer Zeit aus.

Aktinien, die ohne vorherige Betäubung in eine Konservierungsflüssigkeit geworfen worden sind, gleichen meist formlosen Klumpen, an denen es selbst einem geübten Beobachter oft nur mit Mühe gelingt, die Anordnung der aus ihrer natürlichen Lage gebrauchten Mesenterien und Tentakel mit Sicherheit festzustellen oder eine bestimmte Schnittrichtung genau innezuhalten.

Als geeignetste Betäubungsmittel für Aktinien haben sich Menthol und  $MgSO_4$  erwiesen. Da die meisten Seeanemonen als ausgesprochene Nachttiere sich erst nach Einbruch der Dunkelheit ent-

fallen, so erzielt man die besten Ergebnisse, wenn man die Betäubung während der Nacht oder unter Lichtabschluß vornimmt. Außer diesem Lähmungsverfahren kommt für die Konservierung von Aktinien noch die sog. *Ü b e r r a s c h u n g s m e t h o d e* in Betracht, die darauf beruht, daß die Tiere möglichst schnell allseitig mit der Fixierungsflüssigkeit in Berührung kommen. Dies geschieht, wenn man den völlig entfalten Tieren die Fixierungsflüssigkeit in das Schlundrohr spritzt und sie gleichzeitig damit übergießt. Nach P. SCHULZE (1914) ist die Hauptbedingung für ein gutes Resultat, daß man die Aktinien aus dem Wasser nimmt. „Hat man die Tiere aus dem Wasser gebracht, so legt man

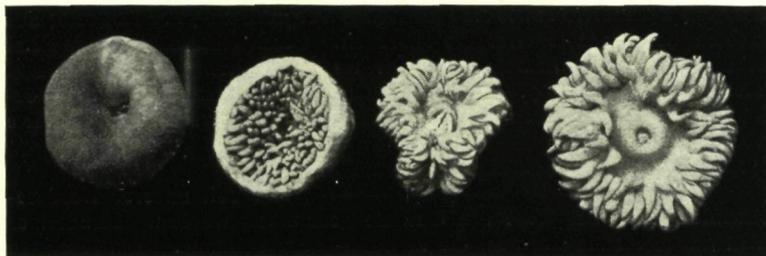


Fig. 71. Konservierte Pferdeaktinien (*Actinia equina*) in verschiedenen Stadien der Streckung. — Nach P. SCHULZE (1914).

mit einer Pinzette vorsichtig die Tentakel zurecht und gießt nun am besten aus einem Glase mit einer Tülle die Konservierungsflüssigkeit über die Mundscheibe, und zwar so lange, bis keine Reaktionen mehr erfolgen (etwa 30 sec lang), und läßt dann das Objekt in ein Gefäß mit der Konservierungsflüssigkeit fallen. Ist das Übergießen nicht lange genug fortgesetzt worden, so findet in der Flüssigkeit noch ein Zusammenziehen statt. Je nach dem Streckungszustande, in dem man die Tiere aus dem Wasser nimmt, und der Art und Weise, wie das geschieht, hat man es in der Hand, Seerosen in jedem gewünschten Zustande zu fixieren“ (Fig. 71). Da die Gewebe der Aktinien in kurzer Zeit zerstört werden, sind zu ihrer Fixierung Reagenzien, die langsam eindringen, im allgemeinen nicht zu empfehlen; insbesondere sind Flüssigkeiten, die Osmiumsäure enthalten, nur für die Fixierung kleiner Stücke zu verwenden.

Die Farben der Aktinien gehen in der Konservierungsflüssigkeit früher oder später verloren; konservierten Pferdeaktinien (*Actinia equina*) kann man dadurch ihre natürliche Farbe wiedergeben, daß man sie mit einer Gelatinelösung übergießt, der man etwas Boraxkarmin zugesetzt hat.

Für die sichere Bestimmung konservierter Aktinien genügt eine zootomische Zergliederung nicht. Die Beschaffenheit der Muskulatur, insbesondere des Sphinkters und der Retraktoren, aber auch die Struktur der Mesenterialfilamente läßt sich nur auf Mikrotom-Schnitten feststellen. Färbungen, die eine deutliche Unterscheidung von Muskulatur und Bindegewebe ermöglichen, verdienen den Vorzug. PAX (1914) empfiehlt Hämatoxylin und Eosin, Pikronigrosin nach FREEBORN und

VAN GIESONSche Färbung, T. A. STEPHENSON (1928) Schnittfärbung mit Pikroindigokarmin nach vorausgegangener Stückfärbung mit Boraxkarmin. Die von der Mikrobiologischen Vereinigung in Berlin herausgegebenen Präparatenserie „Aktinien“ verwendet Eosin und Toluidinblau, Bindegewebsfärbung nach PASINI und Azanfärbung (Mikroskop. f. Naturfr., 8, p. 65—79; 1930).

Die Untersuchung der Nesselkapseln geschieht am besten auf Ausstrichpräparaten (Fig. 72), die man mit Methyleneblau und Säurefuchsin färbt. Die dickwandigen Nematozysten nehmen dabei eine intensiv blaue, die dünnwandigen eine leuchtend rote Färbung an (WILL 1909). Die Wand der Nesselkapseln der Seeanemonen (*Actinia equina*, *Tealia felina*) ist außer für Vitalfarbstoffe auch für Säuren (Essig-, Salz-, Sal-

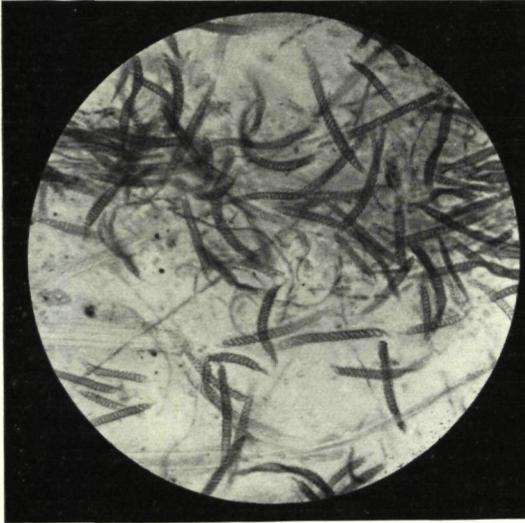


Fig. 72. Ausstrichpräparat von Spirozysten aus den Tentakeln von *Tealia felina*. Original.

petersäure) und Basen (Kalilauge, Eau de Javelle) permeabel, Reagentien, durch die der Explosionsvorgang<sup>9</sup> jederzeit ausgelöst werden kann. Will man eine verlangsamte Entladung herbeiführen, so braucht man die Präparate nur 4 bis 5 min in Alc. abs. zu tauchen und dann in Wasser zu übertragen. Darin gewinnen die geschrumpften Kapseln sehr bald ihr ursprüngliches Aussehen, und die Entladung beginnt, deren Dauer in diesem Falle 10 bis 20 min beträgt. Soll die Ausstülpung des Nesselfadens in einer bestimmten Phase zum Stillstand gebracht werden, so muß das Präparat wieder in Alc. abs. überführt werden. Auf derartig vorbehandelte Nematozysten üben die Reagentien, die normalerweise den Explosionsvorgang auslösen, allerdings keine Wirkung mehr aus (WEILL 1925). Nesselkapseln aus dem Schlundrohr von *Tealia felina* lassen sich monatelang trocken aufbewahren, ohne ihre Funktionsfähigkeit einzubüßen. Sie schrumpfen infolge der Austrocknung zwar stark, nehmen aber bei Wasserzufuhr ihre ursprüngliche Gestalt wieder an. Schon das bloße Anhauchen derartiger Trockenpräparate genügt, um die Explosion auszulösen. Nesselkapseln, deren Entladung zum Stillstand gekommen ist, setzen die Ausstülpung des Fadens in normaler Weise fort, sobald Feuchtigkeit sie durchtränkt. Da die Entladung nur so lange dauert, wie die Nematozyste von Wasser umgeben ist, so hat es der Experimentator in der Hand, durch

<sup>9</sup>) WEILL (1934) macht darauf aufmerksam, daß der Ausdruck „Explosion“ insofern nicht besonders glücklich gewählt sei, als er die Vorstellung einer sehr raschen Bewegung erwecke. Tatsächlich vollzieht sich die normale Entladung mit einer Geschwindigkeit von 3.6 m/std.

vorsichtige Dosierung der Wasserzufuhr des Nesselfadens zu bestimmen (WEILL 1926). Eine wesentliche Verlangsamung der Explosion, die übrigens auch durch verdünnte  $\text{NaCl}$ -Lösung nach Vorbehandlung mit einer konzentrierten  $\text{NaCl}$ -Lösung herbeigeführt werden kann, ist Voraussetzung für eine kinematographische Aufnahme des Ausstülpungsvorganges. Bezüglich der hierbei zu befolgenden Technik sei auf COMANON, DE FONBRUNE & WEILL (1926) verwiesen.

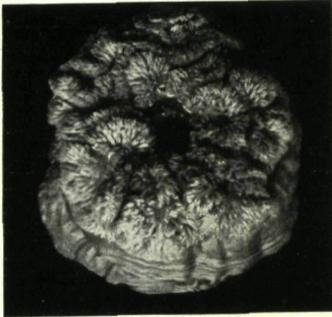


Fig. 73.  
Trockenpräparat von *Metridium senile*, hergestellt nach dem Verfahren von F. HOCHSTETTER & G. v. SCHMEIDEL (Paraffinimprägnierung). Original.

Fluoreszenzerscheinungen bei Aktinien lassen sich mit dem von J. PLOTNIKOW konstruierten Fluoroskop beobachten. Sie sind bisher allerdings nur bei *Actinia equina* und *Arenonia sulcata* festgestellt worden (Biolog. Ztrbl., 51, p. 442, 444; 1931). Letztere empfiehlt PLOTNIKOW als besonders geeignet für Vorlesungsversuche über Fluoreszenz.

Trockenpräparate von Aktinien (Fig. 73) lassen sich nach dem Verfahren von F. HOCHSTETTER & G. v. SCHMEIDEL herstellen. Das gut fixierte Material wird nach sorgfältiger Entwässerung in Alkohol in ein Paraffinlösungsmittel (Xylol, Benzin) übergeführt und dann im Thermostaten mit geschmolzenem Paraffin durchtränkt. Ist das überschüssige Paraffin von der Oberfläche abgetropft, so läßt man das Objekt bei Zimmertemperatur erkalten und versteht es schließlich mit einem Lacküberzug, um es vor Staub zu schützen.

### Eidonomie

1. Körpergröße und Gewicht. — Die Körpergröße unserer Nordsee-Aktinien schwankt innerhalb recht beträchtlicher Grenzen. Während *Gonactinia prolifera* mit einer Körperhöhe von 3 mm zu den kleinsten bisher bekannten Seeanemonen gehört, erreicht *Metridium senile* mit einer Höhe von 20 cm und einem Durchmesser von 12 cm eine stattliche Größe. Immerhin bleibt sie mit diesen Körpermaßen weit zurück hinter manchen tropischen Formen, deren Mundscheibe einen Durchmesser von 60 cm aufweist. — Ähnliche Verschiedenheiten wie die Körpermaße zeigen die Körpergewichte unserer Nordsee-Aktinien: *Gonactinia prolifera* wiegt nicht einmal 1 g (PAX 1930), *Metridium senile* kann 375 g schwer werden (GISLÉN 1930). Die durchschnittlichen Körpergewichte einiger eßbarer Seeanemonen sind auf S. III. e 212 angegeben. Das spezifische Gewicht der Aktinien (1.145) weicht nur wenig von der durchschnittlichen Dichte des Meerwassers (1.027) ab (BROCK 1927).

2. Färbung. — Daß die Aktinien sich durch eine erhebliche Variabilität ihrer Körperfarben auszeichnen, ist bekannt. HAUSDING (1913) hat versucht, die Veränderlichkeit der Färbung bei *Metridium senile* durch folgende Tabelle zu veranschaulichen:

| Exemplar | Mauerblatt                   | Tentakel  | Lippenwülste  |
|----------|------------------------------|---|---------------|
| 1        | unten braun, oben kobaltblau | braun, weiße Spitzen; darunter liegender Mundscheibenteil in Neutraltinte | braun         |
| 2        | rosa                         | zart-rosa   | lichtrot      |
| 3        | gelblich-weiß                | gelblich-weiß, durchscheinend   | gelblich-weiß |

| Exemplar | Mauerblatt   | Tentakel  | Lippenwülste    |
|----------|--|---|-----------------|
| 4        | weiß, rosa angehaucht  | gelblich-weiß, durchscheinend                               | schmutzig-braun |
| 5        | grünlich-zinkgelb; Insertion der Mesenterien durch weiße Streifen markiert | schmutzig-grünlich-weiß, mit weißen Ringen                  | schmutzig-weiß  |
| 6        | hell-ockergelb   | schmutzig-weiß, durchscheinend                              | hell-ockergelb  |
| 7        | hell-oranger   | dunkel-zinnober   | hell-siena      |
| 8        | dunkelbraun  | schmutzig-weiß; darunter liegende Mundscheibe bläulich-weiß | hell-zinnober   |
| 9        | schmutzig-zinnober   | rosa; Tentakelgrund in Neutraltinte                         | lichtrot        |

Dabei ist zu beachten, daß diese Zusammenstellung die einfarbigen Exemplare unberücksichtigt läßt. Neben den in der Tabelle genannten Farbenvarietäten kommen noch gleichmäßig lachsrot gefärbte sowie rein weiße Tiere vor (vgl. hierzu S. III. e 108). T. A. STEPHENSON (1935, p. 150) griff wahllos 5 Exemplare von *Tealia felina* var. *laevis* heraus und fand bei ihnen folgende Farbenverteilung:

| Exemplar | Mauerblatt   | Mundscheibe   | Tentakel   |
|----------|--|---|--|
| 1        | strohgelb  | strohgelb, mit breiten orangefarbenen Radialbändern                                 | strohgelb, mit breitem fuchsinrotem und darunter schmalem blassem Bande  |
| 2        | strohgelb, orange gesprenkelt  | kastanienbraun, mit karmoisinroten Bändern um die Tentakelbasis                     | fleischfarben, mit breitem rosa und darunter schmalem kremfarbenem Bande |
| 3        | strohgelb  | kremfarben, mit hellgrünem Schimmer   | kremfarben, mit hellgrünem Schimmer; mit weißem Band                     |
| 4        | perlgrau, karmoisinrot gesprenkelt                                   | karmoisinrot  | lederbraun, mit blassen Streifen   |
| 5        | hellgelb mit einem Stich ins Rötliche; mit unzähligen weißen Flecken | graurot, mit karmoisinroten Linien um die Tentakelbasis und rotem zirkumoralen Ring | rosa   |

Eine Variabilität von ähnlichem Ausmaß zeigen *Actinia equina*, *Anemonia sulcata* und *Cereus pedunculatus*.

Im Gegensatz zu dieser Veränderlichkeit der Färbung zeichnen sich die bei manchen Arten auftretenden Fleckenmuster durch eine erstaunliche Konstanz aus, so daß sie bisweilen beim Bestimmen lebender Aktinien gute Dienste zu leisten vermögen. Wohl können einzelne Flecke eine abweichende Färbung zeigen, andere zusammenfließen oder ganz verschwinden (Fig. 74); aber im wesentlichen handelt es sich doch nur um Abwandlungen eines und desselben Musters. Die Zeichnung der Mundscheibe und der Tentakelbasis gestattet oft schon allein eine sichere Unterscheidung zweier Arten (Fig. 75). Besonders auffällig ist die Tatsache, daß in nahe miteinander verwandten Gattungen ähnliche Farbmuster häufig wiederkehren.

Nicht selten zeigen Seeanemonen in ihrer Färbung eine überraschende Übereinstimmung mit Meerespflanzen ihrer Umgebung. So berichtet PAX (1914), daß im Bassin d'Arcachon die auf *Zostera marina* lebenden Exemplare von *Anemonia sulcata* sich fast ausnahmslos durch eine intensiv grüne Färbung (var. *smaragdina*) auszeichneten, so daß sie sich für das menschliche Auge nur wenig von den Blättern des Seegrases abhoben. *Sagartia elegans* var. *miniata* und *Cereus pedunculatus* gleichen oft den an ihrem Standort wachsenden Algen (WALTON 1911).

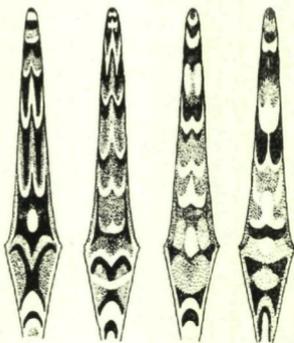


Fig. 74.  
Tentakelfärbung bei verschiedenen Individuen von *Peachia hastata*.  
Nach T. A. STEPHENSON (1928).

Als Schutzfärbung wird von manchen Autoren die Farbe von *Edwardsia timida*<sup>10)</sup> gedeutet. „The colouration of the disk and tentacles“, so schreiben WALTON & REES (1913), „harmonized so exactly with that of

the sand amidst which the anemone was living as to render it by no means easy of detection, even when fully expanded.“

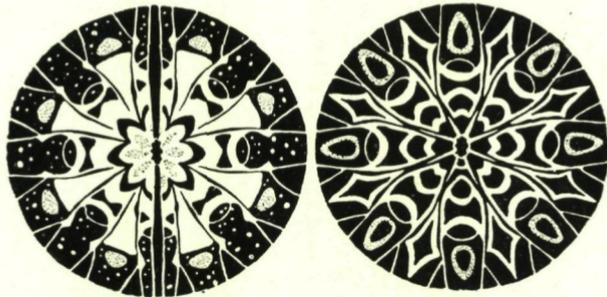


Fig. 75. Fleckung der Mundscheibe und der Tentakelbasis bei zwei *Edwardsia*-Arten.  
Links: *E. callimorpha*, rechts: *E. delapiae*. — Nach T. A. STEPHENSON (1928).

Als Schutzfärbung gilt übrigens auch die rote Farbe der Tiefseeaktinien. „Rot ist in den Tiefen des Meeres, die nur durch blaues Dämmerlicht erhellt werden, ebenso eine Schutzfarbe wie Schwarz (SEELIGER). Die blaue Farbe der in den Tropenmeeren planktisch lebenden *Minyadidae* soll gleichfalls auf einer schützenden Anpassung beruhen. Ob die blaue Färbung der Randsäckchen bei *Actinia equina* wirklich als Warnfarbe aufzufassen ist, wie WALTON (1911) meint, und ob der roten Bänderung der Mundscheibe bei manchen Formen von *Tealia felina* die gleiche Bedeutung zukommt, wie ELMHIRST & SHARPE (1923) annehmen, soll hier nicht untersucht werden. Von der Farbenübereinstimmung zwischen gewissen Aktinien und den auf ihnen lebenden Aolidiern wird noch in anderem Zusammenhange die Rede sein.

In den roten Varietäten von *Actinia equina* fanden ELMHIRST & SHARPE (1920) einen Farbstoff, der rote und grüne Lichtstrahlen ab-

<sup>10)</sup> Die systematische Stellung dieser von QUATREFAGES (1842) beschriebenen Art ist noch durchaus ungeklärt.

sorbiert; in den braun gefärbten Varietäten gewährt ein Lipochrom einen wirksamen Schutz gegen ultraviolettes Licht. Neben diesen beiden Farbstoffen kommt bei der Pferdeaktinie noch in geringen Mengen ein respiratorisches Pigment vor, von dem man wohl vermuten darf, daß es mit dem von McMUNN (1885) für *Actinia equina* angegebenen Aktinohämatin identisch ist. Auch bei *Tealia felina* konnte durch ELMHIRST & SHARPE (1923) die Anwesenheit eines Hämoglobinderivats festgestellt werden, wobei besonders zu beachten ist, daß die Strandformen mehr respiratorisches Pigment enthielten als ihre in größerer Wassertiefe lebenden Artgenossen (vgl. hierzu S. III. e 191). Eine lavendelfarbene Tiefwasserform von *Tealia felina* zeichnete sich durch den Besitz eines blauen Pigments aus.

Über die Herkunft der Pigmente von *Actinia equina* haben M. & R. ABELOS-PARIZE (1926) Untersuchungen angestellt. Nach ihrer Auffassung kommt die rote, braune oder grüne Grundfarbe von *Actinia equina* durch das Zusammenwirken zweier Pigmente zustande: eines rot oder orange gefärbten, das sich in Form feiner Körnchen in den Ektodermzellen der Körperwand einschließlich der Tentakel findet, und eines grünen, gleichfalls körnigen Pigments, das im ganzen Entoderm auftritt. Daneben kommt noch ein diffuses blaues Pigment vor, das die Färbung der Randsäckchen und des Saumes an der Grenze von Fußscheibe und Mauerblatt bedingt. Das im Ektoderm der Pferdeaktinie vorhandene rötliche Pigment zeigt alle physikalischen und chemischen Eigenschaften karotinoide Pigmente, und zwar handelt es sich bei *Actinia equina* wahrscheinlich um ein Gemisch verschiedener Pigmente der Karotingruppe. Das aus grünen oder braunen Pferdeaktinien gewonnene Extrakt ist orangefarben, das aus roten Individuen erhaltene rot.

Eier und Junge, die man der Gastralhöhle des Muttertieres entnimmt, besitzen schon das karotinoide Pigment; doch verloren Jungtiere, die mit karotinfreiem Futter (Fleisch eines Lippfisches) aufgezogen wurden, nach 1 Mon. ihre rote Farbe. Erwachsene Individuen, denen jede geförnte Nahrung entzogen wurde, waren zwar imstande, binnen 2 bis 3 Mon. Schlundrohr und Tentakelkrone zu regenerieren, aber die Regenerate waren äußerst schwach pigmentiert. Bei reichlicher Zufuhr karotinreicher Nahrung (Eier von *Palaemon*) erlangten Versuchstiere mit pigmentarmen Regeneraten sehr bald wieder ihre ursprüngliche Färbung. LANDAUER (1924) machte die Beobachtung, daß Heteromorphosen roter Pferdeaktinien von Anfang an die normale Färbung besaßen, während die von „geköpften“ *Actinia equina* regenerierten Tentakelkränze sich erst allmählich rot färbten. Hungernde Pferdeaktinien scheiden unter starker Schleimsekretion karotinoide Pigment aus, wobei ihre Farbe im Laufe von 2 bis 3 Mon. allmählich verblaßt<sup>11)</sup>.

Aus diesen Beobachtungen haben schon M. & R. ABELOS-PARIZE den Schluß gezogen, daß das karotinoide Pigment von *Actinia equina* der Nahrung entstammt. Derselben Ansicht sind LÖNNBERG & HELSTRÖM (1932). Nach ihren Untersuchungen sind karotinoide Farbstoffe unter den Aktinien weit verbreitet. Insbesondere steht der Farbstoff von *Metridium senile* dem echten Karotin sehr nahe. Dagegen erwiesen sich die in *Protaethia simplex* und *Actinothoe viduata* enthaltenen Farbstoffe als xanthophyllartig. Ihre Spectra haben große Ähnlichkeit mit denjenigen von *Chiton* und von *Cramia*, eine Erscheinung, die wohl durch die gleiche Qualität der Nahrung bedingt ist. LEDERER (1933) gelang es, aus Pferdeaktinien ein Lipochrom rein darzustellen, das er Aktinioerythrin nennt und dessen Spectrum demjenigen der Karotinoide gleicht. Bezüglich der Färbung chlorophyllhaltiger Aktinien verweisen wir auf S. III. e 204.

**3. Äußere Körperform.** — Der Aktinienkörper, dessen Gestalt einem Zylinder, seltener einem Kegelstumpf gleicht, wird basal meist von einer flachen, muskulösen Scheibe (Fußscheibe) begrenzt, die in erster Linie als Haftorgan funktioniert, daneben aber auch in den Dienst der Lokomotion (S. III. e 152) treten kann. Die landläufige Vorstellung daß die Befestigung der Seenanemonen auf dem Untergrunde durch eine Saugwirkung der Fußscheibe zustande kommt, scheint nicht richtig zu sein; vielmehr dürfte es sich um die Adhäsionswirkung eines dicken Schleimes handeln, den die Drüsenzellen der Fußscheibe sezernieren.

<sup>11)</sup> Außer Nahrungsmangel können auch Lichtmangel und Sauerstoffmangel ein Verlassen der Farben hervorrufen (vgl. hierzu S. III. e 190, 199). Bei dem Verlassen der Farben von Aquarientieren handelt es sich meist wohl um ein Zusammenwirken dieser 3 Faktoren.

Gegen das Mauerblatt wird die Fußscheibe meist durch eine scharfe Kante (Limbus) begrenzt, die sich nicht selten durch eine auffällige Färbung auszeichnet, so bei der Pferdeaktinie der Nordsee, wo der Limbus als leuchtend blauer Randsaum sich scharf von der roten, braunen oder grünen Grundfarbe des Tieres abhebt. Die Ausbildung der Fußscheibe steht mit der Lebensweise der Aktinien im engsten Zusammenhange. Am kräftigsten ist sie bei den Arten entwickelt, welche die Gezeitenzone der Felsküsten bewohnen. Bei den meisten Aktinien zeigt die Fußscheibe eine radiäre Furchung, die der Insertion der Mesenterien entspricht (Fig. 76). Setzen sich die radiären Furchen auch auf dem Mauerblatt fort, so erscheint der Limbus gekerbt. Bisweilen gehen Fußscheibe und Mauerblatt fast unmerklich ineinander über; in anderen Fällen erscheint die Fußscheibe gegen das Mauerblatt dadurch besonders deutlich abgesetzt, daß beide Teile im spitzen Winkel aneinander stoßen und der Durchmesser der Fußscheibe den Körperdurchmesser erheblich übersteigt. Seeanemonen, die sich durch Lazeration

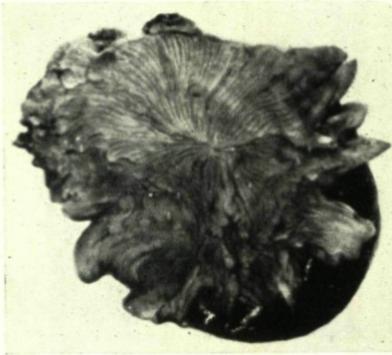


Fig. 76.  
Unregelmäßig gelappte Fußscheibe der  
Scenelke. Die radiären Streifen entsprechen  
der Insertion der Mesenterien.  
(G. GRIMPE, phot. im Seeaquarium des  
Zoo Leipzig.) — Original.

zeigen meist eine unregelmäßige Lappung ihrer Fußscheibe (Fig. 76).

fortpflanzen (vgl. S. III. e 174), zeigen meist eine unregelmäßige Lappung ihrer Fußscheibe (Fig. 76).

Die Gestalt der Fußscheibe paßt sich weitgehend der Unterlage an. Bei Aktinien, die sich auf Gorgonarienkolonien ansiedeln, umgreift die Fußscheibe die Äste der Hornkoralle in Form breiter Lappen. Ähnliche Anpassungserscheinungen zeigt die Fußscheibe solcher Arten, die regelmäßig mit Einsiedlerkrebsen in Symbiose leben (vgl. S. III. e 205). Auf Schlammböden finden die Aktinien vielfach keinen Halt. Dann wölben sich die Ränder der Fußscheibe nach unten und bilden eine Art Tasche, die mit der Außenwelt nur durch einen engen Spalt in Verbindung steht. Im Innern der Tasche steckt meist ein Schlammklumpen, der als Ballast dient und es dem Tier ermöglicht, auch in einem halbflüssigen Bodenschlamm dauernd eine aufrechte Stellung einzunehmen. Die Hormathien verwenden für den gleichen Zweck statt des Schlammklumpens häufig einen Kieselstein. Bei den planktisch lebenden Minyadiden der Tropenmeere ist die Fußscheibe zu einem hydrostatischen Apparat umgestaltet, den grabenden Aktinien fehlt sie ganz. Dafür besitzen diese in der blasenförmigen Physa (Fig. 58) ein Organ, das ihnen das Einbohren in den weichen Untergrund wesentlich erleichtert. Der Mechanismus, der hierbei in Funktion tritt, ist außerordentlich einfach. Kleine Öffnungen am aboralen Körperpol ermög-

lichen es der Aktinie, die Physa in kurzer Zeit prall mit Wasser zu füllen und sie durch eine Kontraktion der Ringmuskulatur ebenso rasch wieder zu entleeren. Durch dieses An- und Abschwellen der Physa wird eine bohrende Wirkung erzielt. Das Ektoderm der Physa unterscheidet sich in seinem Bau von dem des Mauerblattes; mitunter weist es auch kleine Klebwarzen auf, an denen Sandkörnchen haften bleiben. Nicht alle Aktinien, die einer Fußscheibe entbehren, haben eine Physa. So besitzt *Milne-Edwardsia carnea* zwar ein abgerundetes aborales Körperende; dieses ist aber nicht morphologisch differenziert und daher auch nicht als Physa anzusprechen.

Wie das Mauerblatt gegen die Fußscheibe durch den Limbus begrenzt wird, so wird ihr distaler Abschluß gegen die Mundscheibe ebenfalls durch eine Randfalte gebildet, die man als Margo bezeichnet. Viele Aktinien haben ein ungegliedertes, in seinem ganzen Verlauf einheitlich gebautes Mauerblatt, an dem bei äußerer Betrachtung nur eine Anzahl feiner vertikaler Linien auffällt. Diese sind symmetrisch verteilt und entsprechen den Insertionen der Mesenterien. In anderen Fällen kommt es dadurch zu einer gewissen Gliederung des Mauerblattes, daß der submarginale Teil der Körperwand sich in seinem histologischen Bau von dem proximalen Abschnitt unterscheidet (*Calliactis*, *Stomphia*). Noch stärker tritt diese Differenzierung hervor, wenn sich gleichzeitig eine ringförmig verlaufende submarginale Falte (Parapet) entwickelt, die an ihrem distalen Rande von einer Grube (Fossa) begrenzt wird.

Unter den Nordsee-Aktinien sind *Metridium* und *Tealia* durch den Besitz eines kräftigen Parapets ausgezeichnet. Hier gliedert sich das Mauerblatt in 2 Abschnitte: einen höheren proximalen Teil, dem auch das Parapet zuzurechnen ist (Scapus), und einen niedrigeren distalen Teil, der zwischen Parapet und Margo liegt (Capitulum). Scapus und Capitulum können sich durch ihre Färbung, die Dicke ihrer Wand, den Bau ihres Ektoderms oder die Beschaffenheit der entodermalen Ringmuskelschicht unterscheiden. Daß die Gliederung des Mauerblattes in Scapus und Capitulum nicht von der Anwesenheit eines Sphinkters abhängt, beweisen die sphinkterlosen Gattungen *Peachia*, *Diadumene* usw. Bei Arten, denen ein Capitulum fehlt, zeigt der Scapus vielfach eine Gliederung in 2 Abschnitte und täuscht so die Anwesenheit eines Capitulum vor. Man unterscheidet in solchen Fällen von dem eigentlichen Scapus einen durch die abweichende Struktur seines Ektoderms, häufig auch durch das Fehlen von Tuberkeln und Cuticula sowie das Auftreten von Längsfurchen gekennzeichneten distalen Teil als Scapulus. *Edwardsia callimorpha* hat außer einem Capitulum auch noch einen Scapus und einen Scapulus. Bei dieser Art hat nur der Scapus eine Cuticula und Nesselbatterien, während dem Scapulus beides fehlt. Das kurze, dünnwandige Capitulum ist in diesem Falle an der Rückbildung seiner Ringmuskelschicht zu erkennen.

Unter den Organbildungen des Mauerblattes seien hier zunächst die Klebwarzen genannt, die uns in typischer Ausbildung am Scapus, aber auch an der Physa von *Peachia* begegnen. Es sind mit bloßem Auge nicht erkennbare Bildungen des Ektoderms, die imstande sind,

Sandkörnchen und andere Fremdkörper festzuhalten. Wesentlich größer sind die jederzeit makroskopisch nachweisbaren Klebwarzen gewisser *Sagartiiidae*. Sie stellen drüsenzellenreiche, oft durch ihre lebhafte Färbung auffallende Einsenkungen des Ektoderms dar, an deren Bildung Mesogloea und Entoderm nicht beteiligt sind.

Durch ihre ektodermale Herkunft unterscheiden sie sich wesentlich von den Saugwarzen anderer Aktinien, die einer Ausstülpung der ganzen Körperwand ihre Entstehung verdanken und deren Hohlraum daher mit der Gastralhöhle in Verbindung steht. Es sind dies runde Warzenbildungen (Fig. 62), die im Zustande der Expansion blasenförmig angeschwollen sind, kontrahiert dagegen in der Mitte eine durch die Wirkung der apikalen Warzenmuskulatur zustande kommende Vertiefung aufweisen. PARKER (1917) hat die Saugwirkung derartiger Warzen, die für das Zustandekommen der bei Aktinien nicht seltenen Maskierungen (Fig. 62) entscheidend ist, mit durchschnittlich 11 g auf 1 mm<sup>2</sup> ermittelt.

Als Tenakel bezeichnet STEPHENSON Papillenbildungen des Mauerblattes, die unter den Nordsee-Aktinien besonders für die Gattung *Halcampa* bezeichnend sind. In ihrer Wirkung den Saugwarzen gleichend, unterscheiden sie sich von ihnen wesentlich durch ihren anatomischen Bau. Das Ektoderm weist im Bereich der Tenakel eine geringere Mächtigkeit auf als an anderen Stellen des Mauerblattes, und zwischen anscheinend durch Chitinisierung veränderte Epithelzellen, die von der Mesogloea nicht scharf getrennt sind, schieben sich Drüsenzellen ein. Oft sind die Tenakel mit einer Cuticula bedeckt.

Eine isolierte Stellung nehmen unter den Organbildungen des Scapus die durch lokale Wucherungen der Mesogloea hervorgerufenen Höckerbildungen ein, große, an der Spitze zapfenförmig ausgezogene Tuberkel, die bei *Hormathia nodosa* einen Durchmesser von 1 cm und eine Höhe von mehr als  $\frac{1}{2}$  cm erreichen können. Homologe Organe sind die am Scapulus mancher Arten auftretenden Skapularfirse, die durch Querfurchen in vertikale Reihen einzeln stehender Tuberkel gegliedert sein können.

Neben den Warzen- und Höckerbildungen des Mauerblattes spielen die Nesselorgane in der Eidonomie der Aktinien eine wesentliche Rolle. Für die sonderbaren Nesselhöcker der *Edwardsiidae* hat PAX den Namen *Nemathyome* vorgeschlagen, eine Bezeichnung, die sich jetzt auch in der englischen und skandinavischen Literatur eingebürgert hat. Es sind dies kleine, über die Fläche des Scapus hervortretende Höcker, die ihm ein runzeliges Aussehen verleihen können. Das Innere der *Nemathyome* wird von einer Kapsel eingenommen, die rings von Bindegewebe eingehüllt wird mit Ausnahme einer kleinen Stelle an der Spitze des Höckers, wo sich eine Öffnung findet und wo die Nesselkapseln durch die Cuticula nach außen durchbrechen können.

Als Randsäckchen (*Acerohagi*) bezeichnet man kleine, knopfförmige, in einem Kreise angeordnete, nicht selten auffällig gefärbte Gebilde, die am Mauerblatt mancher Aktinien dicht unterhalb des äußersten Tentakelkranzes auftreten und mit Endozölen in Verbindung stehen (Fig. 77). Während sie früher als reduzierte Tentakel oder, in völliger Verkenennung ihres anatomischen Baues, sogar als Sinnesorgane gedeutet wurden, haben uns die modernen histologischen Untersuchungen ihre wahre Natur enthüllt: Es sind Nesselorgane, deren Ektoderm dicht mit Nematocysten von besonderem Aussehen angefüllt ist (vgl. hierzu S. III. e 84). Die Stellung der Randsäckchen ist verschieden. Bisweilen stehen sie auf dem Parapet, mitunter auch in der Fossa. Häufig bilden sie den oberen Abschluß einer vertikalen Reihe Saugwarzen. — Als *Pseudorandsäckchen* (*Pseudo-Acerohagi*) hat man Gebilde bezeichnet, die äußerlich den echten Randsäckchen gleichen, denen aber die spezifischen Nesselkapseln der *Acerohagi* fehlen. Ihr Ektoderm enthält also nur dieselben Nematocysten wie die übrigen Teile des Mauerblattes. Unter den Seeanemonen unserer Meere besitzt

*Actinia equina* Randsäckchen, *Bunodactis verrucosa* Pseudorandsäckchen. — Zu den Nesselorganen des Mauerblattes sind auch jene blasenförmigen Anhänge der Körperwand zu rechnen, die unter den Aktinien der tropischen Meere weit verbreitet sind. Wie bei den Saugwarzen handelt es sich auch hier um hohle Ausstülpungen des Mauerblattes. Während aber das Ektoderm der Saugwarzen fast frei von Nematozysten ist, sind die blasenförmigen Anhänge mit  $\pm$  starken Nesselbatterien ausgestattet.

Wie die Physa mancher grabender Aktinien eine Anzahl feiner Öffnungen aufweist (S. III. e 124), so besitzt auch das Mauerblatt vieler Seeanemonen Poren, durch die eine Verbindung des Gastralraumes mit der Außenwelt hergestellt wird. Diese Zinkliden entstehen teils durch Einstülpung des Ektoderms, teils durch Ausstülpung des Entoderms. Bei der SeeNelke kommen beide Typen nebeneinander vor; *Sagartia elegans* zeigt eine zonare Anordnung, indem das Mauerblatt im distalen Teile einen Gürtel entodermaler Zinkliden trägt, während dicht oberhalb der Fußscheibe ein Saum ektodermaler Zinkliden auftritt. Bei *Diadumene cincta* münden die Zinkliden in Endozöle, bei *Metridium senile* vorwiegend in Exozöle.

Oft sind die Zinkliden auf einen bestimmten Abschnitt des Mauerblattes beschränkt, wo sie in alternierenden horizontalen Reihen angeordnet sind. Ihre Mündungsstellen werden äußerlich bisweilen durch kleine wallförmige Erhebungen des Ektoderms und mitunter auch, wie bei der *Adamsia palliata* der Nordsee, durch eine auffällige Färbung angezeigt. — Ringförmig verlaufende Muskelfasern treten bei manchen Arten zur Bildung eines kleinen Zinklidensphinkters zusammen. — Neben den perforierten Zinkliden, die feine, innen mit Epithel ausgekleidete Kanäle darstellen, gibt es noch unperforierte Zinkliden, die bei einer heftigen Kontraktion der Aktinie an präformierten Stellen des Mauerblattes durch Ruptur neu entstehen. Es ist vielleicht zweckmäßig, diese beiden Arten von Zinkliden als Röhrenzinkliden und Ribzinkliden zu unterscheiden. Die Bildung von Ribzinkliden wird an der für sie vorgesehene Stelle dadurch erleichtert, daß die Mesogloea dort unterbrochen ist (Fig. 78). Offenbar stellen ursprünglich alle Zinkliden bloße Sicherheitsventile dar, die bei heftiger Kontraktion des Körpers dem in



Fig. 77.

Längsschnitt durch einen Tentakel, ein Randsäckchen und einen Teil der Körperwand von *Actinia equina*.

Die entodermale Ringmuskulatur der Körperwand und der Sphincter sind quer durchgeschnitten. — Nach F. PAX (1920).



Fig. 78. Schnitt durch einen Teil des Mauerblattes von *Diadumene cincta* mit Ribzinklide. — Nach T. A. STEPHENSON (1928).

der Gastralhöhle enthaltenen Wasser einen Austritt ermöglichen. Erst später ist ein Teil von ihnen zu Auswurfsöffnungen für die Akontien geworden (vgl. hierzu S. III. e 141).

Der distale Abschluß des Aktinienkörpers wird durch die Mundscheibe (Peristom) gebildet, die vollständig eben, konkav oder in seltenen Fällen auch konvex sein kann. Ihr Rand ist entweder völlig glatt, wellig oder sogar tief gebuchtet. Als Beispiel einer Nordsee-Aktinie mit lobierter Mundscheibe sei hier *Metridium senile* genannt (Fig. 67). Armförmige Verlängerungen der Mundscheibe kommen besonders bei manchen tropischen Aktinien vor.

Die Tentakel sind hohle Ausstülpungen der Mundscheibe, die im allgemeinen sehr kontraktile sind und vollkommen in den Körper zurückgezogen werden können. Manche Formen machen freilich von dieser Fähigkeit nur selten Gebrauch (*Anemonia*, *Bolocera*). Durch den Besitz nicht-retraktiler Tentakel zeichnet sich in unserer Fauna vor allem die Gattung *Gonactinia* aus. Im einfachsten Falle sind die

Tentakel in einem einzigen Kreise angeordnet. Wenn die Zahl der Tentakel wächst — bei der Seenelke der Nordsee kann sie weit über 1000 betragen —, dann stehen diese Organe natürlich nicht mehr in einem einzigen Kreise, sondern nehmen einen  $\pm$  großen Teil der Mund-scheibe ein. In diesem Falle ordnen sie sich entweder in alternierenden Kreisen oder in radiären Reihen an. Bei manchen Seeanemonen kommen beide Formen der Gruppierung nebeneinander vor, so daß also von den Tentakeln eines und desselben Individuums ein Teil in alternierenden Kreisen, ein anderer in radiären Reihen steht. Bei vielen Aktinien mit radiärer Tentakelanordnung bewegt sich die Tentakelzahl in Multipl von 6, wobei die aufeinanderfolgenden Zyklen eine streng gesetzmäßige Anordnung zeigen (HOLLARDSche Regel). Die Tentakel eines Zyklus treten nämlich in die Lücke zwischen die Tentakel der mehr zentralwärts gelegenen Kreise. Besteht der erste Zyklus aus 6 Tentakeln, so hat der zweite Zyklus, der in die Intervalle des ersten tritt, ebenfalls 6, der dritte, der die Lücken des ersten und zweiten benützt, 12, der vierte Zyklus 24 Tentakel usw. Die Gesamtzahl der Tentakel einer regelmäßig 6-strahlig gebauten Aktinie beträgt also  $6+6+12+24+48+96+\dots$ , d. h. vom zweiten Zyklus an entsprechen die Zahlen der aufeinanderfolgenden Tentakelkreise einer geometrischen Reihe mit dem Anfangsgliede 6, dem Quotienten 2 und, wenn  $n$  die Gesamtzahl der Zyklen bezeichnet, der Gliederzahl  $n-1$ . Die Tentakelzahl einer normalen hexameren Aktinie beträgt also  $6 \cdot 2^{n-1}$ , worin  $n$  die Anzahl der Zyklen bedeutet. Bei einer dekameren Aktinie sind die Tentakel nach der Formel  $10+10+20+40$  angeordnet. Auch oktomere Formen mit der Tentakelformel  $8+8$  sowie aberrante Typen mit der Tentakelformel  $6+10+16+32$  kommen vor. Sehr unregelmäßig ist oft die Anordnung der Tentakel bei Aktinien, die sich ungeschlechtlich fortpflanzen (S. III. e 172 ff.). Der Geltungsbereich der HOLLARDSchen Regel ist also recht beschränkt. Die Tentakel eines Kreises sind im allgemeinen von gleicher Größe. Zwischen verschiedenen Kreisen können jedoch Größenunterschiede bestehen, die sich darin äußern, daß die innersten und demnach ältesten Tentakel am längsten, die äußersten und jüngsten am kürzesten sind. Durch ungleichmäßiges Wachstum kann jedoch eine Umkehr dieses Verhältnisses hervorgerufen werden. Je nachdem, ob die äußersten, die mittleren oder die innersten Tentakel die größte Länge aufweisen, spricht der Systematiker von einer ektakmäischen, mesakmäischen oder entakmäischen Tentakelkrone. Aktinien, deren Tentakel sämtlich von gleicher Länge sind, heißen isakmäisch.

Die meisten Aktinien besitzen einfache, konische Tentakel mit glatter Oberfläche. Die mancher Seeanemonen sind geknöpft, d. h. wie die von *Caryophyllia* (Fig. 42) mit terminalen Nesselbatterien (Akrosphären) ausgestattet. Unter den Aktinien der Nordsee bieten die Gattungen *Eloactis* und *Sideractis* Beispiele hierfür. *Actinauge* ist an den basalen Anschwellungen ihrer Tentakel schon äußerlich leicht kenntlich.

Daß die Aktiniarien im Gegensatz zu den Oktokoralien ausnahmslos unverzweigte Tentakel besitzen, ist ein weit verbreiteter Irrtum. Fiederförmig verzweigte Tentakel gehören durchaus nicht zu den Selten-



terienpaares gelegene Radialkammer bedecken, heißen Endozölsektoren, diejenigen, die einen Raum zwischen 2 Mesenterienpaaren überdachen, Exozölsektoren. Die Gesamtzahl der Sektoren hängt von der Zahl der Mesenterien ab; die Zahl der Radialkammern, die bis an die Mundöffnung heranreichen, gibt zugleich auch die Zahl der vollständigen Mesenterien an. Die innersten Tentakelkreise bestehen immer aus Endozölkammern. So stellt Fig. 79 eine Aktinie dar, die 3 Zyklen Endozöl- und einen Zyklus Exozölkammern trägt. Die Beziehungen zwischen Tentakel- und Mesenterienstellung soll Fig. 80 veranschaulicht werden.

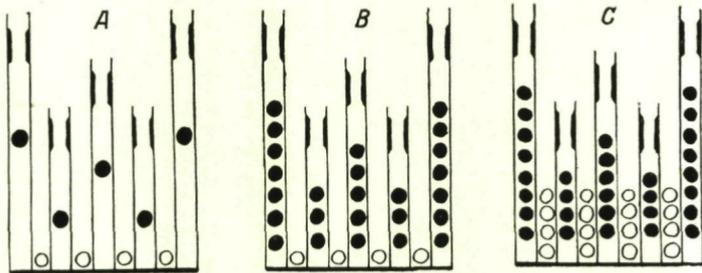


Fig. 80. Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen Tentakel- und Mesenterienstellung. Jedes Diagramm umfaßt 3 Zyklen von Mesenterien. Die schwarzen Verdickungen stellen die Retraktoren dar; Endozölkammern schwarz, Exozölkammern weiß. A Jedes Endozöl und Exozöl steht mit nur einem Tentakel in Verbindung (Fam. *Actiniidae*). B Endozölkammern in radiären Reihen angeordnet; jedes Exozöl kommuniziert mit nur einem Tentakel (Familie *Stoichactidae*). C Alle Endozöle und Exozöle tragen mehrere Tentakel (Fam. *Homostichanthidae*). — Nach T. A. STEPHENSON (1921).

lichen. In der Regel kommuniziert jede Radialkammer mit nur einem Tentakel (Fig. 80 A). Es gibt aber auch Seeanemonen, bei denen zwar die Exozöle nur einen Tentakel tragen, aber die Endozöle mit mehreren Tentakeln ausgestattet sind (Fig. 80 B). Schließlich kennen wir aber auch Fälle, in denen sowohl Exozöle wie Endozöle mit mehreren Tentakeln in Verbindung stehen (Fig. 80 C).

### Anatomie

1. Histologisches. — Das Epithel der Körperoberfläche, das Ektoderm, besteht bei den Aktinien zum größten Teil aus Deckzellen, deren Kerne in verschiedener Höhe liegen und auf diese Weise eine Mischschichtung des Epithels vortäuschen. Das distale Ende der Deckzelle wird meist von einem Wimperschopf gekrönt. Flimmerepithelien finden sich bei vielen Seeanemonen nicht nur an der freien Körperoberfläche im Bereiche des Mauerblattes, der Mundscheibe und der Tentakel; sie sind auch an der Bildung der Mesenterialfilamente wesentlich beteiligt. Angaben über die Rückbildung des Flimmerkleides bei Aktinien finden sich S. III. e 158. Im Schlundrohr zeigt das Ektoderm einen abweichenden Charakter, indem statt der wimpernden Deckzellen Geißelzellen auftreten. Die sekretorische Funktion des Ektoderms wird durch 2 Arten von Drüsenzellen ausgeübt (Schleim- und Eiweißzellen). Die in der Tiefe des Ektoderms gelegenen interstitiellen Zellen

bilden eine Art Reserve, aus der der Ersatz an verbrauchten Zellen, insbesondere an Nesselzellen, bestritten wird. Am Aufbau des Entoderms sind die gleichen Elemente beteiligt wie an der Zusammensetzung des Ektoderms. Die Mesogloea, die oft sowohl Ektoderm wie Entoderm um ein Mehrfaches an Mächtigkeit übertrifft, ist ein gallertartiges Abscheidungsprodukt der beiden primären Keimblätter, in das sekundär Zellen aus diesen einwandern. Histologisch ist die Mesogloea als Bindegewebe zu charakterisieren, das uns hier im wesentlichen in 3 Formen der Ausbildung entgegentritt: als gallertartiges, fibrilläres und chondroides Bindegewebe. Häufig verlaufen die Fibrillen der Mesogloea, die besonders deutlich bei Anwendung von Leukomethylenblau auf dem subvitalen Gefrierschnitt hervortreten, abwechselnd in longitudinaler und transversaler Richtung. Bewohner tieferer Wasserschichten zeichnen sich nicht selten durch eine besonders feste, knorpelartige Beschaffenheit ihrer Mesogloea aus. Nach MALOWITSCHKO (1931) herrschen unter den Zellen der Mesogloea (Fig. 82) Amöbo-

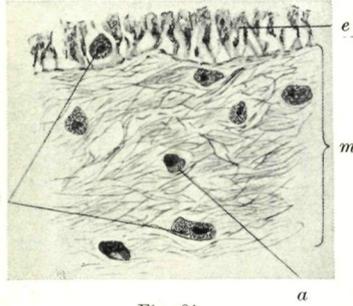


Fig. 81.  
Teil eines Querschnittes durch die Körperwand einer Aktinie.  
a Amöbozyt, c Eosinophile,  
e Entoderm, m Mesogloea.  
Nach E. MALOWITSCHKO (1931).

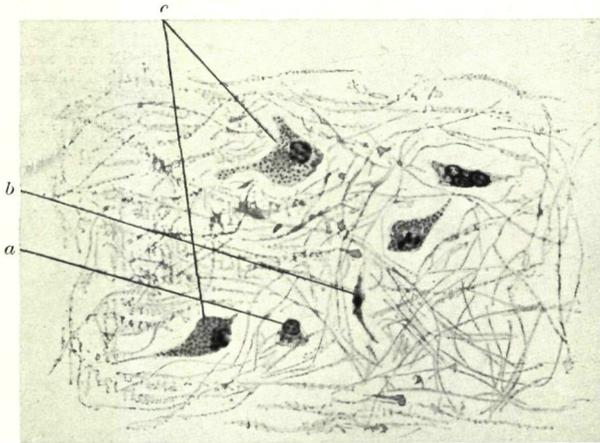


Fig. 82. Mesogloea einer Aktinie. — a Amöbozyt, b Fibroblast, c Eosinophile.  
Nach E. MALOWITSCHKO (1931).

zyten vor. Sie sind von ungleicher Größe, haben eine wechselnde Menge basophilen Protoplasmas und einen exzentrisch gelegenen Kern. Weniger häufig werden Eosinophile beobachtet. Das sind Zellen, die meist

etwas größer als die Amöbozyten sind und oft einen pyknotischen Kern und eine beträchtliche Menge oxyphiler Körnchen im Zelleib enthalten. Verhältnismäßig selten treten spindelförmige Fibroblasten auf, deren eiförmige, rundliche, bisweilen auch langgestreckte Kerne zentral liegen und deren Protoplasma sich mit sauren Farbstoffen färbt.

2. Nesselzellen. — Schon seit langer Zeit ist es bekannt, daß in den Epithelien der Aktinien 2 Typen von Nesselzellen auftreten, die sich durch Form und Funktion, aber auch durch ihr Verhalten gegen Farbstoffe (S. III. e 119) scharf voneinander unterscheiden (Fig. 83). Neben dickwandigen Nesselkapseln, deren eingestülpter Schlauch mit einem dicken Halsteil beginnt und deren Schlauchwindungen kaum als

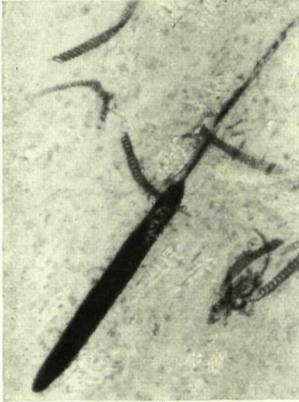


Fig. 83.  
Große dickwandige und kleine dünnwandige Nesselkapseln aus den Tentakeln von *Tealia felina* bei 720facher Vergrößerung. (Aufnahme von M. DECKART, Breslau.) — Original.

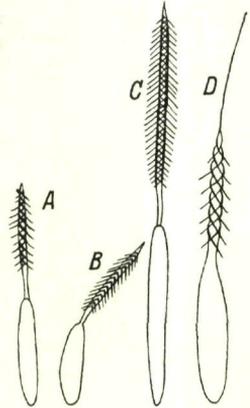


Fig. 84.  
Penicilli von Seeanemonen britischer Küstengewässer: A *Sagartia troglodytes* var. *ornata* (Acontium), B *Phellia gausapata* (Tentakel), C *Phellia gausapata* (Akontium), D *Peachia hastata* (Mesenterialfilament). Nach T. A. STEPHENSON (1929).

zarte Linien angedeutet sind, kommen dünnwandige Nesselkapseln ohne Halsteil vor, deren spiralig gewundener Nesselfaden sehr deutlich zu erkennen ist. Besonders im englischen Schrifttum hat sich in neuerer Zeit der Brauch eingebürgert, die Bezeichnung Nematozysten auf die dickwandigen Nesselkapseln zu beschränken und ihnen die dünnwandigen als Spirozysten gegenüberzustellen. — Das frische Sekret der dickwandigen Nesselkapseln trägt den Charakter einer kolloidalen Lösung, die durch neutrale Salze (Methylenblau) in Tropfenform ausgefällt wird (WILL 1909). Die dünnwandigen Nesselkapseln enthalten ein nicht kolloidales Sekret, das ausgesprochen fuchsinophil ist. Während die Nematozysten (im Sinne der englischen Autoren) imstande sind, in verhältnismäßig feste Gewebe einzudringen und in sie ihr Gift zu entleeren, besitzen die Spirozysten diese Fähigkeit nicht. Sie scheiden ein klebriges

Sekret ab, das kleine Beutetiere festhält. Wegen dieser Beschaffenheit ihres Sekrets werden sie vielfach auch als Klebkapseln bezeichnet.

In bezug auf die Volumenabnahme bei der Explosion verhalten sich methylenophile und fuchsinophile Kapseln gleich. Nach WILL (1919) beträgt das Volumen einer dickwandigen Nesselkapsel von *Tealia felina* im ruhenden Zustande durchschnittlich  $213.869 \mu^3$ , nach der Entladung  $98.622 \mu^3$ . Für die dünnwandigen Nesselkapseln gibt WILL folgende Durchschnittswerte an: vor der Explosion  $144.192 \mu^3$ , danach  $66.072 \mu^3$ . Bei der Explosion nimmt also das Volumen in beiden Fällen um annähernd die Hälfte ab.

Die dickwandigen Nesselkapseln

kommen außer in Mauerblatt, Mundscheibe und Tentakeln auch in Schlundrohr, Mesenterialfilamenten und Akontien vor. Aber sie zeigen in den einzelnen Körperregionen vielfach ein sehr verschiedenes Aussehen<sup>12)</sup>. Zwei Typen dickwandiger Nesselkapseln lassen sich ohne Mühe unterscheiden: die einen, die T. A. STEPHENSON (1928) *Penicilli* (Fig. 84) nennt, könnte man auch als Flaschenbürstentypus bezeichnen. Zwei dicht beborstete Spiralbänder, die um einen kurzen, gedrunghenen Nesselkapsel herumgeschlungen sind, sind das hervorstechendste Merkmal dieses Typus. Die *Spirulae* (Fig. 85) haben einen langen, dünnen

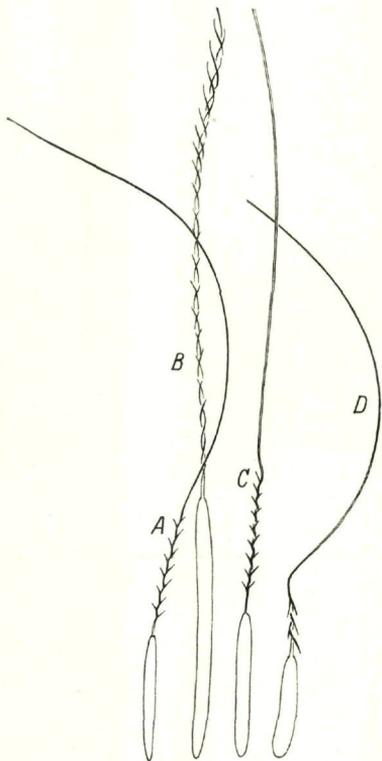


Fig. 85.

Spirulae aus den Akontien von Seeanemonen der britischen Küstengewässer:  
*A Paraphellia expansa*, *B Metridium senile*,  
*C Phyllia gausapata*, *D Peachia hastata*.  
 Nach T. A. STEPHENSON (1929).



Fig. 86.

Spirozoysten aus den Tentakeln von *Actinia equina* bei 1440facher Vergrößerung. (Aufnahme von M. DECKART, Breslau.) — Original.

Nesselkapseln, die mit weniger zahlreichen, aber kräftigeren Borsten besetzt ist. Bald nach der Explosion schmiegen sich die Borsten häufig dem Nesselkapsel dicht an. Später richten sie sich auf und wenden

<sup>12)</sup> Die größten Nematocysten, die WEILL bei Aktinarien beobachtet hat, waren  $250 \mu$  lang und  $70 \mu$  breit; sie kommen bei der westindischen *Actinothryx sanctithomae* vor.

ihre Spitze oft dem freien Ende des Fadens zu. In der Regel sind die kürzesten Spirulae in der Fußscheibe, dem Mauerblatt und der Mund-scheibe anzutreffen, wesentlich längere in den Tentakeln, die längsten im allgemeinen im Schlundrohr.

So sind die Spirulae von *Peachia hastata* im Mauerblatt 18, in den Tentakeln 23 und im Schlundrohr 26  $\mu$  lang. In den Mesenterialfilamenten dieser Aktinie treten neben Spirulae, die vollkommen denen der Körperwand gleichen, noch solche von 46  $\mu$  Länge sowie sonderbar gestaltete Penicilli auf. Wie verschieden sich in bezug auf die Verteilung der Kapseltypen die einzelnen Gattungen der Aktinarien verhalten, mag folgendes Beispiel zeigen: Während die Akontien von *Hormathia* und *Paraphellia* nur Spirulae enthalten, finden sich in denselben Nesselorganen bei *Sagartia* und *Diadumene* sowohl Spirulae als auch Penicilli. Das Hauptverbreitungsgebiet der Spirozysten (Fig. 86) sind zweifelloß Tentakelkrone und Mundscheibe; nur selten finden sie sich in Mauerblatt, Schlundrohr und Mesenterialfilamenten. Im Gegensatz zu den äußerst mannigfaltig gestalteten Nematozysten (im Sinne der englischen Autoren) sind die Spirozysten durch eine gewisse Einförmigkeit ihres Baues ausgezeichnet.

Nach den Versuchen PARKER & VAN ALSTYNES (1932) wirkt bei den Spirulae von *Metridium* die Oberfläche der Kapsel als Chemorezeptor. Die Reizung führt anscheinend zur Bildung einer Säure, die durch die Kapselwand in das Innere dringt und den Inhalt zur Quellung bringt. Die Mitwirkung eines kontraktilen Elements bei der Explosion ließ sich in diesem Falle nicht nachweisen. Durch chemische Reize (Säuren, Salze) kann man alle Spirulae in den Akontien der Seenenke zur Entladung bringen. Dabei ist es für den Erfolg des Versuches gleichgültig, ob die Nematozysten im Gewebsverbande verbleiben oder vorher isoliert werden. Verwendet man dagegen als auslösenden Reiz ein Extrakt aus Fischfleisch, so explodieren nur wenige Kapseln. Die Reaktion ist in diesem Falle also partiell und lokalisiert. Aus dem Gewebsverbande gelöste Spirulae reagieren auf ein Extrakt aus Fischfleisch nicht. Eine elektrische Reizung löst nur bei den unmittelbar von dem Reiz getroffenen Nematozysten eine Explosion aus, eine Tatsache, die beweist, daß wir es hier mit einem rein peripheren Vorgang ohne Mitwirkung des Nervensystems zu tun haben (vgl. hierzu auch S. III. e 171).

Bei Zusatz konzentrierter Schwefelsäure kriechen die Nematozysten von *Anemonia sulcata*, *Actinia equina* und *Tealia felina* wie Bomben (Fig. 87). Man sieht die Kapselwand springen und durch den klaffenden Spalt den durch Neutralrot sichtbar gemachten Kapselinhalt sich als farbige Wolke nach außen ergießen (WEILL 1925).

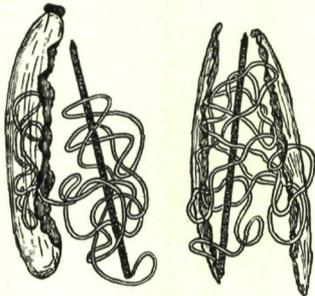


Fig. 87.  
Nesselkapseln von *Anemonia sulcata*, die bei Zusatz konzentrierter Schwefelsäure wie Bomben kriechen („éclatement en bombe“). — Nach R. WEILL (1925).

Offenbar reagieren die einzelnen Nesselkapseltypen auf verschiedene Reize. So haften die Tentakel von *Anemonia sulcata* an den mannigfachsten Gegenständen, mit denen man sie in Berührung bringt, auch an dem Körper von *Actinia equina*, nicht aber an artigenem Gewebe. Schneidet man je 1 Exemplar von *Anemonia* und *Actinia* in kleine Stücke, rührt sie untereinander und reicht diesen Brei einer *Anemonia*, so haften ihre Tentakel nur am artfremden Gewebe. Durch die Berührung mit artigenem Gewebe läßt sich bei den Nesselkapseln von *Anemonia* keine Explosion hervorrufen. Abgeschnittene Tentakel zeigen das gleiche Verhalten wie unverletzte Fangarme (CARBOT 1927; vgl. hierzu auch S. III. e 171). Die Immunität mancher Fische gegen die Wirkung der Nesselorgane gewisser Aktinien dürfte hiermit in Zusammenhang stehen.

Während der Drucklegung dieser Arbeit erschien (1934) das große, auf S. III. e

215 zitierte zweibändige Werk WEILLS über die Nesselkapseln der Cnidaria, in dem eine vollkommen neue Klassifikation der Nematozysten vorgeschlagen wird. Wie die englischen Autoren unterscheidet WEILL zwischen Spirozysten und Nematozysten. Die Nematozysten der Actiniaria teilt er nach dem Vorkommen eines Halsteiles in *Haplone* (ohne deutlich entwickelten Halsteil) und in *Heteroneme* (mit deutlichem Halsteil). Die Haplone gliedern sich in seinem System in 3 Unterabteilungen: unbewehrte (*atricha*), ganz bewehrte (*holotricha*) und nur an der Basis bewehrte (*basitricha*) Nematozysten. Auch die Heteroneme sind durch 2 Typen vertreten: *Mastigophore* (mit Terminalschlauch) und *Amastigophore* (ohne Terminalschlauch). Unter den Amastigophoren lassen sich nach WEILL *mikrobasische* und *makrobasische* Formen unterscheiden. Bei den mikrobasischen Amastigophoren ist der Halsteil höchstens 3mal, bei den makrobasischen mindestens 4mal so lang wie die Kapsel.

Nach WEILL besitzen alle Hexakorallien Spirozysten. Allerdings ist bei einigen Krustenanemonen eine starke Reduktion ihrer Zahl bis zu fast vollständigem Schwund eingetreten. Von den 17 Typen von Nematozysten, die WEILL bei den Knidarien gefunden hat, kommen 6 bei den Hexakorallien vor, und zwar finden sich alle 6 Typen bei den Aktinarien<sup>13</sup>, die durch diese weitgehende Differenzierung ihres Knidoms eine Sonderstellung unter den sechsstrahligen Korallentieren einnehmen. Holotriche Haplone und mikrotasische Mastigophore sind in allen Ordnungen der Hexakorallien nachgewiesen worden. Bei Antipatharien, Zoantharien und Madreporarien kommen nur diese beiden Typen von Nematozysten vor. Ihr Nesselkleid ist ein Biknidom. Die Ceriantharia verfügen daneben noch über atriche Haplone. Für sie ist also ein Triknidom bezeichnend. Die Aktinarien besitzen außer den 3 bei *Ceriantharia* vorkommenden Typen basitriche Haplone und mikrotasische und makrobasische Amastigophore. Allerdings ist die Verbreitung der einzelnen Arten von Nesselkapseln unter den Seeanemonen sehr ungleichmäßig. Kein einziger Typus von Nematozysten ist allen Aktinien eigentümlich. So fehlen<sup>14</sup> die basitriche Haplone, die sonst bei allen Seeanemonen angetroffen werden, den „Asclérocoralliaires“ WEILLS (*Corallimorphidae*, *Ricordeidae*, *Discosomidae*). Umgekehrt kommen die unter den Hexakorallien weit verbreiteten holotriche Haplone nur in dieser Gruppe und möglicherweise bei den *Diadumenidae* vor. Makrobasische Amastigophore scheinen in ihrer Verbreitung auf die (in der Nordsee nicht heimische) Familie der *Phyllactidae* beschränkt zu sein. Bemerkenswerterweise handelt es sich hier um einen Nesselkapseltypus, der bei keiner anderen Familie der Knidarien angetroffen wird<sup>15</sup>.

3. Muskulatur. — Die Muskulatur der Seeanemonen ist viel kräftiger entwickelt als die aller übrigen Anthozoen. In der Regel bilden die Muskelfibrillen an der Grenze von Epithel und Mesogloea eine einschichtige Muskellamelle. Tritt an einer Stelle eine Verstärkung der Muskulatur ein, so wird durch die Faltung der Muskellamelle auch das darunterliegende Bindegewebe in Mitleidenschaft gezogen. Schreitet der Prozeß der Einfaltung weiter fort, so können ansehnliche Teile der Muskulatur in die Mesogloea eingebettet werden. Alle Muskeln des Aktinienkörpers lassen sich auf 2 Systeme zurückführen: die ektodermale Längs- und die entodermale Ringmuskulatur. In flächenartiger Ausbildung treten uns beide Systeme im Mauerblatt der primitiven Seeanemonen entgegen. Bei den höher entwickelten Aktinien fehlt die Längsmuskulatur des Mauerblattes ganz.

Die entodermale Ringmuskulatur des Mauerblattes differenziert sich bei den meisten Formen zu einem kräftigen Sphincter, der nur wenigen Gattungen fehlt. Die Beschaffenheit des Sphincter<sup>16</sup> ist von erheblicher systematischer Bedeutung: Von einem diffusen Sphincter sprechen wir, wenn der Ringmuskel am oberen und unteren Rande nicht scharf abgesetzt ist und nicht über die innere Oberfläche des Mauerblattes in den

<sup>13</sup> Im Gegensatz zu WEILL werden hier die Protostichodactylien (*Corallimorphidae*, *Ricordeidae*, *Discosomidae*) zu den Aktinarien gerechnet; dies ist bei der Beurteilung der folgenden Angaben über die Verbreitung der einzelnen Kapseltypen zu beachten.

<sup>14</sup> In der eigentümlichen Differenzierung ihres Knidoms erblickt WEILL geradezu einen Beweis für die Sonderstellung der „Asclérocoralliaires“ im System der Anthozoen.

<sup>15</sup> Leider waren schon sämtliche Zeichnungen für die vorliegende Arbeit klišiert, als das WEILLSche Werk erschien, das nicht weniger als 428 Abbildungen von Nesselkapseln enthält. Infolgedessen konnte keine der WEILLSchen Abbildungen übernommen werden, darum sei hier besonders auf sie aufmerksam gemacht.

<sup>16</sup> Wenn in systematischen Werken über Aktinien von einem „Sphincter“ die Rede ist, so ist immer der Sphincter des Mauerblattes (Marginal-Sphincter) gemeint.

Gastralraum hineinragt. Der zirkumskripte Sphincter (Fig. 88) ist allseitig scharf abgesetzt und springt als ein deutlicher Wulst über die innere Oberfläche des Mauerblattes vor. Unter den zirkumskripten Sphincteren unterscheidet McMURRICH (1901) einen sessilen und einen gestielten Typus. Die gestielten Formen teilt er wiederum in 2 Kategorien; Gehen die Lamellen von einer mesogloalen Zentralmasse aus, so spricht er von palmater Lamellenstellung; inserieren sie dagegen an einer axialen Lamelle, so liegt pin-nate Lamellenstellung vor. Durch partielle oder totale Einsenkung der entodermalen Ringmuskulatur in das darunterliegende Bindegewebe kommen mesogloale Sphinctere zustande. Unter ihnen kann man einen einfachen und einen doppelten Sphincter unterscheiden. Die Kavitäten der Mesogloea, die die Muskelfasern des einfachen Sphincter aufnehmen, bilden ein zusammenhängendes Band, während der doppelte Sphincter deutlich in 2 Abschnitte zerfällt. Daß auch manche Röhrenzinkliden durch einen Sphincter verschlossen werden können, wurde schon (S. III. e 127) erwähnt.

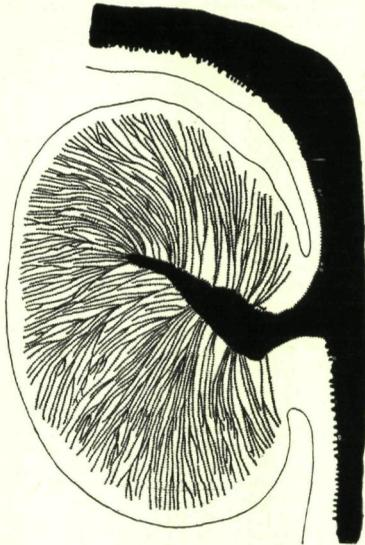


Fig. 88.  
Querschnitt durch den zirkumskripten Sphincter von *Tealia felina*. — Nach F. PAX (1920).

Die ektodermale Längsmuskulatur der Tentakel ist allseitig gleichmäßig entwickelt. *Anemonia sulcata* macht von dieser Regel insofern eine Ausnahme, als bei ihr der weiße Längsstrifen auf der oralen Seite der Tentakel, nach v. UEXKÜLLS Untersuchungen (1909), einer lokalen Verdickung der ektodermalen Längsmuskulatur entspricht. Bei den Paractiden werden die Längsmuskeln der Tentakel teilweise in die Mesogloea verlagert.

Wie die entodermale Ringmuskulatur der Tentakel zur Bildung eines Sphincters

des Mauerblattes einen scharf begrenzten Sphincter bilden kann, so kann es auch innerhalb der entodermalen Ringmuskelschicht des Tentakels zur Bildung eines Sphincters kommen, der bei autotomierenden Formen die Rolle eines Brechmuskels (Fig. 129) spielt, daneben aber auch im Dienste des Schwimmvermögens zu stehen scheint (HOKROX 1934). Auf der Mundscheibe der Aktinien zeigt die ektodermale Längsmuskulatur einen radiären Verlauf. Auch hier können Teile der Muskulatur von der Mesogloea eingeschlossen werden, so daß es zur Bildung mesoektodermaler oder mesogloaler Radialmuskeln kommt. — Nur äußerst selten bildet die entodermale Ringmuskulatur des Peristoms einen Sphincter, den man dann im Gegensatz zu dem am oberen Rande des Mauerblattes gelegenen Marginalsphincter als Oral-sphincter bezeichnet.

Die Längsmuskulatur des Schlundrohrs ist bei den primitivsten Typen am deutlichsten entwickelt. — Die muskulöse Ausstattung der Mesenterien spielt in der Systematik der Scaenomenen eine gewisse Rolle. Jedes stärkere Mesenterium trägt an einer Seite (Fig. 89) transversale Muskeln, einen Parietobasilar- und einen Basilarmuskel. Etwa in der Mitte jedes Mesenteriums findet sich lokal eine mächtige Verdickung der Längsmuskulatur (Fig. 93). Dadurch, daß sich die Muskelfasern dieses mächtigen Retraktors an verzweigte Fortsätze der Mesogloea anheften, entsteht jenes merkwürdige Quer-

des Mauerblattes einen scharf begrenzten Sphincter bilden kann, so kann es auch innerhalb der entodermalen Ringmuskelschicht des Tentakels zur Bildung eines Sphincters kommen, der bei autotomierenden Formen die Rolle eines Brechmuskels (Fig. 129) spielt, daneben aber auch im Dienste des Schwimmvermögens zu stehen scheint (HOKROX 1934). Auf der Mundscheibe der Aktinien zeigt die ektodermale Längsmuskulatur einen radiären Verlauf. Auch hier können Teile der Muskulatur von der Mesogloea eingeschlossen werden, so daß es zur Bildung mesoektodermaler oder mesogloaler Radialmuskeln kommt. — Nur äußerst selten bildet die entodermale Ringmuskulatur des Peristoms einen Sphincter, den man dann im Gegensatz zu dem am oberen Rande des Mauerblattes gelegenen Marginalsphincter als Oral-sphincter bezeichnet.

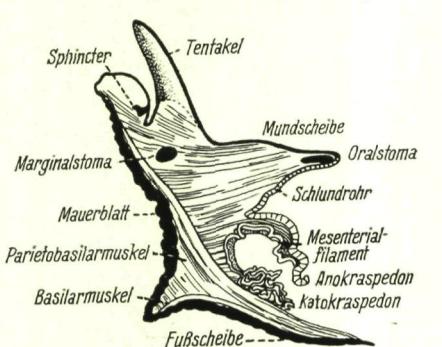


Fig. 89. Mesenterium von *Tealia felina*, von einem Exozöl aus gesehen. — Nach T. A. STEPHENSON (1928).

transversale Muskeln, einen Parietobasilar- und einen Basilarmuskel. Etwa in der Mitte jedes Mesenteriums findet sich lokal eine mächtige Verdickung der Längsmuskulatur (Fig. 93). Dadurch, daß sich die Muskelfasern dieses mächtigen Retraktors an verzweigte Fortsätze der Mesogloea anheften, entsteht jenes merkwürdige Quer-

schnittsbild, das man wegen seiner Ähnlichkeit mit einem dem Mesenterium ansitzenden Fähnchen als Muskelfahne (Fig. 97) bezeichnet. Auch unter den Retraktoren lassen sich, wie bei dem Marginalspincter, diffuse und zirkumskripte Typen unterscheiden.

Die Akontien (S. III. e 171) sind mit schwachen Längsmuskeln ausgestattet. Die Fußscheibe besitzt außer den ektodermalen Basilararmuskeln eine entodermale Ringmuskulatur. Aktinien ohne Fußscheibe haben natürlich keine Basilararmuskeln; auch treten bei ihnen an Stelle der Parietobasilararmuskeln die Parietalarmuskeln (Fig. 95), die zusammen mit den Retraktoren der Mesenterien der Kontraktion des Tieres in der Längsrichtung dienen.

Während schnelle Erschlaffung nach vorangegangener Reizung und damit baldige Bereitschaft für neue Impulse eine Haupteigenschaft der quergestreiften Muskeln der Wirbeltiere ist, geht diese Eigenschaft nach JORDAN (Archs. Néerland. Zool., **1**, p. 33; 1934) den Aktinienmuskeln völlig ab. Bei Dehnung durch Belastung verhält sich der Ringmuskel der Seenelke (*Metridium senile*) wie ein visköser Stoff, dessen Eigenschaften JORDAN (Proc. Kgl. Akad. Wetensch. Amsterdam, **37**; 1934) mit denjenigen plastischen Kautschuks vergleicht. Die Ringmuskulatur des Mauerblattes hat eine tonische Funktion: sie hat den Turgor des Aktinienkörpers aufrecht zu erhalten und sich allen Änderungen der Füllung des Gastralraumes anzupassen, aber sie hat keine Arbeit zu leisten. Die Ringmuskulatur des Mauerblattes und die Retraktoren der Mesenterien verhalten sich bei Reizung verschieden. Die Retraktoren haben eine wesentlich niedrigere Reizschwelle und eine viel kürzere Latenz als die Ringmuskulatur des Mauerblattes<sup>17)</sup>.

4. Nervensystem und Sinnesorgane. — Das Nervensystem der Aktinien ist flächenartig entwickelt. Durch eine Anhäufung von Ganglienzellen (Fig. 90) zeichnen sich Mundscheibe und Schlundrohr aus. Rein morphologisch sind also zweifellos die ersten Anfänge einer gewissen Konzentration und Zentralisation des ektodermalen Nervensystems vorhanden. Doch wäre es, wie die physiologischen Untersuchungen PARKERS gezeigt haben, durchaus falsch, hier etwa von einem nervösen Zentralorgan zu sprechen. Die einzelnen Körperteile einer Aktinie verrichten unabhängig von einem nervösen Zentrum ihre Tätigkeit, und dem Nervensystem fällt nur die Aufgabe zu, die Bewegungen der einzelnen Teile zu koordinieren. Gegenüber dem Nervensystem der Oktokorallien ist das der Seenanemonen besonders durch die stärkere Entwicklung seines entodermalen Anteils ausgezeichnet, die ihrerseits wahrscheinlich auf der reicheren Entfaltung der Mesenterien und der entodermalen Muskulatur beruht. Während man früher an-

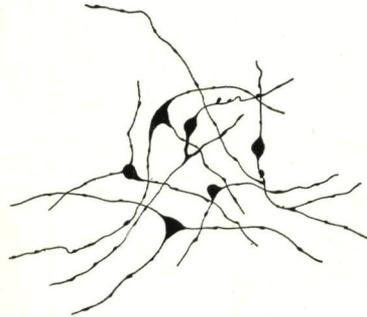


Fig. 90.  
Ganglienzellen aus dem Schlundrohr von  
*Bunodactis verrucosa*.  
Nach P. GROŠELJ (1909).

<sup>17)</sup> Vergl. hierzu auch JORDAN: Viscosity effects in the living protoplasm and in muscles, in: Verhandl. Akad. Wetensch. Amsterdam. 1. Sect., Deel 15. 3, p. 242 ff., 1935.

nahm, daß das ektodermale und das entodermale Nervensystem nur im Schlundrohr miteinander in Verbindung treten, darf heutzutage das Vorhandensein eines mesoglöalen Nervensystems (Fig. 91) als erwiesen gelten.

Sinnesorgane fehlen den Aktinien; dagegen finden sich einfach gebaute Sinnesnervenzellen in allen Teilen des Ekto- und Entoderms. Die Gestalt der Sinnesnervenzellen (Fig. 92) ist nicht nur bei den einzelnen

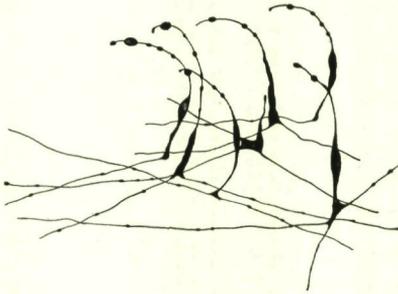


Fig. 91.  
Sinnesnervenzellen aus dem Schlundrohr von  
*Actinia equina*. — Nach P. GROŠELJ (1909).

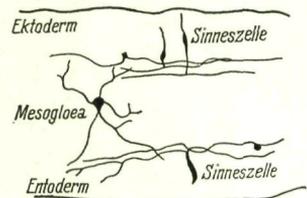


Fig. 92.  
Schnitt durch die Körperwand  
einer Aktinie mit Sinneszellen in  
Ektoderm und Entoderm und  
Ganglienzellen in Ektoderm,  
Mesogloea und Entoderm. — Nach  
B. HANSTRÖM (1928).

Arten, sondern auch bei einer und derselben nach der Körperregion verschieden. Bipolare, tripolare und multipolare Sinnesnervenzellen sind nachgewiesen worden; zweifellos sind aber die tripolaren am häufigsten.

5. Mundöffnung und Schlundrohr. — Die Mundöffnung ist fast stets spaltförmig (Fig. 79) und gewinnt dadurch eine erhöhte Bedeutung für die Architektur des Aktinienkörpers. Sie bedingt die zweistrahlig-symmetrische Grundform vieler Aktinien. Papillenartige Bildungen der Lippenwülste, die sich unmittelbar neben den Mundwinkeln finden, werden als Gonidialtuberkel bezeichnet.

Das Schlundrohr ist, wie bei den übrigen Anthozoen, ein in die Gastralhöhle frei hinabhängender Hohlzylinder, der in transversaler Richtung meist etwas abgeplattet und oft an seinem proximalen Ende in 2 lange Zipfel ausgezogen ist. Diese fallen in die Sagittalachse, liegen also unter den beiden Mundwinkeln. Unter den zahlreichen Furchen des Schlundrohrs, die den Insertionsstellen der Mesenterien entsprechen (Fig. 79), zeichnen sich gewöhnlich durch besondere Größe und Tiefe 2 wimpernde Rinnen aus, die von den Mundwinkeln zu den Schlundrohrzipfeln ziehen: die Schlundrinnen (Siphonoglyphen). Aus Gründen der Zweckmäßigkeit bezeichnen wir die ventrale als Sulcus, die dorsale als Sulculus. Die einzige Schlundrinne der *Ceriantharia* entspricht dem Sulculus, die der Zoantharien und Oktokorallien dem Sulcus der *Actiniaria*. Die niedersten fußlosen Seeanemonen haben keine deutlich entwickelten Schlundrinnen und gleichen hierin den Madreporarien. Im übrigen schwankt die Zahl der Schlundrinnen bei den Aktinien außerordentlich (0 bis 19). Monoglyphe Seeanemonen haben eine einzige in der Längsrichtung der Mundspalte gelegene Sym-

metrie ebene, d. h. sie sind bilateral-symmetrisch. Sie haben einen primären Wesenszug der Korallen, der besonders deutlich in der Entwicklungsgeschichte (S. III. e 181) hervortritt, dauernd bewahrt. — Bei der Seenenke kommen monoglyphe und diglyphe Formen nebeneinander vor. Aber auch die monoglyphen Exemplare sind nicht gleichwertig. Wie man aus der Anordnung der Mesenterienmuskulatur ersehen kann, liegt bei den monoglyphen Formen die Schlundrinne teils dorsal, teils ventral. Anscheinend hängt dies davon ab, ob die Tiere auf ungeschlechtlichem oder auf geschlechtlichem Wege entstanden sind. Ist der obere Rand einer Siphonglyphe in gelappte Fortsätze ausgezogen, so spricht man von einer Conchula. Eine Reduktion des Schlundrohrs kommt bei verschiedenen Aktinien vor, so z. B. bei *Ptychodactis patula*, wo das Stomodaeum eine erstaunliche Kürze aufweist. — Die untere Öffnung des Schlundrohrs heißt Enterostom (GOODRICH; in: Quart. Journ. micr. scienc. N.S. 77, p. 659; 1935).

6. Gastralraum und Mesenterien. — Wie bei allen Anthozoen, so wird auch bei den Aktinieren der Gastralraum durch die Mesenterien in eine Anzahl Radialkammern geteilt, die hier — im

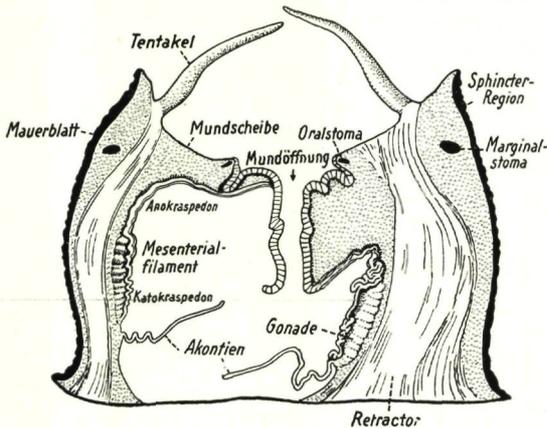


Fig. 93. Vertikalschnitt durch ein halb kontrahiertes Exemplar von *Cereus pedunculatus* mit 2 vollständigen Mesenterien verschiedenen Alters, von einem Endozöl aus gesehen (Basilmuskeln sind nicht eingezeichnet). — Nach T. A. STEPHENSON (1928).

Gegensatz zu anderen Korallengruppen — meist miteinander durch feine Öffnungen (Marginalstoma, Oralstoma) in Verbindung stehen. Die Lage dieser Stomata ist aus Fig. 89 und 93 zu ersehen. Aussackungen des Gastralraumes sind außer den Tentakeln auch die S. III. e 126 bereits erwähnten hohlen Ausstülpungen der Körperwand. Durch die eigenartige Entwicklung der Muskulatur weist jedes Mesenterium 2 morphologisch ungleichwertige Seiten auf.

Meist sind die Mesenterien paarweise angeordnet, und zwar kehren die Mesenterien eines Paares stets die Muskelfahnen des Retraktors (Fig. 93) einander zu. Eine Ausnahme machen davon die Richtungs-mesenterien, die die Muskelfahnen an ihrer Außenseite, also einander

abgewendet, tragen. Bei vielen Aktiniarien treten 2 opponiert gestellte Richtungsmesenterienpaare auf, die sich am Schlundrohr entsprechend den Schlundrinnen befestigen. Die Anordnung der Mesenterien wird außer durch die Verteilung der Muskeln noch durch 2 weitere Faktoren bedingt: die Beziehungen der Mesenterien zum Schlundrohr und die relative Größe der Mesenterien. Die Mesenterien, welche am Schlundrohr inserieren, werden als vollständige, die, welche das Schlundrohr nicht erreichen, als unvollständige Mesenterien bezeichnet. Unterhalb des Schlundrohrs springen die ältesten Mesenterien bis fast in das Zentrum der Fußscheibe vor (Fig. 93); die jüngsten stellen oft nur schmale Leisten auf der Innenseite des Mauerblattes dar.

Nach ihrer Größe lassen sich die Mesenterien einer Seenanemone auf verschiedene Zyklen verteilen, deren Glieder in regelmäßigen Abständen paarweise angeordnet sind. So gehören die 24 Mesenterienpaare der in Fig. 94 dargestellten Aktinie 3 Zyklen an nach der Formel  $6+6+12$ , und zwar sind hier nur die Mesenterien des ersten Zyklus vollständig. Im allgemeinen entstehen die Mesenterien jedes Zyklus in den Zwischenräumen zwischen den Mesenterienpaaren der schon vorhandenen Zyklen (Exozöle). Eine Ausnahme von dieser Regel bilden die Familien der *Halcuriidae* und *Actinernidae*, bei denen nach der Ausbildung der ersten 12 Mesenterien alle folgenden Mesenterien mit abgewandten Längsmuskelpolstern in den zwischen den Mesenterien eines Paares gelegenen Radialkammern (Endozölen) angelegt werden. Übrigens brauchen weder die Mesenterien eines Zyklus noch die Angehörigen eines Paares immer gleichzeitig zu entstehen. In vielen Fällen treten sie erst sekundär zu Paaren zusammen und gleichen etwa vorhandene Größenunterschiede sekundär aus (vgl. hierzu S. III. e 182).

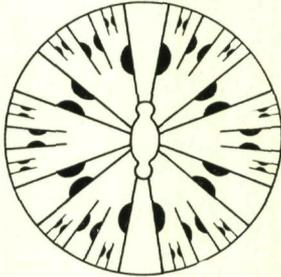


Fig. 94.  
Schematischer Querschnitt durch eine Seenanemone mit hexamerer Mesenterienstellung. — Nach F. PAX (1928).

Die Zahl der Mesenterienzyklen ist bei den einzelnen Arten verschieden und innerhalb ein und derselben Species abhängig vom Alter des Tieres. Daß alle Mesenterien vollständig sind, bildet bei den Aktinien im Gegensatz zu dem Verhalten der Oktokorallen eine Ausnahme.

Außer dem geschilderten hexameren Typus kommen noch verschiedene andere Formen der Mesenterienstellung vor. Oktomere und dekamere Aktinien sind nicht selten; auch heptomere und pentamere Formen sind bekannt geworden. Eine erhebliche stammesgeschichtliche Bedeutung kommt den *Edwardsiidae* zu, die durch den Besitz von nur 8 vollständigen Mesenterien gekennzeichnet sind. Daneben treten noch 4 sehr kurze unvollständige Mesenterien auf, die nicht auf allen Schnitten getroffen werden (Fig. 95). Die *Edwardsiidae* sind auf dem Stadium der Halcampula (vgl. S. III. e 181) stehen geblieben. — Bisweilen sind gewisse Unregelmäßigkeiten der Mesenterienstellung durch ungeschlechtliche Fortpflanzung bedingt. Bei den in der Nordsee heimischen Arten der Gattung *Actinostola* und *Stomphia*, aber auch bei einigen anderen Aktinien, zeigen die Mesenterien höherer Ordnung insofern ein atypisches Verhalten, als die zu einem Mesenterienpaar gehörigen Glieder regelmäßig von ungleicher Größe sind.

Die Mesenterialfilamente der Aktiniarien gliedern sich wie die der Zoantharien (S. III. e 47) in ein oral gelegenes Anokraspedon und ein

aboral gelegenes Katokraspedon. Übrigens sind nur die Mesenterien der höchstentwickelten Seeanemonen mit Flimmerstreifen ausgerüstet; den primitiven Typen fehlen sie. Diese stimmen also im Bau ihrer als

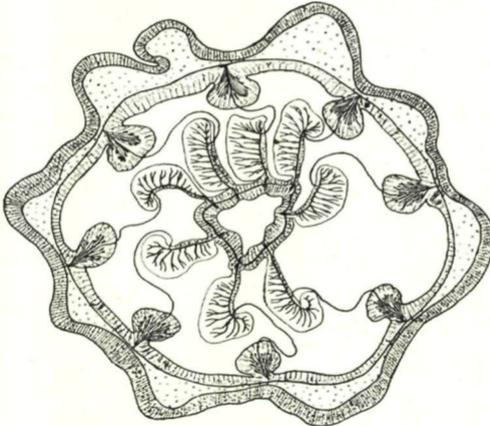


Fig. 95. Querschnitt durch die Schlundrohrregion von *Milne-Edwardia lovéni*. Man sieht 8 vollständige Mesenterien mit kräftig entwickelten Retraktoren. Auch die Parietalmuskeln treten deutlich hervor. — Nach O. CARLGRÉN (1893).

Isokraspedon zu bezeichnenden Filamente (s. S. III. e 64) mit den Steinkorallen überein. Bei *Ptychodactis* tragen die Filamente aller unvollständigen Mesenterien eigentümliche trichterförmige Bildungen, deren Bedeutung unklar ist. Am Grunde der Mesenterien entspringen bei manchen Formen fadenförmige, oft bunt gefärbte Nesselfäden (Akontien), die auf äußere Reize entweder durch die Mundöffnung (Fig. 96) oder durch Zinkliden ausgestoßen werden. Wie schon (S. III. e 127) erwähnt wurde, sind die Zinkliden offenbar erst sekundär zu Auswurfsöffnungen für die Akontien geworden. Wie es Akontienträger gibt, die keine Zinkliden besitzen, so kennen wir auch Seeanemonen, die zwar Zinkliden, aber keine Akontien aufweisen.

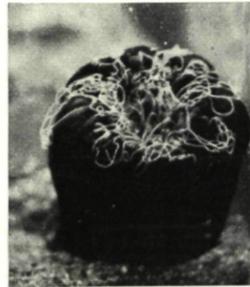


Fig. 96. Seenelke (*Metridium senile*), stark gereizt. Das Tier hat die Organe des oralen Körperpols kontrahiert und die Akontien ausgeworfen. (G. GRIMPE, phot. im Zoo Leipzig). Original.

Nach den Beziehungen der Mesenterien zum Schlundrohr pflegt man vollständige und unvollständige Mesenterien zu unterscheiden (S. III. e 140). Morphologisch besser begründet ist die Einteilung in Eury- und Stenomesenterien, die auch für die Klassifikation von Bedeutung ist. Eurymesenterien sind vollständige, fertile Mesenterien mit

wohlentwickelten Retraktoren und einem Filament; Stenomesenterien sind unvollständige, sterile Mesenterien, die außer den Parietobasilmuskeln keine Muskeln besitzen und auch des Filaments entbehren (vgl. hierzu S. III. e 39). Daß die Begriffe „vollständiges Mesenterium“ und „Eurymesenterium“ sich nicht decken, geht schon aus der Tatsache hervor, daß es vollständige Mesenterien gibt, die steril sind. Selbstverständlich sind auch die Fachausdrücke „unvollständiges Mesenterium“ und „Stenomesenterium“ nicht identisch, da ja auch unvollständige Mesenterien Gonaden tragen können.

7. Geschlechtsorgane. — Die Gonaden der Seeanemonen liegen an muskelschwachen Stellen der Mesenterien zwischen dem Retraktor und dem Filament (Fig. 97). Im reifen Zustande sind sie von einer dünnen mesogläalen Hülle umgeben; doch beweist die Embryologie ihre entodermale Entstehung. Nicht alle Mesenterien sind mit Geschlechtsorganen ausgestattet. Die Richtungs- mesenterien und die Mesenterien höchster Ordnung sind gewöhnlich steril. Häufig treten die Gonaden erst von den Mesenterien des zweiten Zyklus an auf (Fig. 98). Wenn auch die Mehrzahl der Aktinien getrenntgeschlechtlich ist, so ist

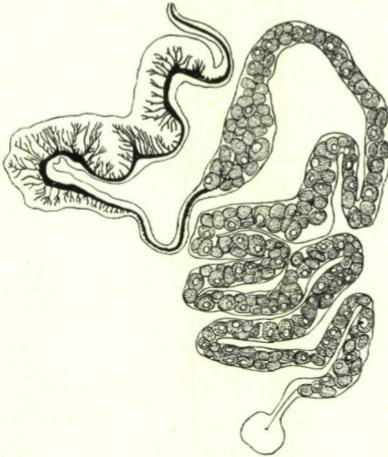


Fig. 97.  
Querschnitt durch ein fertiles Mesenterium von *Metridium senile*. Links oben die quer durchschnittene Muskelfahne des Retraktors, rechts daneben das in Falten gelegte Ovarium, unten das Mesenterialfilament. — Nach F. PAX (1920).

Hermaphroditismus unter ihnen doch keineswegs selten. Meist treten bei zwittrigen Seeanemonen Hoden und Eierstöcke auf denselben Mesenterien auf.

### Vorkommen

1. Örtlichkeit (Biotop). — Im Gegensatz zu den *Ceriantharia*, die nur auf weichem Grunde vorkommen (S. III. e 12), und den *Madreporaria*, die meist an harte Böden gebunden sind (S. III. e 67), zeigen die *Actiniaria* in bezug auf die Wahl der von ihnen besiedelten Biotope kein einheitliches Verhalten. Alle Seeanemonen mit einer wohl entwickelten Fußscheibe bedürfen einer festen Unterlage. So bezeichnen Felsen und größere Steine, seltener Buhnen und Pfähle die Standorte, an denen sich die Pferdeaktinie ansiedelt. *Tealia felina* stellt ähnliche Ansprüche an ihren Wohnraum. „Die klippenreiche Westseite von Helgoland bildet bei tiefster Ebbe das ergiebige Revier. Hier sitzt sie zwischen den Wurzeln der großen Laminarien oder in den Spalten des zerklüfteten Bodens oder auch bedeckt vom sogenannten

*Polygordius*-Grunde, einem aus Sand, kleinen Steinchen und Muschelfragmenten bestehenden Material“ (Tier- und Pflanzenleben der Nordsee, 2. Liefg., p. 13; 1922).

Auch die Seenelke siedelt sich stets auf festem Untergrunde an; doch wäre es falsch, sie etwa der Gruppe der Felsbewohner zuzurechnen. Ebenso häufig wie auf Steinen findet man sie auf Austernschalen, dem Panzer eines Taschenkrebses oder dem derben Thallus einer Laminarie. Im Aquarium der Zoologischen Station Büsum sah PAX (1920) eine Holzkiste, die man wenige Tage vorher aus dem Meere aufgefischt hatte und die einen reichlichen Besatz von Seenelken aufwies. Ein ähnliches Präparat wird im Nordseemuseum in Helgoland aufbewahrt: ein Stück Kork, das die Flut an den Strand warf und das einen dichten Überzug von *Metridium senile* trägt. Selbst alte Schuhe und ähnliche Abfälle werden von der euryöken Seenelke nicht verschmäht. In der Kieler Bucht sind *Tealia felina* und *Metridium senile* nach REMANE (Wiss. Meeresuntersuch.,

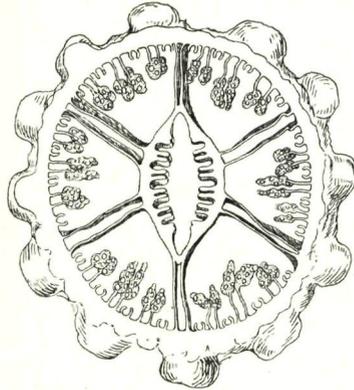


Fig. 98.  
Querschnitt durch ein geschlechtsreifes  
Weibchen von *Hormathia digitata*.  
Nach F. PAX (1928).

[Abt. Kiel], **21**, p. 163 ff.; 1933) überwiegend im Phytal und nur zum Teil auf Festkörpern der Schlammregion anzutreffen. Ein von *Actinothoe anguicomma* mit Vorliebe gewählter Standort sind nach MÜLLEGGER (1921) die von den Fischdampfern über Bord geworfenen Kohlen-schlacken. Als Beispiele von Nordsee-Aktinien, die in reinem oder mit Sand vermischtem Schlick grabend leben, seien die Arten der Gattung *Edwardsia*, *Halcampa chrysanthellum* und *Peachia hastata* (Fig. 61) genannt.

Auf die Unterschiede in der Besiedlungsform der der Strandbrandung ausgesetzten Küstenstreifen und der Hafenbojen hat KRUMBACH (1917, p. 123) aufmerksam gemacht: „Körper, die so wie Bojen und Schiffe verankert sind, nehmen bis zu einem gewissen Grade an der Orbitalbewegung der freien Windwellen teil und erleiden im übrigen nur eine leise Klippenbrandung.“ Unter den Bewohnern der Bojen in der Adria nennt KRUMBACH die Gattung *Aiptasia*, die in der Nordsee nicht vorkommt. Die Seetonnen der Elbmündung fand KIRCHENPAUER (Abh. naturwiss. Ver. Hamburg, 1862, p. 10) mit *Actinia equina* besetzt. Die Feuerschiffe der Elbmündung hat *Metridium senile* besiedelt (vgl. hierzu auch S. III. e 197).

Bezüglich des Biotopwechsels, den *Anemonia sulcata* in manchen Teilen ihres Verbreitungsgebietes anscheinend regelmäßig vollzieht, vgl. S. III. e 194.

2. **Salzgehalt.** — Der Salzgehalt des Meerwassers ist zwar von erheblichem Einfluß auf die geographische Verbreitung der Aktinien; doch sind die Seeanemonen gegen eine Verminderung der Salinität weniger empfindlich, als von den meisten Zoologen angenommen wird. Das beweist schon ihr Vorkommen im Schwarzen und im Asowschen Meer (vgl. hierzu PAX; in: Mitt. Kgl. Naturwiss. Inst. Sofia, 19; 1936). Auch in der salzarmen Ostsee sind Aktinien heimisch. In der Kieler Bucht leben *Halcompa duodecimcirrata*, *Tealia felina*, *Metridium senile* und *Actinothoë viduata*, in der Zuiderzee kam früher *Tealia felina* vor, die auch, ebenso wie *Metridium senile*, manche Ästuarien der englischen Küste besiedelt hat. MÜLLEGER (Schrift. Zool. Stat. Büsum, 1. 5, p. 6; 1920) berichtet von einer Pferdeaktinie, die bei der Entleerung eines Aquariums übersehen worden war. Obwohl das Gefäß etwa 2 Mon. im Garten stand und sich in dieser Zeit bis zur Hälfte mit Regenwasser füllte, hat das Tier zusammen mit 3 oder 4 Jungen diese weitgehende Aussüßung seines Lebensraumes ohne sichtbare Schädigung überstanden. Auch CZERMAK (Blätt. f. Aquar. u. Terrarkde., 20, p. 545; 1909) hat die Erfahrung gemacht, daß *Actinia equina* eine starke Herabsetzung des Salzgehaltes gut verträgt. Das gleiche berichtet LAMBERT (Proc. Zool. Soc. London, 1930, p. 801—808) von den Pferdeaktinien der Themsemündung und PERCIVAL (Jl. mar. Biol. Assoc. Plymouth, 16, p. 81 ff.; 1929) von denjenigen der Ästuarien von Tamar und Lynher. Nach PASPALEFF (Ann. Univ. Sofia, 1933, p. 14) bevorzugt *Actinia equina* an der bulgarischen Küste geradezu Standorte, an denen Süßwasser zufließt. Bei Fusina (Lagune von Venedig) lebt die Art nach RIZZI (Ric. Lagunari, no. 5 [ser. biol.], p. 17; 1906) „non lontano dallo sbocco di canali d'acqua dolce“. PAX ist es gelungen, Aktinien in einem Wasser zu halten, dessen Salzgehalt nur noch  $4^0/_{\infty}$  betrug. Einige Arten, so besonders *Cereus pedunculatus*, haben diesen Aussüßungsprozeß nicht überstanden; andere, zu denen auch die Pferdeaktinie gehörte, haben monatelang in dem brackigen Wasser gelebt. Allerdings war der Aufenthalt in diesem salzarmen Milieu auch für sie mit Störungen des Stoffwechsels und einem Ausfall der Fortpflanzungstätigkeit verbunden. Demgegenüber berichtet neuerdings T. A. STEPHENSON (1935, p. 120), daß man in London *Actinia equina* jahrelang in Wasser von sehr geringer Salinität ohne die geringste sichtbare Schädigung gehalten habe. Als Brackwasserbewohner sind im allgemeinen wohl auch die beiden *Diadumenidae* anzusprechen: *Diadumene luciae* (S. III. e 105) und *Farsonia cincta* (S. III. e 106) sowie die bisher nur von der Insel Wight bekannt gewordene *Nematostella vectensis* (S. III. e 92). Im übrigen sei bezüglich der Brackwasser-Aktinien auf S. III. e 149 und 192 sowie auf die S. III. e 214 genannten Schriften verwiesen.

3. **Temperatur.** — Die Empfindlichkeit der Aktinien gegen Temperaturschwankungen ist recht verschieden. Ausgesprochen eurytherm scheint *Anemonia sulcata* zu sein. Nach KRUMBACHS Beobachtungen bei Rovigno d'Istria „rückt sie zuweilen so hoch in die Ebbe-Flut-Zone hinein, daß sie bei Ebbe trocken liegt, und es scheint ihr dann nichts zu machen, ob die heiße Sommersonne auf sie niederstrahlt

oder Bora mit sieben Grad Kälte über sie hinwegbläst“. *Metridium senile* und *Diadumene luciae* können einfrieren, ohne dauernd geschädigt zu werden (vgl. hierzu S. III. e 196). Dagegen scheint *Tealia felina* gegen Temperaturschwankungen recht empfindlich zu sein. An der englischen Küste fand GOSSE einmal nach anhaltendem, strengem Frost den Strand mit toten oder sterbenden Exemplaren bedeckt, die von der Flut angespült waren. Auch *Actinia equina* scheint einer Herabsetzung der optimalen Temperatur rascher zu erliegen, als man nach ihrer weiten Verbreitung, die sich vom Barentsmeer bis in den Golf von Guinea erstreckt, annehmen sollte. Wie nach ZERNOV im Winter 1910/11 in der Bucht von Ssewastopol alle *Actinia equina* erfroren, so stellte BORCEA in dem strengen Winter 1928/29 in der Umgebung von Agigea bei zahlreichen Pferdeaktinien den Eintritt des Kältetodes fest (Ann. scientif. Univ. Jassy, 16, p. 756; 1931). In den Kreisen der Aquarienliebhaber gelten 8° bis 24° C als die Grenzen, innerhalb deren Nordsee-Aktinien gut gedeihen. Etwa 36° C bezeichnen die maximale Temperatur, bei der einige tropische Aktinien noch zu leben vermögen; 38° bis 43° C können, wie Experimente ergeben haben, auch von den Bewohnern warmer Meere nur vorübergehend ertragen werden.

4. Gezeiten. — Daß *Actinia equina* ein mehrstündiges Verweilen an der Luft gut übersteht, ist allgemein bekannt. In Norddeich sah MÜLLEGGER (Schrift. Zool. Stat. Büsum, Nr. 2, p. 75; 1921) große Kolonien von *Metridium senile*, die bei Ebbe 1 m über dem Wasserspiegel an den Pfählen der Hafemole hingen. In Büsum findet man nur kleine bis mittelgroße Exemplare oberhalb der Linie des Niedrigwassers; die Standorte großer Individuen liegen dort immer in beträchtlicher Tiefe.

5. Einwirkung von Abwässern. — WILHELMI gebührt das Verdienst, als erster darauf hingewiesen zu haben, daß es unter den Aktinien einige Arten gibt, die in leicht bis mäßig verunreinigtem Wasser ihre bevorzugten Standorte haben und daher bei einer biologischen Analyse des Meerwassers als Indikatoren bestimmter Grade von Verschmutzung verwendet werden können. Als oligosaprob betrachtet er (Mitt. Kgl. Prüfungsanst. f. Wasserversorgung u. Abwässerbeseitig., Heft 16, p. 123 ff.; 1912) *Actinia equina* und *A. cari*, als gleichfalls noch oligosaprob, aber sich den schwach mesosaprogen Organismen bereits nähernd *Condylactis aurantiaca*, *Anemonia sulcata*, *Cereus pedunculatus* und *Adamsia palliata*. Die Pferdeaktinie zeigt offenbar nicht in allen Teilen ihres Verbreitungsgebietes das gleiche Verhalten. So lebt *Actinia equina* nach PAX in einer verschmutzten Bucht am Kap Galata (südlich von Varna) an Standorten, an denen der Geruch von Schwefelwasserstoff deutlich wahrzunehmen ist, und in Venedig trifft man die Art in den durch Abwässer stark verunreinigten Kanälen der inneren Stadt. Ausgesprochen mesosaprob scheint nach den Beobachtungen von PAX *Bunodactis verrucosa* zu sein, die im innersten Teile des Hafens von Rovigno d'Istria gedeiht, wo die Bewohner ihre häuslichen Abwässer ins Meer schütten und auch die Fischer ihre Ab-

fälle versenken. Das gleiche Verhalten gegen Abwässer zeigt *Diadumene luciae*, die PAX in beträchtlicher Zahl in unmittelbarer Nachbarschaft des stark verschmutzten Industriefahens (Porto di Marghèra) von Venedig fand. Die Tiere leben dort wenige *m* von der Stelle entfernt, an der sich Abwässer in die Lagune ergießen (vgl. hierzu S. III. e 191). Der Gruppe der mesosaproben Aktinien ist auch *Metridium senile* zuzurechnen. „Loves sheltered position and polluted water“, schreibt GISLÉN (Kristinebergs Zool. Stat. Uppsala 1930, p. 335) auf Grund seiner Erfahrungen im Gullmarfjord. In noch höherem Maße gilt diese Kennzeichnung für die von RAWLINSON (1934) beschriebene Zwergrasse der Seenelke des River Mersey. „The water here“, so schreibt die Verfasserin, „is brackish and particularly foul because of the abundance of silt, the presence of an oil jetty, and a sewer in the vicinity. Often, when collecting, the water was seen to be covered with a film of oil.“ Auch *Sagartia troglodytes* findet man bisweilen in einem „very foul black mud“ (T. A. STEPHENSON 1935, p. 340). Bezüglich der Färbung von Schmutzwassertieren sei auf S. III. e 191 verwiesen.

6. Horizontale Verbreitung. — Die Aktinienfauna der Nord- und Ostsee wird vor allem durch ein negatives Merkmal gekennzeichnet: Das Fehlen südlicher Formen, deren äußerste Vorposten wir heutzutage an der N-Küste Frankreichs und an der S-Küste Englands antreffen. Die Zahl der mediterranen Arten, die im Englischen Kanal die N-Grenze ihrer Verbreitung finden, ist erstaunlich groß. Als Beispiele nennen wir *Edwardsia callimorpha*, *Ilyanthus mitchellii*, *Anthopleura ballii*, *Anemonia sulcata*, *Aiptasia couchii*, *Amphianthus dohrni*, *Corynactis viridis* und *Aureliania heterocera*. Es fällt schwer zu glauben, daß diese Arten, die noch in der Gegend von Plymouth freudig gedeihen, schon bei Dover nicht mehr die erforderlichen Existenzbedingungen finden sollten. Nach dem, was wir über ihre Haltung im Aquarium wissen, können wir mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit annehmen, daß eine künstliche Verpflanzung in die südliche Nordsee mindestens bei einem Teil von ihnen zu einer dauernden Einbürgerung führen würde. Dies bedeutet, daß das Fehlen jener Arten in der Nordsee nicht ökologisch, sondern historisch zu erklären ist. Nicht klimatische oder hydrographische Schranken hindern in der Gegenwart die Einwanderung mediterraner Arten in den Englischen Kanal; sondern bis in die jüngste geologische Vergangenheit muß dort eine Barriere bestanden haben, die ihre Ausbreitung nach N unmöglich machte. EKMAN (S. I. b 4) hat dargelegt, daß noch in spätglazialer Zeit fast die ganze Nordsee S einer Linie von Scarborough bis Skagen Festland war. England hing damals mit dem europäischen Kontinent zusammen. Die Wasserstraße, die heutzutage südlichen Einwanderern den Weg nach N öffnet, besteht also erst verhältnismäßig kurze Zeit. Die Erinnerung an jene Epoche, in der sie noch nicht vorhanden war, lebt unverkennbar in der Aktinienfauna der Gegenwart fort.

Aus dieser Feststellung darf man jedoch nicht den Schluß ziehen, daß zwischen der Fauna der Nordsee und derjenigen des Mittelmeers gar keine Beziehungen beständen; vielmehr kennen wir eine beträcht-

liche Anzahl Arten, die ein gemeinsamer Besitz beider Meere sind. Unter ihnen werden wir *Gonactinia prolifera*, *Eloactis mazeli*, *Peachia hastata* und *Sagartia troglodytes* gewiß nicht als Zeugen für das Auftreten eines südlichen Faunenelements in der Nordsee anführen können. Eher wird man geneigt sein, sie als boreale Formen anzusprechen, die

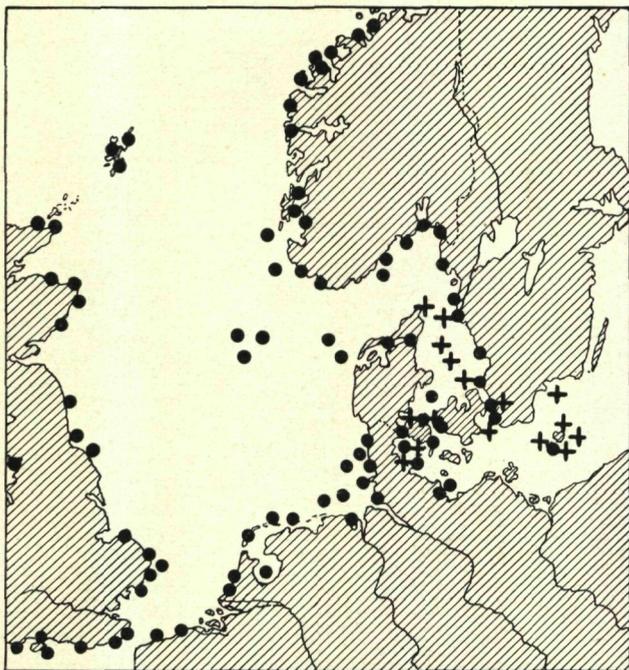


Fig. 99. Verbreitung von *Halcapma duodecimcirrata* + und *Tealia felina* ● in Nord- und Ostsee. — Original.

in einer kühleren Klimaphase im Mittelmeer festen Fuß gefaßt haben. *Actinia equina*, die von der Murmanküste bis in den Golf von Guinea verbreitet ist, deren Areal also sowohl die Nordsee als auch das Mittelmeer umfaßt, werden wir zweckmäßigerweise ebenso aus diesen Erörterungen ausschalten wie etwa *Anthopleura thallia*. Beide Arten sind möglicherweise viel weiter verbreitet, als wir nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse annehmen. Als unzweifelhafte Vorposten des mediterranen Faunenelements erscheinen in der südlichen Nordsee *Bunodactis verrucosa*, *Hormathia coronata*, *Calliactis parasitica* und *Cereus pedunculatus*.

Noch auf einem anderen Wege haben Seeanemonen südlicher Herkunft Teile der Nordsee besiedelt. Aufschluß hierüber gibt uns die Verbreitung von *Adamsia palliata* (Fig. 100). Ganz offenkundig ist diese

Art durch die Strömung zwischen den Orkneys und den Shetlands in die Nordsee geführt worden, wo es ihr aber bisher nicht gelungen ist, ein größeres Areal zu besiedeln. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Temperaturerhöhung des Meerwassers während der postglazialen Wärmezeit den Anstoß zur Einwanderung lusitanischer und mediterraner Typen in die südliche Nordsee gegeben hat. Trotzdem wird man diese wärmeliebenden Seeanemonen nicht als Relikte der *Littorina*-Zeit bezeichnen dürfen. Mit Recht betont EKMAN (S. I. b 16), daß nur solche Arten als Relikte gedeutet werden dürfen, die unter den Verhältnissen der Gegenwart ihre jetzigen Standorte nicht hätten erreichen können, deren Vorhandensein sich also nur aus einem Wechsel der Lebensbedingungen erklären läßt. Erste Vorbedingung einer Reliktenhypothese ist also der Nachweis, daß eine Art in einem bestimmten Gebiet isoliert von ihrem Hauptareal lebt. Läßt sich eine  $\pm$  kontinuierliche, wenn auch individuenarme Verbreitung nachweisen, so liegt offenbar die Möglichkeit einer in der Gegenwart erfolgten Besiedlung vor. Da sich die Areale von *Bunodactis verrucosa*, *Hormathia coronata*, *Calliactis parasitica* und *Cereus pedunculatus* vom Mittelmeer bis in die südliche Nordsee erstrecken, genügen sie nicht der Bedingung, die wir mit EKMAN an echte Relikte stellen müssen.

An den Shetlands treffen die äußersten Vorposten eines südlichen Faunenelements auf vereinzelte arktische Typen, wie etwa *Achthelmis intestinalis*. Die Mehrzahl der nordischen Einwanderer ist jedoch nicht von NW in unser Gebiet gelangt, sondern hat, der Norwegischen Rinne folgend, von NO her die Nordsee besiedelt. Zweifellos gelangten auf diesem Wege *Actinostola abyssorum* bis in die Breite von Bergen, *Sideractis glacialis* in den Hardangerfjord und *Paraedwardsia arenaria* in das Skagerak. Die gleiche Einwanderungsstraße führte *Protanthea simplex* und *Actinostola callosa* in das Kattegat, *Hormathia digitata* in den Sund und die nordische *Stomphia coccinea* bis in die Dänische Beltsee. Es ist durchaus möglich, daß die Invasion nordischer Seeanemonen eine biologische Folge der Eiszeit ist. Trotzdem wäre es nicht gerechtfertigt, jene Arten als glaziale Relikte zu betrachten. Ihr Areal erstreckt sich  $\pm$  kontinuierlich vom Polargebiet bis in die Nordsee, und die Möglichkeit einer Einwanderung ist unzweifelhaft auch unter den klimatischen und hydrographischen Bedingungen der Gegenwart gegeben. Die einzige Art, für die man einen glazialen Ursprung annehmen könnte, ist *Limnactinia laevis*. Sie lebt heutzutage, durch einen weiten Zwischenraum von ihren Artgenossen in Finnmarken getrennt, in der Tiefe des Kattegats. Immerhin ist auch in diesem Falle Zurückhaltung geboten, da es sich um eine Species handelt, über deren Verbreitung wir noch nicht viel wissen.

Über die Besiedlung von Skagerak, Kattegat und Ostsee mit Seeanemonen gibt folgende Tabelle Auskunft, die sich in der Benennung der einzelnen Teile des Baltischen Meeres an EKMAN<sup>18)</sup> anschließt:

<sup>18)</sup> Vergl. hierzu S. EKMAN: Vorschlag zu einer naturwissenschaftlichen Einteilung und Terminologie des Baltischen Meeres; in: Internat. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 25, p. 161—183; 1931.

| Species                         | Skagerak | Kattegat | Sund | Dänische Beltsee | Deutsche Beltsee | Arkona-Becken | Bornholm-Becken |
|---------------------------------|----------|----------|------|------------------|------------------|---------------|-----------------|
| <i>Actinia equina</i>           | -        | -        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Edwardsia andresi</i>        | +        | -        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Paraedwardsia arenaria</i>   | +        | -        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Protanthea simplex</i>       | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Gonactinia prolifera</i>     | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Limnactinia laevis</i>       | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Edwardsia longicornis</i>    | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>E. tuberculata</i>           | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>E. pallida</i>               | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Milne-Edwardsia lovéni</i>   | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Peachia hastata</i>          | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Halcampoides purpurea</i>    | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Actinostola callosa</i>      | +        | +        | -    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Bolocera tuediae</i>         | +        | +        | +    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Hornathia digitata</i>       | +        | +        | +    | -                | -                | -             | -               |
| <i>Stomphia cocinea</i>         | +        | +        | +    | +                | -                | -             | -               |
| <i>Edwardsia danica</i>         | +        | +        | +    | +                | -                | -             | -               |
| <i>Tealia felina</i>            | +        | +        | +    | +                | +                | -             | -               |
| <i>Metridium senile</i>         | +        | +        | +    | +                | +                | -             | -               |
| <i>Actinothoe viduata</i>       | +        | +        | +    | +                | +                | -             | -               |
| <i>Halcampa duodecimcirrata</i> | +        | +        | +    | +                | +                | +             | +               |

Eine der auffälligsten Erscheinungen in der Aktinienfauna der Nord- und Ostsee ist die Tatsache, daß *Actinia equina* (Fig. 100) schon im Skagerak fehlt: eine Art, die von der Murmanküste bis in den Golf von Guinea verbreitet, sicherlich also nicht an eine bestimmte Temperatur des Meerwassers gebunden ist, die das Brackwasser keineswegs scheut, ja in manchen Teilen ihres Verbreitungsgebietes sogar eine gewisse Vorliebe für salzarmes Wasser bekundet (S. III. e 144). Vergeblich suchen wir nach einem ökologischen Faktor, der die Einwanderung der Pferdeaktinie in die Ostsee verhindert haben könnte. Offenbar hat in der Vorzeit dort eine Sperre bestanden, die eine Invasion von *Actinia equina* unmöglich machte, und vermutlich war der Zeitraum, der seit dem Verschwinden dieser Schranke verstrichen ist, zu kurz, als daß bisher eine Änderung hätte eintreten können. Skagerak und Kattegat gleichen einander in bezug auf die Zusammensetzung ihrer Aktinienfauna außerordentlich, aber schon im Sund sinkt die Zahl der Seeanemonen auf etwa die Hälfte herab. Dort beginnt sich also die rasche Abnahme der Anthozoen in west-östlicher Richtung, auf die kürzlich erst wieder REMANE (Verh. Deutsch. Zool. Ges., **36**, p. 35; 1934) aufmerksam gemacht hat, bereits in erheblichem Umfange bemerkbar zu machen. In der Dänischen Beltsee leben noch 6, in der deutschen 4 Arten. Wenn BRANDT (Verh. Deutsch. Zool. Ges., **8**, p. 19; 1897) angibt, daß O der Darsser Schwelle Aktinien fehlen, so ist dies unter der Voraussetzung zutreffend, daß man nur den südlichen Teil des Arkonabeckens ins Auge faßt. Dort kommen in der Tat keine Seeanemonen vor, wie auch die Untersuchungen SEIFERTS über die Bodenfauna der Gewässer um Hiddensee (Mitt. naturwiss. Ver. Neuvorpommern, **60**, p. 36 ff.; 1933) gezeigt haben. Im nördlichen Teile des Ar-

konabeckens finden wir dagegen *Halcampa duodecimcirrata*, deren Areal auch auf das Bornholmbecken übergreift (Fig. 99). Im Baltischen Zentralbecken gibt es ebensowenig Aktinien wie im Rigaischen, Finnischen und Bottnischen Busen.

Die Zahl der Arten, die  $\pm$  gleichmäßig über den größten Teil der Nordsee und die westliche Ostsee verbreitet sind, ist erstaunlich gering.

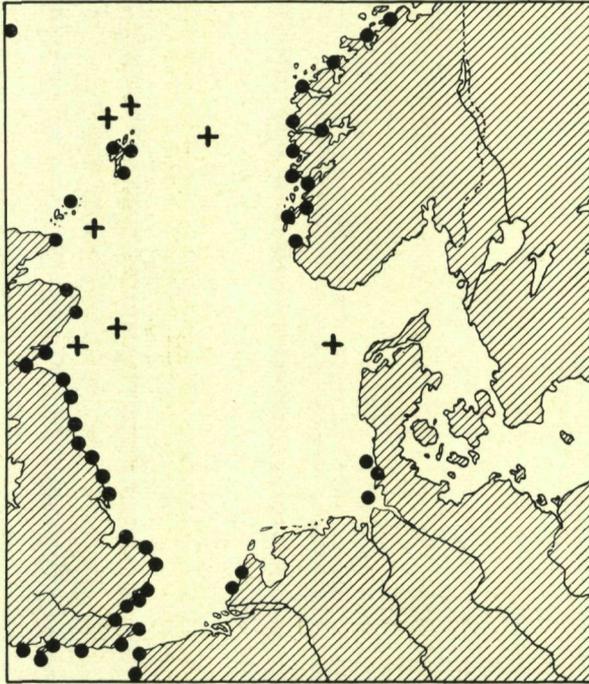


Fig. 100. Verbreitung von *Actinia equina* ● und *Adamsia palliata* + in der Nordsee. Original.

Zu ihnen gehören *Bolocera tuediae*, *Hormathia digitata*, *Stomphia coccinea*, *Tealia felina*, *Metridium senile* und mit einer gewissen Einschränkung auch *Actinia equina*. Dies sind die Leitformen der Nordseefauna.

Wesentlich länger ist die Liste der Endemismen, die nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse in ihrer Verbreitung auf die Nordsee und ihre Nachbargebiete beschränkt sind. Diese Liste umfaßt folgende als Charaktertiere der Nordsee zu bezeichnende Arten: *Prothantha simplex*, *Edwardsia longicornis*, *E. pallida*, *E. danica*, *Peachia boekii*, *Farsonia cincta*, *Phellia gausapata*, *Actinothoë viduata* und *Kodioides borleyi*.

7. Vertikale Verbreitung. — Über die Tiefenverbreitung der einzelnen Arten sind bereits im systematischen Teile (S. III. e 87 ff.) Angaben gemacht worden. Wir können uns daher hier auf einige Bemerkungen beschränken. Unter Fortlassung aller Species, über deren vertikale Verbreitung keine oder nur lückenhafte Mitteilungen veröffentlicht wurden, ergibt sich für die Seeanemonen der Nord- und Ostsee folgendes Bild der Tiefengliederung:

| Species                     |              |         |                |                 | Species                       |              |         |                |                 |
|-----------------------------|--------------|---------|----------------|-----------------|-------------------------------|--------------|---------|----------------|-----------------|
|                             | Gezeitenzone | Litoral | Küstenabbyssal | Hochseeabbyssal |                               | Gezeitenzone | Litoral | Küstenabbyssal | Hochseeabbyssal |
| <i>Actinia equina</i>       | +            | —       | —              | —               | <i>Hormathia coronata</i>     | —            | +       | —              | —               |
| <i>Anthopleura thallia</i>  | +            | —       | —              | —               | <i>Protanthea simplex</i>     | —            | +       | +              | —               |
| <i>Diadumene luciae</i>     | +            | —       | —              | —               | <i>Edwardia tuberculata</i>   | —            | +       | +              | —               |
| <i>Farsonia cincta</i>      | +            | —       | —              | —               | <i>E. andresi</i>             | —            | +       | +              | —               |
| <i>Peachia hastata</i>      | +            | +       | —              | —               | <i>Milne-Edwardia lovéni</i>  | —            | +       | +              | —               |
| <i>Halcampa</i>             |              |         |                |                 | <i>Paraedwardsia arenaria</i> | —            | +       | +              | —               |
| <i>chrysanthellum</i>       | +            | +       | —              | —               | <i>Peachia boeckii</i>        | —            | +       | +              | —               |
| <i>Anthopleura ballii</i>   | +            | +       | —              | —               | <i>Eloactis mazelii</i>       | —            | +       | +              | —               |
| <i>Bunodactis verrucosa</i> | +            | +       | —              | —               | <i>Hormathia digitata</i>     | —            | +       | +              | —               |
| <i>Metridium senile</i>     | +            | +       | —              | —               | <i>Actinauge richardi</i>     | —            | +       | +              | —               |
| <i>Gonactinia prolifera</i> | —            | +       | —              | —               | <i>Stomphia coccinea</i>      | —            | +       | +              | —               |
| <i>Edwardia pallida</i>     | —            | +       | —              | —               | <i>Parascygonis sarsii</i>    | —            | +       | +              | —               |
| <i>E. damica</i>            | —            | +       | —              | —               | <i>Sideractis glacialis</i>   | —            | +       | +              | —               |
| <i>Paraedwardsia sarsii</i> | —            | +       | —              | —               | <i>Tealia felina</i>          | +            | +       | +              | —               |
| <i>Limnactinia laevis</i>   | —            | +       | —              | —               | <i>Actinostola callosa</i>    | —            | +       | +              | +               |
| <i>Halcampa</i>             |              |         |                |                 | <i>A. abyssorum</i>           | —            | +       | +              | +               |
| <i>duodecimcirrata</i>      | —            | +       | —              | —               | <i>Bolocera tuediae</i>       | +            | +       | +              | +               |

Nur wenige Arten sind demnach im wesentlichen auf die Gezeitenzone beschränkt: *Actinia equina*, *Anthopleura thallia*, *Diadumene luciae*, *Farsonia cincta*. Die Mehrzahl der in der Tidenregion anzutreffenden Species kommt auch im tieferen Wasser der Flachsee vor, so vor allem *Peachia hastata*, *Halcampa chrysanthellum*, *Anthopleura ballii*, *Bunodactis verrucosa* und *Metridium senile*. Sehr beträchtlich ist die Zahl der Formen, die als typische Bewohner der Schelfsee anzusprechen sind; ein Teil von ihnen hat auch das benachbarte Küstenabbyssal besiedelt. Vertreter dieser Gruppen finden wir vor allem in der Norwegischen Rinne und in den großen Tiefen des Skageraks. Ausgesprochen eurybath sind *Tealia felina*, die von der Gezeitenzone bis ins Küstenabbyssal hinabsteigt, sowie *Actinostola callosa*, *A. abyssorum* und *Bolocera tuediae*, die außerhalb der Nordsee auch das Hochseeabbyssal bewohnen.

**Bewegung** Dem Zilienkleid der Seeanemonen fällt nur während des Larvenlebens eine lokomotorische Funktion zu. Bei den erwachsenen Formen spielt die Flimmerbewegung eine wichtige Rolle für die Einführung der Nahrung wie für die Entfernung unverdauter Nahrungsreste aus der Gastralhöhle (vgl. S. III. e 157 ff.).

Im Gegensatz zu den Antipatharien, Zoantharien und Madreporarien gibt es unter den Aktiniarien keine auf dem Untergrunde festgewachsene Formen. Innerhalb bescheidener Grenzen kommt also allen See-

anemonen die Fähigkeit der Ortsbewegung zu. Es sind ausgesprochen halbsessile Tiere. REMANE (Wiss. Meeresunters., [Abt. Kiel], 21, p. 163; 1933) versteht „darunter alle Tiere, die durch eine Haftfläche, durch Spinn- und Klammerorgane oder durch eine Wohnröhre längere Zeit an einen Ort gebunden sind, in dieser Lage Nahrung aufnehmen, ohne vorher die Nahrung durch Ortsbewegung aufgesucht zu haben. Im Gegensatz zu den sessilen Tieren haben die halbsessilen noch die Fähigkeit zu freier Ortsbewegung, betätigen diese aber nur als Fluchtreaktion“. Unter den Aktinien gibt es eine ganze Reihe sesshafter Arten, die von ihrem Lokomotionsvermögen kaum jemals Gebrauch machen. Dies gilt nicht nur für gewisse stichodaktyline Aktiniarien der Tropen, bei denen durch Aggregation Komplexe von 100 und mehr Individuen entstehen können, sondern auch in unseren Breiten für die meisten Bewohner des tiefen Wassers sowie die grabenden Formen. Andere Arten sind wiederum wanderlustiger. Als Beispiel einer Seeanemone mit besonders gut entwickeltem Lokomotionsvermögen sei *Actinothoë sphyrodeta* genannt.

Bei der normalen Kriechbewegung der Aktinien auf einer festen Unterlage handelt es sich um ein Abheben, Dehnen und Senken streifenförmiger Teile der Fußscheibe. Auf diese Weise kommt eine Art Wellenbewegung zustande, ähnlich der, die man auf der Fußsohle kriechender Schnecken wahrnimmt. Um die 4 mm breite Fußscheibe einer *Sagartia* zu durchlaufen, braucht eine Kontraktionswelle durchschnittlich 1.65 min, und mit jeder Welle rückt das Tier 1.2 mm vorwärts. Bei einer *Condylactis*, deren Fußscheibe einen Durchmesser von 80 mm  $\times$  130 mm aufwies, sah PARKER (1917) eine Welle in durchschnittlich 3 min die Fußscheibe überqueren; in dieser Zeit bewegte sich die Seeanemone 11.4 mm vorwärts. Die Abhebung der Fußscheibe von der Unterlage wird durch die Retraktoren der Mesenterien, vielleicht auch durch die Parietobasilar-muskeln hervorgerufen. Die Dehnung der Sohle läßt sich auf das Erschlaffen der Ring- und Basilar-muskeln, die Elastizität der Fußscheibe, die als Antagonist der Muskelkontraktion wirkt, und schließlich auf das Einpressen von Wasser in die Radialkammern der Gastralhöhle zurückführen.

Auf starke mechanische Reize antworten die Seeanemonen im allgemeinen mit einer Kontraktion in der Längsrichtung. Quetscht man aber nur den Fußscheibenrand mit einer Pinzette, so erfolgt eine Flucht-bewegung vom Reizort fort. Außer durch Reizung der Fußscheibe läßt sich diese lokomotorische Reaktion auch durch mechanische Reizung des Mauerblattes, der Tentakel oder des Peristoms hervorrufen. Die Empfindlichkeit der einzelnen Arten gegen mechanische Reize ist ziemlich verschieden. Am empfindlichsten ist *Anemonia sulcata*, weniger reizbar sind *Actinia equina* und *Sagartia troglodytes*, eine noch geringere Empfindlichkeit zeigt *Metridium senile*. — Bei Seenelken, die längere Zeit an einer Stelle gesessen und sich mit Schleim gut festgekittet haben, läßt sich durch mechanische Einwirkung überhaupt keine Ortsbewegung erzwingen. Ebenso verhält sich *Tealia felina*. Bei allen Versuchen mit mechanischen Reizen ist die Länge der Latenzzeit

bemerkenswert, die bei *Anemonia sulcata* 2 bis 5 min, bei *Actinia equina* und *Sagartia troglodytes* im Mittel 8 min beträgt. Bei gleichzeitiger Anwendung zweier mechanischer Reize erfolgt eine Kriechbewegung in der Richtung der Diagonale. Chemische Reize (Salzlösungen, Essigsäure) rufen gleichfalls ausschließlich Fluchtbewegungen hervor, die das Tier vom Reizort wegführen. Durch Betupfen mit Essigsäure gelingt es sogar, die äußerst seßhafte *Tealia felina* zur Ortsbewegung zu veranlassen. Positiv chemotaktische Kriechbewegungen lassen sich nicht einmal durch solche Nahrungsquellen auslösen, auf die die Aktinien sonst stark reagieren (Krebsfleisch, Muschelbrühe).

Über die Stundengeschwindigkeit kriechender Seeanemonen liegen nur wenige Beobachtungen vor. Nach HAUSDING (1913)

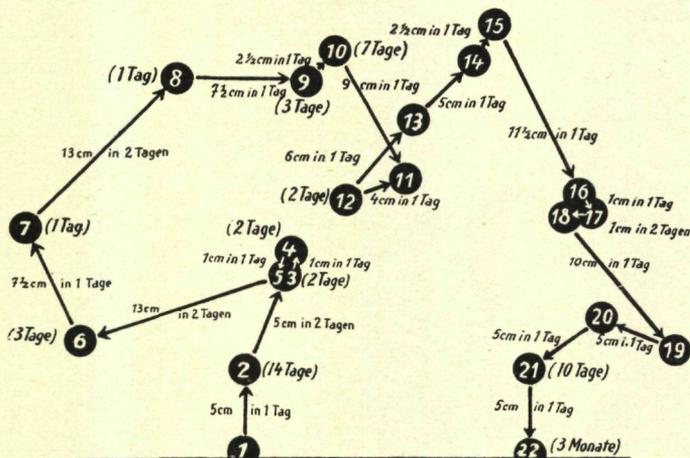


Fig. 101. Wanderung einer *Sagartia leucolena*. Die Ziffern 1 bis 22 bezeichnen die aufeinander folgenden Rastorte der Aktinie, die eingeklammerten Zeitangaben die Rastzeiten. — Nach R. C. OSBURN (1914).

legt die Seenelke der Nordsee bei lebhaftem Kriechen in der Stunde 1 cm zurück, *Sagartia davisii* nach TORREY (1904) in der gleichen Zeit mehr als 2 1/2 cm, *Actinia equina* aber nach WILLEM (1927) sogar 8.3 cm. Die oben erwähnten Messungen PARKERS ergeben für *Sagartia* eine Stundengeschwindigkeit von 4.5 cm, für *Condylactis* eine solche von 23 cm. Die Tagesleistungen wandernder Aktinien bleiben hinter diesen beobachteten Maximalgeschwindigkeiten meist erheblich zurück. So wird für *Sagartia* eine Tagesleistung von 11.5 cm, für *Metricridium* von 18 cm angegeben. *Actinia equina* sah PAX im Aquarium binnen 24 Std. gelegentlich 1/2 m zurücklegen, wenn man sie an Stellen setzte, die ihr nicht zusagten. Glasscheiben wirken auf alle Felsbewohner als ein Reiz, der die Tiere nicht eher zur Ruhe kommen läßt, bis sie nicht einen Standort von bestimmter Rauigkeit gefunden haben.

Sehr sorgfältige Aufzeichnungen über die Wanderungen<sup>19)</sup> einer Aktinie im Aquarium verdanken wir OSBURN (1914). In Fig. 101 be-

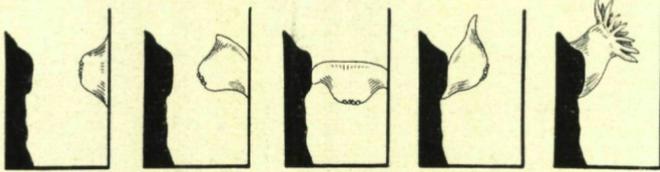


Fig. 102. Hinüberwandern einer Pferdeaktinie von einer Glasscheibe auf einen Felsen. Nach S. MÜLLEGER (1906).

zeichnen die Kreise mit den

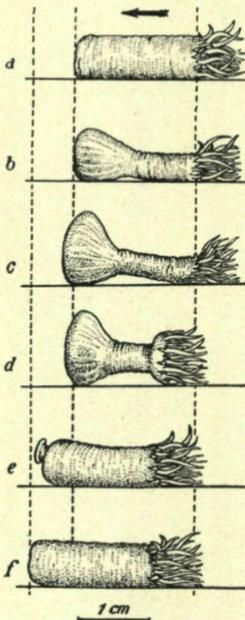


Fig. 103. Schrittweise erfolgende Kriechbewegung von *Aiptasia carnea*. Die Aktinie kriecht mit der Fußscheibe voran. — Nach A. PORTMANN (1926).

PORTMANN (1926) bei *Aiptasia* eine schrittweis erfolgende Kriechbewegung beobachtet, bei der gewisse nervöse Bahnen bevorzugt er-

zeichnen die Kreise mit den Ziffern 1 bis 22 den Standort der Aktinie, die eingeklammerten Zeitangaben die Dauer ihres jeweiligen Aufenthalts. In Kursivschrift ist die Entfernung zwischen je 2 aufeinander folgenden Raststationen in *cm* sowie die Zeit angegeben, die die Aktinie zur Zurücklegung der einzelnen Strecken benötigte. Wie MÜLLEGER (1906) beobachtete, vermag *Actinia equina* beim Hinüberwandern von einer Glasscheibe auf einen Felsen einen Zwischenraum zu überbrücken, der etwa dem Durchmesser der Fußscheibe entspricht (Fig. 102). „Geköpfte“ Aktinien, die etwa in der Mitte des Mauerblattes quer durchschnitten wurden, sind imstande, wie unverletzte Individuen umherzukriechen; Exemplare mit durchschnittener Fußscheibe zeigen eine vollständige Selbständigkeit beider Hälften. Eine Entfernung des zentralen Sohenteils ruft keine Störung des Lokomotionsapparates hervor; die Kontraktionswellen laufen um die Wunde herum. Dieser Ausbreitung der Erregung liegt offenbar ein diffuses Nervennetz mit allseitig gleichartigen Verbindungen zugrunde (vgl. hierzu S. III. e 171).

Während bei der normalen Kriechbewegung der Aktinien Kontraktionswellen ohne Beziehung zur inneren Symmetrie des Tieres über die Fußscheibe laufen, hat

<sup>19)</sup> Die periodischen Wanderungen der Seeanemonen werden auf S. III. e 194 behandelt.

scheinen, die zur Symmetrie des Tieres in fester Beziehung stehen. An der Kriechbewegung von *Aiptasia* sind 2 Muskelgruppen beteiligt: die Ringmuskulatur des Mauerblattes, deren Kontraktionen immer in oral-aboraler Richtung verlaufen, und die Retraktoren der Mesenterien, deren Kontraktion beginnt, wenn die oral einsetzende Kontraktion der Ringmuskulatur die Fußscheibe blasig aufgetrieben hat. Die Aiptasien kriechen stets mit dem Fußende voran. Während der oralen Kontraktion der Ringmuskulatur wird die Fußscheibe (bei fixiertem Vorderende) durch die Flüssigkeit der Gastralhöhle vorwärts getrieben; durch Kontraktion der Retraktoren wird dann (bei fixiertem Fußende) die Vorderhälfte nachgezogen (Fig. 103). Weite Strecken legen die Aiptasien nicht zurück. Erwachsene Tiere kriechen in 1 Std. 2 bis 4 cm vorwärts, doch kann die Bewegung, besonders nachts, stundenlang andauern. Durch Wechsel von Licht und Schatten oder durch starke Temperaturschwankungen läßt sich keine Kriechbewegung auslösen. Frisch dem Meere entnommene Aiptasien beginnen bei Einbruch der Dunkelheit zu kriechen. Tiere, die schon einige Tage im diffusen Zimmerlicht zugebracht haben, findet man dagegen zu den verschiedensten Tageszeiten kriechend vor. Starke Belichtung hebt im Aquarium die Bewegung auf. Durch schwache mechanische Reizung des Mauerblattes oder der Tentakel wird keine Kontraktion der Retraktoren ausgelöst, eine Beobachtung, die für eine herabgesetzte Erregbarkeit während des Kriechens infolge eines hohen Muskeltonus spricht. Bei *Aiptasia couchii* wird die Kriechbewegung durch die Saugwarzen des Mauerblattes unterstützt. Daß manche Aktinien, wie *Anemonia sulcata*, sich auch auf den Spitzten ihrer Tentakel kriechend fortbewegen können, ist allgemein bekannt.

Eine eigentümliche Form der Lokomotion, die an die Ortsbewegung gewisser Wasserschnecken erinnert, kommt bei *Paranemonia cinerea* und einigen anderen Aktinien vor. Diese Arten sind imstande, an der inneren Wasseroberfläche entlang zu kriechen. Wendungen um ihre eigene Achse führen sie in der Weise aus, daß sie abwechselnd die Spitze verschiedener Tentakel in das oberflächliche Flüssigkeitshäutchen hineinbohren und durch Kontraktion der Tentakel den Körper nachziehen.

Manche Seeanemonen verlassen zu gewissen Zeiten ihren Standort und lassen sich im Meere treiben. So wird *Tealia felina*, wie FLEURE & WALTON (1907) berichten, im Herbst an der englischen Küste nicht selten frei im Wasser flottierend angetroffen. Worauf dieses Verhalten zurückzuführen ist, ist nicht bekannt. Im Aquarium kann man beobachten, daß *Tealia felina* sich unter ungünstigen Bedingungen (Sauerstoffmangel, Mangel passender Unterlage) prall mit Wasser aufpumpt, wobei sie das Aussehen eines Luftballons annimmt. Dann genügt eine geringe Wasserbewegung, etwa das Vorbeischwimmen eines Fisches, um die Aktinie emporzuheben und an eine andere Stelle zu treiben. „Offenbar haben wir es hier mit einer Schutzmaßnahme des Tieres schädlichen Reizen gegenüber zu tun“ (BROCK 1927, p. 216). — Schwi mm v e r m ö g e n besitzen nur wenige erwachsene Aktinien, von Nordseebewohnern vor allem *Gonactinia prolifera*, angeblich auch *Stomphia coccinea*.

*Gonactinia prolifera* schwimmt, indem alle Tentakel rhythmisch nach rückwärts geschlagen werden, mit dem oralen Körperpol voran. Durch den Rückstoß wird der Körper nach vorn getrieben. Wie HORTON (1934) ausgeführt hat, scheint der Tentakel-Sphincter für das Zustandekommen der Schwimmbewegung nicht ohne Bedeutung zu sein (vgl. hierzu auch S. III. e 136).

Das Eingraben von *Peachia hastata* (Fig. 61) in den Sand geschieht im wesentlichen mit Hilfe der entodermalen Ringmuskulatur des Mauerblattes: Durch eine am oralen Pol beginnende und in proximaler Richtung langsam fortschreitende Kontraktion wird Wasser in das aborale Körperende hineingepreßt, das dadurch eine gewisse Starrheit erhält. Der Druck genügt, um im Sand eine kleine Vertiefung zu erzeugen, die durch Wiederholung der Bewegung allmählich vergrößert wird. Binnen 1 Std. pflegt eine *Peachia hastata* ihre normale Vertikalstellung zu erreichen.

Kontraktionsbewegungen der Seeanemonen können durch die verschiedensten äußeren Reize ausgelöst werden. Bezüglich der Abhängigkeit der Kontraktionsform von der Tiefe des Standorts sei auf S. III. e 193 verwiesen. Hier sei nur daran erinnert, daß gerade durch den wechselnden Kontraktionszustand das äußere Aussehen der Aktinien wesentlich beeinflußt wird, ein Umstand, der vielfach die sichere Erkennung einzelner Arten nach dem Habitus außerordentlich erschwert (Fig. 104). Während bei manchen Seeanemonen, wie den Arten der

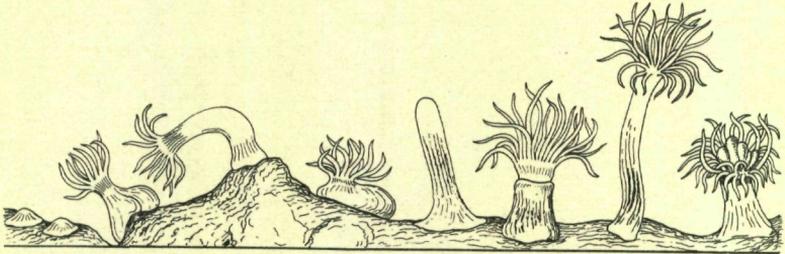


Fig. 104. Expansion und Kontraktion bei *Farsonia cincta*.  
Nach A. F. J. PORTIELJE (1933).

Gattung *Edwardsia*, eine Kontraktion sehr rasch erfolgt und schon durch schwache Reize ausgelöst wird, ziehen sich andere Arten sehr langsam oder erst nach starker Reizung zusammen. Viele Seeanemonen (*Actinia*) sind imstande, ihre Tentakelkrone ganz einzustülpen und das Mauerblatt über der Mundscheibe und den Tentakeln sackartig zusammenzuziehen. Bei anderen sehen wir im lebenden wie konservierten Zustande die Tentakelkrone voll entfaltet. Mit Recht hat T. A. STEPHENSON (1928) aber darauf hingewiesen, daß wir in solchen Fällen zwischen Formen unterscheiden müssen, die kein Kontraktionsvermögen besitzen (*Gonactinia*), und solchen, die von dieser Fähigkeit unter normalen Bedingungen keinen Gebrauch machen (*Anemonia*, *Bolocera*). Die weitverbreitete Anschauung, daß *Anemonia sulcata*

nicht-retraktile Tentakel habe, ist falsch. Übrigens besitzen auch manche sphincterlose Aktinien retraktile Tentakel. Die Retraktivität ist also nicht an das Vorhandensein eines Sphincter (vgl. S. III. e 169) gebunden.

Peristaltische Bewegungen lassen sich besonders bei *Metridium senile* sowie bei *Sagartia troglodytes* nach der Fütterung beobachten. Meist beginnt die Einschnürung an der Fußscheibe und schreitet gegen das Peristom hin fort. Die von MÜLLEGER (1913)

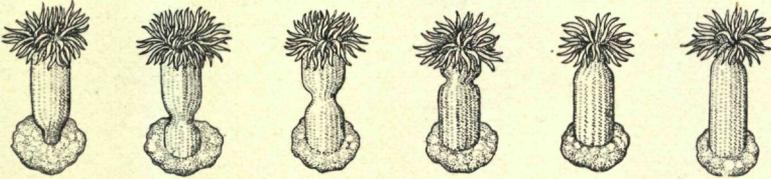


Fig. 105. Peristaltische Bewegung von *Sagartia troglodytes*, in akropetaler Richtung fortschreitend. Den Zeichnungen liegen photographische Aufnahmen zugrunde, die in Zwischenräumen von je  $1\frac{1}{2}$  min gemacht wurden. — Nach S. MÜLLEGER (1913).

veröffentlichten Aufnahmen, nach denen die Zeichnungen in Fig. 105 hergestellt wurden, sind in Zwischenräumen von  $1\frac{1}{2}$  min gemacht worden. Die Kontraktionswelle hat also fast 8 min gebraucht, um die ganze Höhe des Mauerblattes zu durchlaufen.

### Ernährung

Bei manchen Aktinien spielen Greifbewegungen der Tentakel die Hauptrolle bei der Nahrungsaufnahme. Bei anderen kommt der Flimmerbewegung des Ektoderms eine erhebliche Bedeutung zu. In bezug auf die Zilienbewegung lassen sich unter den Aktinarien mindestens 3 Typen unterscheiden: Der erste Typus, dem unter den Nordsee-Aktinien *Protanthea* und *Gonactinia* angehören, ist auf der ganzen Körperoberfläche und im Schlundrohr gleichmäßig bewimpert (Fig. 106). Die Zilien der Körperwand schlagen wie bei den Antipatharien (S. III. e 35) nach oben, die Wimpern der Tentakel haben eine akropetale, die des Peristoms eine zentripetale Schlagrichtung. Der Wimperstrom des Schlundrohrs ist abwärts gerichtet. Karminkörnchen, die auf das Mauerblatt fallen, werden durch den Wimperstrom zwischen den Tentakeln hindurch auf die Mundscheibe und von dort durch das Schlundrohr in den Gastralraum befördert. Auf mechanische und chemische Reize reagieren die Tentakel mit einer zentripetalen Krümmung. Beutetiere, die durch das Nesselgift der Tentakel gelähmt sind, werden der

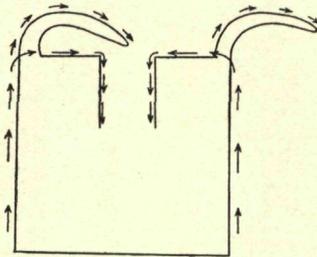


Fig. 106. Cilienbewegung bei Seeanemonen mit vollständigem Wimperkleid (*Protanthea*, *Gonactinia*). Die Nahrung kann dem Körper ohne Zuhilfenahme der Tentakel zugeführt werden. — Nach O. CARLGRÉN (1905).

Mundöffnung durch den Wimperstrom der Tentakel zugeführt. Einen zweiten Typus der Zilienbewegung zeigen die Arten der Gattungen *Halcampa*, *Metridium* und *Sagartia*. Diesen fehlt das Wimperkleid des Mauerblattes, dagegen tragen Mundscheibe, Tentakel und Schlundrohr einen kräftigen Zilienbesatz (Fig. 107). Die Wimpern der Tentakel schlagen hier in akropetaler, die des Peristoms in zentrifugaler Richtung. Ein Kügelchen aus reinem Filtrierpapier, das man auf die Lippen einer Seenelke bringt, wird vom Zilienstrom auf das Peristom, und zwar bis an die Basis der innersten Tentakel befördert, wo es in

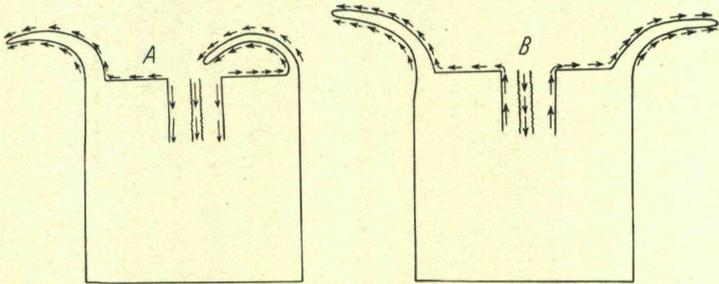


Fig. 107. Zilienbewegung bei Seeanemonen mit wimperlosem Mauerblatt (*Metridium*, *Sagartia*). A während des Nahrungsimports; B während der Ausführung der Nahrungsreste. — Nach O. CARLGRÉN (1905).

die akropetale Zilienströmung der Tentakel gerät. Setzt man einem solchen Papierkügelchen etwas Glykogen zu, so tritt eine Umkehr des Wimperschlaes ein. Die gleiche Wirkung kann man durch Krabben- und Muschelfleisch erzielen, was offenbar mit dem hohen Glykogengehalt dieser Substanzen zusammenhängt. Stärke, Rohrzucker, Traubenzucker, Maltose und Milchzucker bewirken keine Umkehr der Schlagrichtung. Wir haben es hier also mit einem Mechanismus zu tun, durch den nicht nur Fremdkörper von den Lippen und der Mundscheibe entfernt werden, sondern der auch in den Dienst der Nahrungsaufnahme treten kann. Die Berührung eines Tentakels durch eine Nahrungspartikel löst bei *Metridium* und *Sagartia* die gleiche Reaktion aus wie bei *Protanthea*. Ist eine Schlundrinne vorhanden, so schlagen ihre Zilien abwärts. In den übrigen Teilen des Schlundrohrs wechselt die Schlagrichtung mit dem physiologischen Zustande des Versuchstieres.

Dem dritten Typus gehören aus der Fauna der Nordsee die Gattungen *Tealia* und *Bolocera* an. Bei ihnen sind die Zilien des Mauerblattes, der Mundscheibe und der Tentakel verschwunden, nur im Schlundrohr hat sich die Bewimperung erhalten (Fig. 108). Die Reduktion des Zilienkleides ist hier also erheblich weiter gegangen als bei den Steinkorallen der Gattung *Caryophyllia*, wo zwar die Bewimperung der Tentakel rückgebildet, aber die des Mauerblattes und der Mundscheibe erhalten geblieben ist (S. III. e 71). Wie bei dem Seenelkentypus fließt auch hier der Zilienstrom der Schlundrinne abwärts, in den übrigen Teilen des Stomodaeum wechselt die Richtung der Flim-

merbewegung nach den jeweiligen physiologischen Verhältnissen. Bei dem *Tealia*-Typus erfolgt die Beförderung der Nahrung durch das Schlundrohr mehr durch peristaltische Bewegungen als durch die Wirkung des Wimperstromes. Kleine unverdauliche Nahrungsreste können aus dem Gastralraum durch die Zilienbewegung auf die Mundscheibe befördert werden. Von dort müssen sie durch Kontraktionsbewegungen entfernt werden. Größere Nahrungsreste gelangen wohl nur durch den bei der Kontraktion erzeugten Wasserstrudel nach außen.

Nach BEUTLER (Zs. f. vergl. Physiol., **10**, p. 443; 1929) zeichnen

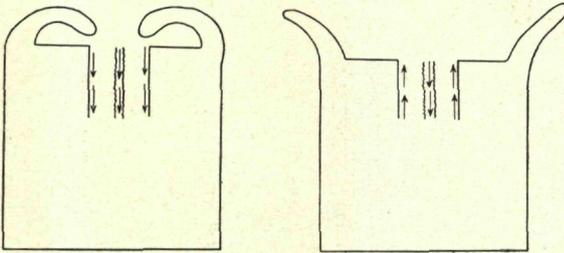


Fig. 108. Zilienströmung bei Seeanemonen mit stark reduziertem Wimperkleid (*Tealia*, *Bolocera*); links während des Nahrungsimports, rechts während der Ausführung der Nahrungsreste. — Nach O. CARLGREN (1905).

sich die Flimmerzellen der Aktinien durch ihren Reichtum an Glykogen aus, das wahrscheinlich die Energiequelle des Flimmerschlages darstellt. Die Tatsache, daß der Glykogengehalt der Schlundrinnen selbst nach einer mehrwöchentlichen Hungerperiode keine Veränderung erfährt, spricht durchaus zugunsten dieser Auffassung.

Wie bei den Steinkorallen tritt wohl auch bei den meisten Seeanemonen die Schleimsekretion des Ektoderms in den Dienst der Nahrungsaufnahme. Da die Verhältnisse in den beiden Anthozoengruppen sehr ähnlich liegen, genügt ein Hinweis auf S. III. e 72.

Die Aquarienliebhaber pflegen unter den Seeanemonen gefräßige und genügsame Arten zu unterscheiden. Tatsächlich bekundet jede Species bei Darbietung geformter Nahrung einen bestimmten Grad von Freßlust. Am gefräßigsten sind nach den Versuchen von HAASE (1916) die Arten der Gattung *Aiptasia* und *Cereus pedunculatus*, während *Anemonia sulcata* und *Actinia equina* eine weit geringere Freßlust zeigen. Aktinien, die keine Grobtierfresser sind, verweigern im allgemeinen die Aufnahme größerer Nahrungsbrocken. Es hat sich nun herausgestellt, daß die Verdaulichkeit der Aktinien bei Verfütterung an andere Arten in Beziehung zu ihrer Gefräßigkeit steht. Die gefräßigsten Arten werden von den anderen am leichtesten verdaut.

Nach HAASE wird das Fleisch der eigenen Art in 85% der Fälle von den Tentakeln gar nicht angenommen, in 15% der Fälle ingeriert, aber nach durchschnittlich 2 Std. wieder ausgeworfen. Eine Verdauung des arteigenen Fleisches findet niemals statt. Wir haben es hier offenbar mit der Wirkung eines Antiferments zu tun, das in erster

Linie auf die Verdauungsfermente der eigenen Art eingestellt ist, gegenüber denen entfernt verwandter Formen aber versagt. Die von Aquarienliebhabern beobachteten Fälle von „Kannibalismus“ stehen mit dieser Erklärung durchaus im Einklang. Im allgemeinen sinkt die Wirkung des Antiferments mit abnehmender morphologischer Verwandtschaft (Parallele zu den Verwandtschaftsreaktionen der Serumforschung). Reziproke Fütterungsversuche zwischen 2 Arten brauchen nicht immer genau das gleiche Resultat zu ergeben.

Die Verdauung der Aktinien unterscheidet sich insofern nicht unwesentlich von der sekretiven Verdauung der höheren Tiere, als kein eigentlicher Verdauungssaft in größerer Menge gebildet wird, sondern eine Fermentabsonderung der verdauenden Zellen auf chemotaktischem

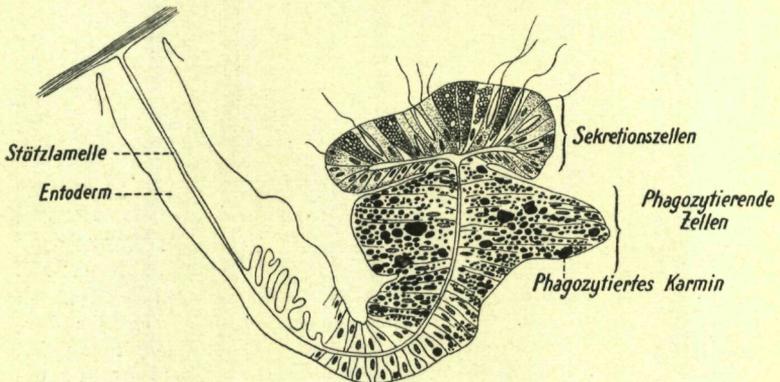


Fig. 109. Mesenterium von *Sagartia troglodytes* 6 Std. nach Fütterung mit einem Gemisch von Fischmuskeln und zerriebenem Karmin. — Nach G. C. HIRSCH (1925).

Wege eintritt. Dabei ist eine unmittelbare Berührung von Nahrungsbrocken und Entoderm nicht erforderlich; vielmehr findet eine extraplasmatische Verdauung schon statt, wenn die Nahrung bis auf 2 mm an die verdauenden Zellen herangebracht wird. Die aus dem Zerfall der Nahrungsbrocken hervorgegangenen Partikel werden durch Phagozytose aufgenommen und intraplasmatisch verdaut. Wie Fig. 109 deutlich erkennen läßt, ist der Drüsenwulst des Mesenterialfilaments hieran nicht beteiligt, sondern die phagozytierenden Zellen gehören sämtlich der sich unmittelbar anschließenden absorptiven Zone des Filaments an. Gelangt ein Nahrungsbrocken in die Gastralhöhle einer Aktinie, so wird er von den Mesenterialfäden nicht nur äußerlich umspinnen, sondern diese wuchern auch in ihn hinein. So ist ein Blutgerinnsel, das an eine Seeanemone verfüttert wird, schon nach wenigen Std. von den Mesenterialfilamenten ganz durchsetzt. Bezüglich der intraplasmatischen Phase der Verdauung sei hier auf die Arbeiten von MESNIL (1901) und JORDAN (1907) verwiesen.

Über die Verdauungsfermente der Aktinien ist wenig bekannt. Sicher nachgewiesen ist in den Mesenterialfilamenten ein proteolytisches Ferment, durch das rohes Fibrin noch bei sehr niedrigen Temperaturen (+ 5° bis + 8° C) verdaut wird.

Ferner kommt ein schwach wirkendes diastatisches sowie ein fettspaltendes Ferment vor. Über das Auftreten eines peptolytischen Ferments bei *Actinia equina* berichten ABDERHALDEN & HEISE (1909). Vergl. hierzu auch die Angaben SAWANOS (1932) über das Auftreten einer Protease und einer Amylase in den Mesenterialfilamenten. Wie schon erwähnt wurde, befindet sich in der Gastralhöhle, die durch ein verhältnismäßig kurzes Schlundrohr mit dem Außenwasser in Verbindung steht, kein freier Magensaft. Träger der Enzyme sind jene Schleimsekrete, die zugleich den Kontakt zwischen Mesenterialfilament und Nahrungsbrocken herstellen.

Nach den Versuchen von PÜTTER (1911) erscheint es nicht ausgeschlossen, daß bei den Aktinien neben der intra- und extraplasmatischen Verdauung auch die Diffusion eine Rolle spielt. PÜTTER unterscheidet unter den Aktinien 3 ernährung physiologische Typen. Für den ersten Typus ist die Aufnahme geformter Nahrung bezeichnend; indessen soll diese Ernährungsweise unter den Seeanemonen nicht häufig sein. Einem zweiten Typus gehören diejenigen Aktinien an, die gelöste organische Verbindungen dem Meerwasser entnehmen. *Actinia equina* soll auf diesem Wege nicht weniger als 30 bis 40% ihres Bedarfs decken. Da die Ernährung der Seeanemonen im Meere sich unter viel günstigeren Bedingungen vollzieht als im Experiment, so wird bei der Pferdeaktinie unter normalen Verhältnissen nach PÜTTER ein viel höherer Prozentsatz der erforderlichen Nahrung durch gelöste organische Verbindungen gedeckt. Als Stoffquelle sollen gelöste Assimilate planktischer Algen dienen. Den dritten Typus bilden die Arten, die mit Zooxanthellen vergesellschaftet sind. Hier werden nach PÜTTERS Auffassung die Algenassimilate nicht von außen aufgenommen, sondern in den Geweben der Aktinie selbst produziert (vgl. hierzu auch A. KROGH; in: Biol. Revue [Cambridge], 6, p. 412—442; 1931).

Magenuntersuchungen haben über die Ernährung der Aktinien unter natürlichen Bedingungen bisher nur sehr unvollkommenen Aufschluß gegeben. Äußerst selten findet man nämlich im Gastralraum der Seeanemonen Reste geformter Nahrung. Dieser negative Befund erklärt sich daraus, daß sehr viele Aktinien nur in der Nacht voll entfaltet sind und Nahrung aufnehmen, dagegen wohl immer am Tage gesammelt werden, also zu einer Zeit, wo die Verdauung schon beendet ist. Die Untersuchungen über die Bedeutung des Schleims und der Zilienbewegung für die Nahrungsaufnahme deuten darauf hin, daß sehr viele Seeanemonen *Kleintierfresser* sind. Dies gilt insbesondere für diejenigen Formen, deren Tentakel infolge Rückbildung ihre Funktion als Greiforgan verloren haben oder mit verhältnismäßig schwachen Nesselbatterien ausgestattet sind. Unter den Nordsee-Aktinien sind *Protanthea*, *Gonactinia*, *Milne-Edwardsia*, *Peachia* und *Metridium* mikrophag. Kopepoden der Gattung *Calanus* werden von der Seenelke nur ausnahmsweise ergriffen und gefressen (EVANS 1925). Die Gruppe der *Grobtierfresser* umfaßt Aktinien mit kräftigen Tentakeln, die einen reduzierten Zilienbesatz, aber einen starken Nesselschutz aufweisen (*Tealia*, *Bolocera*, *Anemonia*, *Actinia*). In der Gastralhöhle von *Anemonia* fand MESNIL (1901) Krabben, Gastropoden und kleine Fische (*Bleinius*). Eine ähnliche Zusammensetzung zeigt nach HARTLAUB (1914) die Nahrung von *Tealia felina*. Daß kleine Krebse von gewissen Seeanemonen regelmäßig gefressen werden, beweist der Wirtswechsel der Foettingerier (S. III. e 208), der sich ohne diese Voraussetzung nicht hätte entwickeln können. Die Gastralhöhle einer von GRAVIER



Fig. 110.

*Bunodactis verrucosa*, einen Stichling verschlingend.  
Nach C. O. BARTELS (1910).

(1918) seziierten *Adamsia* enthielt einen kleinen Fisch. MÉHEUT (Étude de la mer, 2; 1925) bildet eine *Calliactis* ab, die einen *Bleennius* frißt, sowie eine *Anemonia*, die einen *Syngnathus* verschlingt; ISSEL (Biologia marina; Mailand 1918, p. 441) verdanken wir die Abbildung einer *Calliactis parasitica*, die eine *Sepiola* überwältigt, und BARTELS (1910) veröffentlicht die photographische Aufnahme einer *Bunodactis verrucosa*, die einen Stichling erbeutet hat (Fig. 110). Ein im Museum für Meereskunde in Berlin befindliches Bild PAUL FLANDERKYS zeigt eine *Tealia felina*, die einen *Ammodytes tobianus* L. frißt. Freilich ist bei der Beurteilung derartiger Bilder zu berücksichtigen, daß sie auf experimentellem Wege erzielt sind und den natürlichen Verhältnissen vielleicht nur sehr unvollkommen entsprechen. Bemerkenswert ist jedenfalls der Bericht KRUMBACHS (1914): „Ich habe nie Fische von Aktinien verschlingen sehen.“

Vgl. hierzu auch die Wirkung der Aktiniengifte (S. III. e 164) und die Fütterung der Aktinien im Aquarium (S. III. e 198). Seeanemonen, die in Globigerinenschlamm leben, sind häufig gefüllt mit Foraminiferenschalen. Für sie bildet, wie für viele Schlammbewohner, das mit zahlreichen Tierleichen durchsetzte Substrat den Hauptbestandteil ihrer Nahrung.

Bei manchen Aktinien tritt im Laufe ihrer Entwicklung ein Nahrungswechsel ein. So dient bei den Jugendstadien von *Peachia hastata* (S. III. e 183) der Wasserstrom, der durch die Conchula eintritt, der Ernährung, d. h. die Art ist in diesem Alter zweifellos mikrophag (ELMHIRST 1915). Später entwickelt sie sich zu einem gefräßigen Räuber, der Medusen, Ktenophoren, Chaetognathen, Krustazeeen und sterbende Jungfische verschlingt.

Eine Seenelke, deren Körperhöhe 6 bis 8 cm und deren Durchmesser 3 bis 4 cm beträgt, hat ein Volumen von 85 cm<sup>3</sup>. Davon entfallen 70 cm<sup>3</sup> auf den wässrigen Inhalt der Gastralhöhle, der mit den Endprodukten des Stoffwechsels angereichert ist. Jedenfalls sind Ammoniak, Albuminoidstickstoff und Permanganat entfärbende Stoffe in der Gastralhöhle der Aktinien in viel höherer Konzentration vorhanden als im umgebenden Seewasser. Hungerversuche, die 8 Mon. lang mit *Actinia equina*, *Anemonia sulcata*, *Cereus pedunculatus* und anderen Arten angestellt wurden, haben ergeben, daß die Menge des im Aktinienkörper vorhandenen Xanthins unabhängig von der Ernährung ist. Das Verhältnis des Xanthins zur Körpermasse scheint konstant zu sein. Die hungernde *Anemonia sulcata* entfärbt sich, und bei jungen *Actinia equina*, denen man kein Futter reicht, verschwindet teilweise der rote Farbstoff (vgl. S. III. e 123). Nur das Xanthin bleibt in allen Fällen erhalten (MOUCHET 1929). In diesem Zusammenhange sei kurz erwähnt, daß bei *Actinia equina* Adenin vorkommt und nach SULLIMA (1914) *Anemonia sulcata* durchschnittlich 0.057% Harnsäure enthält.

Injiziert man in die Gastralhöhle einer Pferdeaktinie 4 cm<sup>3</sup> einer 0.5%igen Eisensaccharatlösung, so stößt das Tier nach 2 bis 8 Std. einen braun gefärbten Schleim aus, der den von ihm nicht resorbierten Überschuß an Eisensaccharat enthält. Taucht man 48 Std. nach der Injektion einen Sektor der Aktinie ½ Std. lang in eine gesättigte Lösung von Kaliumferrozyanid und legt ihn nach kurzem Abspülen ¼ Std. lang in eine <sup>2</sup>/<sub>10</sub> Normalsalzsäurelösung, so erscheint in gewissen Zellen der Mesenterialfilamente ein Niederschlag von Berliner Blau. Die Ausscheidung von Xanthin erfolgt nicht durch die gleichen Zellen, denen die Exkretion obliegt. Vielmehr handelt es sich um die Ausbildung verschiedener räumlich getrennter physiologischer Zonen (MOUCHET 1930).

### Aktiniengifte

1. Lokalisation und Konzentration des Giftes im Aktinienkörper. — Nach allem, was wir über die Wirkungsweise der Nesselkapseln wissen, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß diese Gebilde die eigentlichen Giftproduzenten darstellen. Damit im Einklange steht die Erfahrung, daß man mit der nesselzellenreichen Tentakelkrone einer *Actinia equina* auf der menschlichen Haut eine stärkere Reaktion hervorrufen kann als mit Teilen

der an Nesselzellen armen Fußscheibe. Man wird also annehmen dürfen, daß die Aktiniengifte in geringen Mengen in allen Teilen des Körpers ihrer Träger auftreten, daß aber die spezifischen Nesselorgane, in denen es zu einer Anhäufung von Nematozysten kommt, auch die reichlichsten Giftmengen beherbergen. Daß der von *Actinia equina* sezernierte Schleim nicht giftig ist, haben PAWLOWSKY & STEIN (1929) experimentell bewiesen. Nach MÖBIUS hat *Actinia equina* in einem Tentakel von mittlerer Länge mehr als 4 Millionen und in ihrer gesamten Tentakelkrone mindestens 500 Millionen reife Nesselkapseln, während ein Fangarm von *Anemonia sulcata* über 43 Millionen Nematozysten beherbergt. Nimmt man mit MÖBIUS als durchschnittliche Tentakelzahl einer erwachsenen *Anemonia sulcata* 150 an, so darf man den allein in den Tentakeln aufgestapelten Vorrat an gebrauchsfähigen Nesselkapseln auf rund  $6\frac{1}{2}$  Milliarden veranschlagen<sup>20)</sup>. ACKERMANN, HOLTZ & REINWEIN (1923) verarbeiteten bei ihren Untersuchungen 6400 Stück *Actinia equina*, die ein Gewicht von reichlich 33 kg hatten, und erhielten das Chlorid des Tetramins (S. III. e 164) in einer Minimalausbeute von 12.4 g. „Die wirkliche Menge ist bestimmt wesentlich höher.“

2. Verbreitung des Giftes unter den Aktinien. — Da alle Anthozoen mit Nematocyten, also mit Gift produzierenden Zellen ausgerüstet sind, so kann man sie ausnahmslos als giftig bezeichnen. Immerhin verdient aber die Tatsache Beachtung, daß ähnliche Nesselwirkungen, wie wir sie von gewissen Seeanemonen kennen, bei *Ceriantharia*, *Antipatharia* und *Zoantharia* niemals beobachtet werden konnten. Die *Actiniaria* sind also zweifellos giftiger als andere Korallentiere; aber auch unter ihnen ist die Giftwirkung stark abgestuft. Der experimentelle Nachweis für das Auftreten von Giftstoffen ist einwandfrei bisher nur für *Anemonia sulcata*, *Actinia equina*, *Adamsia palliata* und *Sagartia elegans* var. *rosea* erbracht worden. V. LINSTOW (1894) führt unter den giftigen Anthozoen auch *Metridium senile* an, macht aber über dessen Nesselwirkung keine näheren Angaben.

3. Chemische und physiologische Eigenschaften des Aktiniengiftes. — RICHET hat in mehreren Arbeiten (1903 bis 1905) den Nachweis zu führen versucht, daß die Tentakel der Seeanemonen 2 Gifte sehr verschiedener chemischer und physiologischer Wirkung enthalten: Thalassin und Congestin. Eine von FLURY (1919) vorgenommene Nachprüfung hat ergeben, daß es sich um keine konstant zusammengesetzten Verbindungen, sondern um ein Gemisch kristallisierter Aminosäuren (vorwiegend Leucin) gehandelt hat, die mit außerordentlich geringen Mengen einer physiologisch sehr wirksamen Substanz verunreinigt waren. ACKERMANN, HOLTZ & REINWEIN (1923) ist es schließlich gelungen, in *Actinia equina* ein bisher weder im Tier- noch Pflanzenreich beobachtetes, ausgesprochen curare-artig

<sup>20)</sup> WEILL (1934, p. 135) hält diese Schätzung MÖBIUS' für viel zu hoch gegriffen. Der Inhalt von  $6\frac{1}{2}$  Milliarden Nesselkapseln würde etwas mehr als  $1\text{ cm}^3$  betragen. In Wirklichkeit dürfte der Inhalt sämtlicher Nematozysten einer Tentakelkrone von *Anemonia sulcata* nach WEILL etwa  $100\text{ mm}^3$  entsprechen.

wirkendes Gift nachzuweisen, das als Tetramethylammoniumhydroxyd bestimmt und mit dem Namen *Tetramin* belegt wurde. Ob es unter den Seeanemonen weit verbreitet ist oder sich nur in bestimmten Arten findet und inwieweit daneben andere Gifte in Frage kommen, bedarf noch der Feststellung. Die geringe Giftigkeit curare-artig wirkender Stoffe nach Verabfolgung per os würde es erklärlich machen, daß manche Fische, ohne Schaden zu nehmen, Aktinien fressen und auch die Küstenbevölkerung hier und da Seeanemonen zu Speisezwecken verwendet (vgl. hierzu S. III. e 212).

Bei Fisch, Frosch und Maus erzielten ACKERMANN, HOLTZ & REINWEIN mit  $\frac{1}{100}$  mg Chlorid des Tetramins auf 1 g Körpergewicht des Versuchstieres typische Curare-Wirkung. Bei Anwendung höherer Dosen trat sehr schnell Tod durch Lähmung ein. Im Stoffwechsel der Warmblüter wird das Tetramin, wenn überhaupt, so nur in äußerst geringem Maße angegriffen und tritt unverändert in den Harn über. Die Wirkung des Tetramins auf Invertebraten ist nicht bekannt. Bei Regenwürmern konnte experimentell auch in großen Dosen mit Curarin keine spezifische Lähmung der motorischen Nerven erzielt werden, wobei aber zu berücksichtigen ist, daß Curare und Tetramin pharmakologisch gewisse Unterschiede zeigen.

In diesem Zusammenhange verdienen die Versuche Beachtung, die CANTACUZÈNE & COSMOVICI mit wässrigen Extrakten aus der Tentakelkrone von *Adamsia palliata* angestellt haben. Derartige Anzüge büßen selbst durch 5 min langes Kochen ihre toxischen Eigenschaften nicht ein. Als besonders wirksam erweist sich das *Adamsia*-Gift gegenüber marinen Krebsen. Für *Strongylocentrotus lividus* ist die tödliche Dosis 3- bis 6mal, für *Solen ensis* 10mal und für *Asterias glacialis* 20mal so groß wie für eine Strandkrabbe mittlerer Größe. Intramuskuläre Injektion eines wässrigen Extraktes aus *Adamsia palliata* oder *Anemonia sulcata* löst bei Strandkrabben Autotomie der Scheren aus. Nach BRONDRICK (1859) soll das in den Akontien der Seenelke enthaltene Gift *Cercus pedunculatus*, *Sagartia troglodytes* und *Caryophyllia smithi* (S. III. e 56) töten. Auch *Anemonia sulcata* ist nach BÖHNKES (Das Meeres-Aquarium; Berlin 1934, p. 42) Erfahrungen gegen das Nesselgift von *Metricidium senile* sehr empfindlich.

4. Immunität. — Eine Reihe wirbelloser Seetiere erweist sich gegen das in der Tentakelkrone und in den Akontien von *Adamsia palliata* enthaltene Gift als immun. Nach CANTACUZÈNE & COSMOVICI (1925) reagieren *Actinia equina*, *Anemonia sulcata* und *Calliactis parasitica* auf das Nesselgift von *Adamsia* gar nicht, wie ja auch die stark nesselnden Tentakel der Physalien von *Calliactis parasitica* und *Sagartia troglodytes* ohne Unbehagen verschlungen werden (LAFONT; in: JI. d'observations Bassin d'Arcachon, Bordeaux 1869, p. 51). Immun gegen das Gift von *Adamsia* sind ferner *Aphrodite aculeata*, die Tintenfische der Gattungen *Octopus* und *Sepia*, schließlich auch der mit *Adamsia palliata* in Symbiose lebende *Eupagurus prideauxii*. Dieser Krebs bildet also eine bemerkenswerte Ausnahme von der Regel, nach der gerade die Dekapoden der Giftwirkung von *Adamsia* sehr rasch erliegen. Die Immunisierung des Blutes von *Eupagurus prideauxii* gegen das *Adamsia*-Gift erfolgt nach CANTACUZÈNE (1925) bei der Nahrungsaufnahme. Da die Mundöffnung der Aktinie sich in der Nähe des Krebsmundes befindet, ist die orale Region des Einsiedlerkrebesses fast stets mit Akontien bedeckt. Diese gelangen in den Magen des *Eupagurus*, und tatsächlich findet man bei mikroskopischer Untersuchung seines Darminhaltes fast immer zahlreiche explodierte Nematozysten, die der Seeanemone entstammen. Der Amphipode *Metopa solbergi* ist nach EVANS (Scottish Naturalist 1925, p. 149) gegen das Nesselgift von *Metricidium* immun, nicht aber gegen das von *Tealia*. Immunität gegen diese Gifte werden wir auch gewissen Aktinienfeinden, so vor allem den *Pycnogonidae* und *Aeolididae* zuschreiben müssen. Bei *Si-*

*punculus* erzeugt die einmalige Injektion von *Adamsia*-Gift Immunität. Unter den Fischen sind nach KRUMBACHs Beobachtungen *Gobius* und *Blennius* gegen die Wirkungen der Nesselkapseln der Aktinien immun (D. Naturwissenschaften, 2, p. 519; 1914). Allerdings bildet MÉHEUT, worauf wir schon (S. III. e 162) hingewiesen haben, in seinem „Étude de la mer“ (1925) eine *Calliactis parasitica* ab, die gerade einen *Blennius* überwältigt. Bezüglich der Immunität der mit Aktinien in Symbiose lebenden Fische sei auf S. III. e 208 verwiesen.

#### 5. Wirkung der Aktiniengifte auf den Menschen.

— Wenn man die Tentakelkrone einer Aktinie mit den Fingern berührt, so hat man, um einen Ausdruck MÖBIUS' zu gebrauchen, das Gefühl, als ob sie von Spinnweben überzogen würden. Bei der Berührung

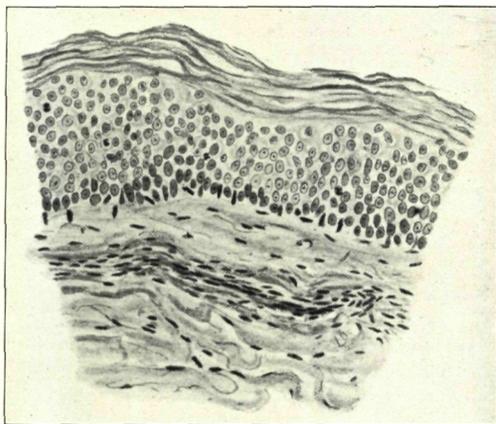


Fig. 111. Schnitt durch die menschliche Haut während der stärksten Wirkung der Nesselzellen von *Actinia equina*. In die basale Epidermisschicht sind Wanderzellen eingedrungen, in der Cutis hat sich eine perivaskuläre Infiltration gebildet.

Nach E. N. PAWLOWSKY & A. K. STEIN (1929).

mancher Arten steigert sich diese Empfindung zu einem  $\pm$  heftigen Jucken und Brennen, eine Beobachtung, die schon ARISTOTELES (Hist. anim., Lib. IX, cap. 37) gemacht hat und die die Naturforscher des XVI. und XVII. Jahrhunderts veranlaßte, für die Seeanemonen die Bezeichnung „Urtica“ oder „Urtica marina“ zu benützen. Unter den Aktinien der Nordsee ist es vor allem *Tealia felina*, deren Berührung bisweilen auf der menschlichen Haut empfindliche Reizerscheinungen auslöst. Berührt man die Tentakel einer *Actinia equina* mit der Zungenspitze, so tritt nach einigen *min* ein brennender Schmerz auf, der aber in der Regel schon nach wenigen *Std.* verschwindet. Durch Verreibung kleiner Stücke einer Pferdeaktinie auf der menschlichen Haut konnten PAWLOWSKY & STEIN (1929, p. 647 ff.) eine akute Entzündung hervorrufen, die sich in einem Hautödem, Erweiterung der Gefäße und Bildung von Infiltraten aus Lymphozyten und Polynukleären äußerte (Fig. 111). KRUMBACH berichtet, daß ein Fischer der Zoolo-

gischen Station Rovigno, der mit unbekleidetem Unterarm einer *Anemonia sulcata* zu nahe gekommen sei, lange unter einer *Urticaria* gelitten habe, während man nach CORI (Naturfreund am Strande der Adria; Leipzig 1910, p. 80) eine *Anemonia sulcata* „unbeschadet in die Hand nehmen kann, da sie nicht nesselst“. Über die *Bolocera tuediae* der Nordsee sagt T. A. STEPHENSON (1935, p. 135): „The tentacles of this species are able to sting the hands of some people, but apparently do not affect others, or affect them less severely.“ Nach PAX (1928, p. 209) soll die Nesselwirkung dunkel gefärbter Exemplare stärker sein als diejenige heller Stücke. BRAINE (1925, p. 529) beschreibt einen Fall, in dem ein Mann, dessen Genitalien beim Baden mit Aktinien in Berührung gekommen waren, an einer akuten Phimose und einer Balanitis erkrankte, die nach 7 Wochen noch nicht geheilt waren. Schließlich hat Ζεγβος (1903) eine Gewerbekrankheit der Schwammfischer des Mittelmeeres beschrieben, die angeblich durch *Sagartia elegans* var. *rosea* hervorgerufen wird. Die Giftigkeit dieser unter dem Namen σκουλήκι bekannten Aktinie schwankt nicht nur nach der Örtlichkeit des Vorkommens, sondern auch nach der Jahreszeit. Auf der menschlichen Haut erzeugt das Gift dieser Seeanemone Jucken, Knötchen, ja Gangrän und multiple Abszesse. Die wichtigsten Allgemeinscheinungen sind Fieber, Schüttelfrost, Kopfschmerzen und Mattigkeit. Eine Affektion ruft nicht einmal eine vorübergehende Immunität hervor. Offenbar handelt es sich um die gleiche Krankheit, die in Kreta schon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts als Vromo-Krankheit bekannt war (SPRATT, Travels and researches in Crete, 1, p. 228; 1865). Auch SCHMARDA (Österr. Revue, 5. 9, p. 236; 1867) erwähnt in seiner Darstellung der maritimen Produktion der österreichischen Küstenländer die Vromo, doch geht aus seiner Schilderung nicht hervor, wo er sie beobachtet hat. Daß die durch *Actinia equina* experimentell hervorgerufenen pathologischen Veränderungen der Haut geringer sind als bei der durch *Sagartia* erzeugten Gewerbekrankheit der Schwammfischer, hängt wohl nicht nur mit der Verschiedenheit der beiden Arten und einer dadurch bedingten ungleichen Dosierung des Giftes zusammen, sondern erklärt sich wohl vor allem aus der Tatsache, daß es sich im Experiment um eine einmalige Schädigung der Haut handelt, während bei der Krankheit der Schwammfischer das Ergebnis wiederholter Insulte vorliegt.

### Sinnesleben

1. Phototropismus und Phototaxis. — Manchen Seeanemonen scheint eine photische Reizbarkeit vollständig zu fehlen (PIÉRON 1906). Bei anderen, denen man sie anfänglich abgesprochen hat, konnte sie bei einer nochmaligen Nachprüfung eindeutig festgestellt werden. So hat NAGEL (1896) bei *Adamsia* und *Anemonia* vergeblich nach Äußerungen von Lichtempfindlichkeit gesucht<sup>21)</sup>. Dabei gehört *Adamsia* zusammen mit *Cereus pedunculatus* und *Bunodactis verrucosa* zu den Formen mit einem ausgesprochen posi-

<sup>21)</sup> Auch PRENANT (Trav. Stat. Biol. Roscoff, 6, p. 15; 1927) hält *Actinia equina*, *Anemonia sulcata*, *Bunodactis verrucosa* und *Cereus pedunculatus* für lichtunempfindlich.

tiven Phototropismus (Fig. 112). Bemerkenswert erscheint die Länge der Reaktionszeit, die bei *Bunodactis verrucosa* 10 bis 12, bei *Cereus pedunculatus* 20 bis 30 sec beträgt. Positiven Phototropismus bekundet auch *Metridium senile*. In einem dem Licht voll ausgesetzten Aquarium folgt die Tentakelkrone dieser Aktinie dem Tagesbogen der Sonne.

Als Beispiel für negativen Phototropismus sei *Diadumene luciae* genannt. *Tealia felina* pflegt sich nachts voll zu entfalten; auf starke Beleuchtung reagiert sie mit einer Kontraktion ihres Körpers (ELMHIRST

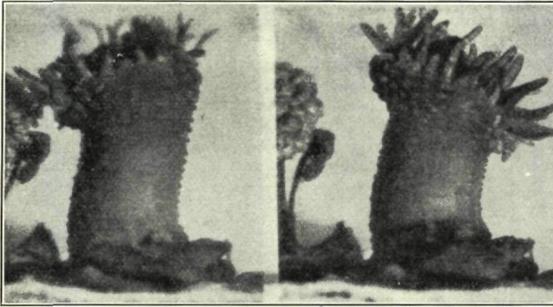


Fig. 112. *Bunodactis verrucosa* bei Beleuchtung von verschiedenen Seiten (positiver Phototropismus). — Nach C. HESS (1913).

& SHARPE 1923). *Anemonia sulcata* breitet ihre Tentakel bei schwacher Beleuchtung senkrecht zu den Lichtstrahlen aus; bei starker Lichtintensität bilden die Tentakel ein Bündel parallel dem Einfall der Lichtstrahlen (BOHN 1907). Diese Reaktion gegen intensive Lichtreize scheint durchaus konstant zu sein, wenn auch die Empfindlichkeit gegen Licht nicht nur bei verschiedenen Versuchstieren variiert, sondern auch bei einem und demselben Individuum wechselt.

Manche Aktinien zeigen die Erscheinung der Phototaxis. So sind positiv phototaktische Bewegungen bei *Anemonia sulcata* beobachtet worden (COTTE 1921, SIEDENTOP 1927). Negative Phototaxis ist nach PAX stark entwickelt bei der *Actinia equina* des Schwarzen Meeres, nicht aber bei den Pferdeaktinien in Nordsee und Mittelmeer<sup>22)</sup>. Nach HESS (1913) löst farbiges Licht bei *Bunodactis verrucosa* keine Bewegungen aus; ELMHIRST & SHARPE (1920) beobachteten dagegen, daß *Actinia equina* aus dem Bereiche roter und blauer Strahlen ins gelbe oder weiße Licht wanderte.

2. Geotaxis. — Negative Geotaxis wurde durch SIEDENTOP (1927) für *Actinia equina* und *Anemonia sulcata* nachgewiesen. Wenn die Pferdeaktinie in manchen Teilen ihres Verbreitungsgebiets aus-

<sup>22)</sup> Auf das verschiedene physiologische Verhalten von Pferdeaktinien verschiedener Standorte hat als erster LÖEB (Unters. physiol. Morphol. d. Tiere, 1, p. 67; Würzburg 1891) aufmerksam gemacht. „Die *Actinia equina* der Ostsee“, so schreibt er, „ist ihrem physiologischen Verhalten nach mit der *A. equina* des Golfes von Neapel nicht identisch.“ Da die Pferdeaktinie in der Ostsee nicht vorkommt (vgl. S. III. e 100), so darf man wohl vermuten, daß seine Beobachtung sich auf Nordseetiere bezieht.

schließlich auf der Unterseite von Steinen vorkommt, die am Strande im Wasser liegen, so wird sie an diese Standorte durch ihre negative Geotaxis und ihre negative Phototaxis geführt.

3. Reaktionen auf mechanische Reize. — Im allgemeinen beantworten Aktinien mechanische Reize mit einer Kontraktion ihres ganzen Körpers, also einer Bewegung, die darauf abzielt, die Ergreifung durch ein feindliches Tier zu erschweren. Doch tritt die Reaktion auch unter Bedingungen ein, unter denen sie keinen defensiven Wert haben kann. Während die Edwardsien, aber auch *Cereus pedunculatus* sich schon bei der leisesten Berührung zusammenziehen, liegt bei anderen die Reizschwelle viel höher. Bei *Anemonia sulcata* lösen mechanische Reize überhaupt keine Kontraktionsbewegung aus. In der Gattung *Anthopleura* kann das verschiedene Verhalten der Tentakel gegenüber mechanischen Reizen zur Unterscheidung der Arten *thallia* und *ballii* benutzt werden (S. III. e 96). Bisweilen zeigt die gleiche Körperstelle Abstufungen in der Empfindlichkeit gegen Reizunterschiede derselben Qualität. Bekannt ist, daß bei *Actinia equina* Berührung mit glatten und rauen Gegenständen ganz verschiedene Wirkungen hervorruft (vgl. hierzu S. III. e 153).

4. Chemischer Sinn. — Ein Stück Fischfleisch, das man dem Tentakelkranz einer Aktinie nähert, wird ergriffen, während ein in Seewasser eingeweichter Ballen reinen Filtrierpapiers, der eine ähnliche Konsistenz wie das Fischfleisch besitzt, von dem Tier unbeachtet gelassen wird. Tränkt man den Papierballen aber mit Fleischsaft, so wird er zunächst mit derselben Sicherheit ergriffen wie frisches Fischfleisch, aber nicht verschlungen, sondern recht bald fallen gelassen (NAGEL 1892). Ob im Einzelfalle die FreBreakung eintritt, hängt also in erster Linie von der chemischen Beschaffenheit des dargebotenen Stoffes ab. Andererseits lassen sich Seeanemonen, die sehr wohl zwischen Papier und Fleisch zu unterscheiden vermögen, dennoch zur Annahme des Papiers verleiten, wenn man die durch Wiederholung der Fütterung ausgelöste Perseverationstendenz ausnützt. Ein Papierballen, der normalerweise ausgeworfen wird, wird dennoch angenommen, wenn man ihn nach Darbietung einiger Stücke Fleisch verfüttert (KAFKA 1913). Schließlich ist auch der Sättigungsgrad des Versuchstieres von erheblicher Bedeutung. Bei vollkommener Sättigung werden weder unverdauliche Substanzen, noch Nahrungsbrocken, im Zustande mäßigen Hungers nur Nährstoffe, bei starkem Hunger dagegen auch unverdauliche Stoffe ingeriert. Übrigens scheint Sättigung in gewissen Fällen erst dann erreicht zu sein, wenn sich das Tier mit Nahrung so vollgepfropft hat, daß eine weitere Anfüllung der Gastralhöhle mechanisch unmöglich ist (KAFKA 1913). Bezüglich der „FreBlust“ der Aktinien vgl. auch S. III. e 159.

Das Sauerstoffbedürfnis der Aktinien ist im allgemeinen nicht sehr groß. Darauf deutet schon die Tatsache hin, daß manche Arten sich im Aquarium ohne jede Durchlüftung halten (S. III. e 198). Die Sauerstoffaufnahme der Aktinien ist vom  $O_2$ -Druck abhängig und entspricht selbst bei normalem Sauerstoffdruck (luftgesättigtem

Wasser) nicht dem möglichen Maximum (vgl. hierzu die Untersuchungen O. HARNISCHS [in: Zs. f. vergl. Physiol., **16**, p. 343; 1931] an *Actinia equina* und *Metridium senile*). SUSALTA (Rev. España Biol., **1**, p. 79; 1932) hat kürzlich nachgewiesen, daß *Sagartia troglodytes* noch in einer Wasserstoffionen-Konzentration leben kann, die 100 000mal höher ist als der normale  $p_H$ -Wert des Meerwassers. Nach PETRIK (Biol. Listy, **13**, p. 233 ff.; 1927) zeigen die Aktinien eine größere Widerstandsfähigkeit gegen saure als gegen alkalische Reaktion. Ihre Resistenz gegen arsenige Säure wird merklich erhöht, wenn man dem Seewasser Vitalfarbstoffe (Neutralrot, Bismarckbraun, Janusgrün, Erythrosin, Methylenblau, Kristallviolett) zusetzt. Auch tritt nach vorausgegangener Vergiftung mit arseniger Säure unter der Einwirkung dieser Stoffe eine raschere Rekonvaleszenz der Versuchstiere ein (LEVIN, in: C. R. Soc. Biol. Paris, **114**, p. 909; 1933).

5. Thermische Reize. — Eine starke Erhöhung der Temperatur beantworten die meisten Seeanemonen mit einer vollständigen Einstülpung des oralen Körperpoles. *Calliactis parasitica* reagiert auf eine Erwärmung auf  $+25^{\circ}$  bis  $+30^{\circ}C$  mit wiederholtem Öffnen und Schließen der Tentakelkrone. Ihr Verhalten ist vielleicht „darauf zurückzuführen, daß im Zustand der Kontraktion dem Reiz eine geringere Oberfläche dargeboten wird und daher eine Adaptation an die erhöhte Temperatur eintreten kann, die zur Expansion führt, daß aber die mit der Expansion verbundene Vergrößerung der Körperoberfläche bei der Aktinie überdies die Bloßstellung der empfindlichen Tentakel zur Folge hat, so daß die erhöhte Temperatur wieder als Reiz zu wirken vermag“ (KAFKA 1913). Übrigens gehören thermische Reize zu den wenigen Faktoren, die bei der meist als nicht retraktil geltenden *Anemonia sulcata* (S. III. e 156) eine Kontraktion herbeizuführen vermögen.

6. Tagesrhythmen. — „Wenn die Dämmerung herabsinkt, schließen die Seeanemonen an der Hafenmauer ihre farbigen Kelche und stellen die tastende Bewegung ihrer Fangarme ein; mit den ersten Strahlen der Morgensonne erblühen die bunten unterseeischen Blumenbeete zu neuem Leben“ (ZSCHOKKE 1916). Diese Form der Alternanz (Expansion am Tage, Kontraktion während der Nacht) findet sich besonders scharf ausgeprägt bei solchen Seeanemonen, deren Entoderm mit Zooxanthellen besetzt ist (*Anemonia sulcata*). Andere Aktinien, wie die zooxanthellenfreien Pferdeaktinien des Mittelmeers, zeichnen sich durch einen reziproken Rhythmus aus (Kontraktion am Tage, Expansion in der Nacht). In beiden Fällen haben wir es mit einer ausgesprochenen Tag- und Nachtstellung (Fig. 113, 114) zu tun.

Bei manchen in der Gezeitenzone lebenden Aktinien finden wir ähnliche rhythmische Bewegungen als Reaktionen auf die periodische Wiederkehr von Ebbe und Flut (Kontraktion bei Ebbe, Expansion bei Eintritt der Flut), am deutlichsten wohl bei der *Actinia equina* des Ärmelkanals. BOHN (1908) erblickt den Grund für die durch die Gezeiten bewirkte Periodizität in der Alternanz einer Austrocknung und erneuten Durchfeuchtung der Gewebe. PIÉRON (1908) ist dagegen ge-

neigt, die Kontraktion der Seeanemonen bei Ebbe als eine Anpassung an ein Medium mit veränderlichem  $O_2$ -Gehalt, ihre Expansion bei Flut als Anpassung an ein Milieu mit konstantem  $O_2$ -Gehalt zu betrachten. Bemerkenswert ist der bei den Gezeitenrhythmen zu beobachtende Anti-



Fig. 113.  
*Anemonia sulcata* bei Sonnenaufgang (Tagstellung)  
Nach Th. KRUMBACH (1914).

zipationsreflex, der die Wirkungen der Gezeiten gewissermaßen schon vorwegnimmt, indem die Tiere sich vor Eintritt der Ebbe kontrahieren und, bevor noch die Flut zur Wirkung kommt, wieder entfalten. Wir haben es hier also mit einem fixierten Rhythmus zu tun. — Bringt man Aktinien, die einen ausgesprochenen Ebbe- und Flutrhythmus zeigen, in ein Aquarium, so behalten sie ihre Periodizität bei, obwohl dort die auslösenden Ursachen fehlen. Ob das Aquarium im Dunkelmzimmer steht oder beleuchtet wird, ist für den Ausfall des Versuches gleichgültig. In einem dem Tageslicht ausgesetzten Aquarium wird der Gezeitenrhythmus allmählich durch eine neue Periodizität ersetzt, die dem Wechsel von Tag und Nacht entspricht. Wie schon oben angedeutet wurde, verhalten sich Pferdeaktinien verschiedener Standorte in dieser Hinsicht verschieden. In Binnenmeeren ohne Tidenhub fehlen die Reaktionen auf die Gezeiten, wie PAX an *Actinia equina* des Schwarzen Meeres beobachtete. Auch individuelle Verschiedenheiten spielen eine Rolle. Daß bei der Pferdeaktinie jedes rhythmische Verhalten fehlen kann, beobachtete PIÉRON an einem im strömenden Wasser gehaltenen Exemplar, das 10 Tage ununterbrochen entfaltet war, sich dann für einige *Std.* schloß, um sich abermals für 15 Tage auszubreiten.

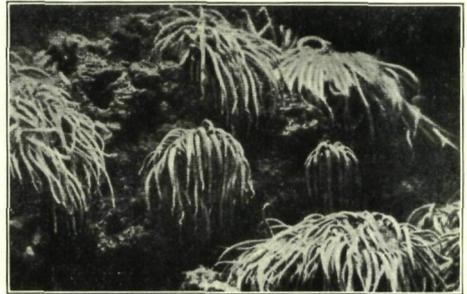


Fig. 114.  
*Anemonia sulcata* bei Sonnenuntergang (Nachtstellung). — Nach Th. KRUMBACH (1914).

7. Leistungen des Nervensystems. — Die Muskulatur der Fußscheibe, des Mauerblattes und der Mesenterien zeichnet sich durch ein auffälliges Vorherrschen der tonischen Funktion aus, auf

die das Nervensystem der Mundscheibe keinen Einfluß ausübt. Die Aktinien besitzen noch ein neuromuskuläres System niederster Ordnung. Mit Recht bezeichnet sie JORDAN als reflexarme Tiere. Abgeschnittene Aktiniententakel reagieren auf mechanische und chemische Reize in derselben Weise wie normale Tentakel, und Seeanemonen, die man durch einen Horizontalschnitt „geköpft“, d. h. ihrer Mundscheibe beraubt hat, kriechen wie unverstümmelte Tiere auf der Unterlage umher. Der Mechanismus dieser Bewegungen vollzieht sich also unabhängig von einem regulatorischen Zentrum. Auf Grund der bisherigen experimentellen Befunde sind wir jedenfalls nicht berechtigt, die Anhäufung nervöser Elemente am oralen Körperpol der Seeanemonen als eine Art Zentralnervensystem zu betrachten und sie in ihrer funktionellen Leistung mit dem Schlundring anderer Invertebraten auf die gleiche Stufe zu stellen.

Was die Beziehungen des Nervensystems zu den peripheren Effektoren anlangt, so erfolgt die Schleimabsonderung durch die Drüsenzellen des Ektoderms, die Entladung der Nesselzellen und die Flimmerbewegung zweifellos ohne nervöse Vermittlung. Unter den Muskeln des Aktinienkörpers lassen sich 4 verschiedene Gruppen unterscheiden: Die *erste* Gruppe, zu der die Längsmuskeln der Akontien gehören, ist vom Nervensystem unabhängig; die Kontraktion dieser Muskeln erfolgt langsam, etwa 1 *min* nach der Reizung; durch Behandlung der Akontien mit Anaesthetica wird die Reaktion der Längsmuskeln in keiner Weise beeinträchtigt. Bei einer *zweiten* Gruppe, die unter anderen die Ringmuskulatur des Mauerblattes umfaßt, ist zwar die Möglichkeit direkter Reizung gegeben, doch werden sie wohl meist durch Vermittlung des Nervensystems in Tätigkeit gesetzt. Der *dritte* Typus neuromuskulärer Organisation zeichnet sich durch eine innige Verbindung von Rezeptoren und Effektoren aus. So löst sich z. B. das basale Ende der Sinneszellen im Ektoderm der Tentakel in feine Fibrillen auf, die — ohne Einschaltung von Ganglienzellen — direkt an die Fasern der Längsmuskulatur herantreten. Bei den Muskeln dieses Typus erfolgt die Kontraktion in weniger als 1 *sec* nach der Reizung; die Anwendung von Betäubungsmitteln führt zum Ausfall der Reaktion. Auch bei der *vierten* Gruppe von Muskeln finden wir schnelle Reaktion und leichte Beeinflussbarkeit durch Anaesthetica. Nur sind hier zwischen Rezeptoren und Effektoren Zwischenelemente in Gestalt von Ganglienzellen eingeschaltet, an denen die ersten Spuren zentraler Funktionen auftreten können.

Nach den Erfahrungen von C. F. A. PANTIN (Journ. exper. Biol., 12, 119—164; 1935) ist bei *Calliactis parasitica* die Reizung des Mauerblattes im basalen Teile am wirksamsten. Eine schwache Reizung führt zu einer Kontraktion der Ringmuskulatur, bei Anwendung stärkerer Reize reagieren auch die Parietobasilar-muskeln. Eine weitere Steigerung der Intensität hat eine Kontraktion der Retraktoren zur Folge. Anwendung stärkster Reize führt zu einer Kontraktion des Sphincters. Während die Reizung des Mauerblattes eine symmetrische Reaktion aller peripheren Muskeln erzeugt ohne besonders starke Wirkung am Reizort, wird durch eine Reizung einer Tentakelseite nur eine örtliche

Kontraktion ausgelöst. Nur stärkste Reize pflanzen sich auch auf benachbarte Tentakel fort. Die Reaktion des Sphincters hängt nicht von der Intensität, sondern von der Frequenz der Reize ab. Je schneller die Reize aufeinander folgen, desto stärker ist ihre Wirkung. Das gleiche gilt für das Peristom. Auch hier sind Änderungen der Reizintensität von geringerem Einfluß als ein Wechsel der Reizfrequenz. Bemerkenswert ist die niedrige Reizfrequenz, auf die die Muskeln von *Calliactis parasitica* antworten. So reagiert die Längsmuskulatur auf eine Reizfrequenz von etwa 1.45 sec, der Sphincter auf eine solche von 0.6 sec. Zum Teil sind die Reaktionen der Muskulatur durch Verschiedenheiten in der Geschwindigkeit der Nervenleitung bedingt. Nach PANTIN pflanzen sich Reize im Mauerblatt von *Calliactis parasitica* mit einer Geschwindigkeit von 10 bis 20 cm pro sec fort; in den Mesenterien beträgt die Geschwindigkeit mehr als 100 cm (vgl. hierzu auch S. III. e 171). Ein schwacher Reiz, der über das Längsleitungssystem der Mesenterien zum Sphincter gelangt, bringt häufig auch die Längsmuskulatur der Tentakel zur Kontraktion. Umgekehrt ist der Sphincter von den Tentakeln aus nur schwer zu erregen. Wie in den Tentakeln scheint auch im Peristom eine Polarität der Reizleitung zu bestehen. Bezüglich der Schlußfolgerungen, die aus diesen Beobachtungen auf das Vorhandensein einer „interneuronalen Bahnung“ gezogen werden, muß auf das Original verwiesen werden. Ein stark abweichendes Verhalten zeigt *Anemonia sulcata*, bei der PANTIN durch Reizung des Mauerblattes nur lokale Reaktionen erzielen konnte. Ein mesenteriales Längsleitungssystem scheint dieser Art zu fehlen.

Für *Metricidium* hat man die *Leitungsgeschwindigkeit der nervösen Bahnen* bei einer Temperatur von  $+21^{\circ}C$  auf 12.1 bis 14.6 cm in 1 sec berechnet. — Kontrahierte Exemplare von *Actinia equina* reagieren auf den Reiz der Wasserbewegung sowohl bei  $+16.5^{\circ}C$  als auch bei  $+27^{\circ}C$  nach 35 bis 36 sec mit einer Expansion ihres Körpers. Ein thermischer Koeffizient im Sinne der VANT HOFFSchen Temperaturregel ist nicht nachweisbar (PIÉRON; in: C. R. Soc. Biol. Paris, **86**, p. 1076; 1922). — Durch Opium kann die Erregbarkeit bedeutend herabgesetzt, durch Chloralhydrat, Chloroform oder in Seewasser gelöstes  $MgSO_4$  vorübergehend ganz aufgehoben werden. Bemerkenswert ist die Widerstandsfähigkeit der Aktinien gegen gewisse Alkaloide (Strychnin, Atropin, Morphin, Kokaïn), aber auch gegen die Extrakte der Nebenniere, Hypophyse und Thyreoidea. Substanzen, welche die nervösen Zentren der Wirbeltiere stark beeinflussen, rufen also im Nervensystem der Seeanemonen keine oder eine nur schwache Wirkung hervor (MAY; in: C. R. Acad. Sci. Paris, **183**, p. 988 ff.; 1926). Gegen Pyrethrin, das auf Crustaceen eine starke Giftwirkung ausübt, sind Aktinien wenig empfindlich (GAUDIN; in: Bull. sci. pharmacol., **42**, p. 145 bis 152, 222—229; 1935); tödliche Dosis von *Actinia equina*: 500 mg pro kg Körpergewicht.

**Fortpflanzung** Im Gegensatz zu den *Ceriantharia*, wo ungeschlechtliche Fortpflanzung nur in Ausnahmefällen beobachtet wird (S. III. e 5), spielt sie bei den Aktiniarien eine erhebliche Rolle.

Sie tritt uns in dieser Anthozoen­gruppe als Längsteilung, Querteilung oder Lazeration entgegen. Knospung gehört, wenn sie bei Seeanemonen überhaupt vorkommt, zu den größten Seltenheiten. Wahrscheinlich lassen sich aber die von manchen Autoren als Knospung gedeuteten Fälle ungeschlechtlicher Fortpflanzung anders erklären. Dies ist offenbar auch die Meinung von T. A. STEPHENSON (1928), der sich hierüber folgendermaßen äußert: „True budding is not a characteristic of the group.“ Derselbe Anthozoenforscher hat darauf hingewiesen, daß die verschiedenen Arten der Fortpflanzung bei den Aktinien insofern gewissen Regeln gehorchen, als bei oviparen Species jede Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung vorkommen kann, daß aber wenigstens bei vielen Arten Lebendiggebären und ungeschlechtliche Fortpflanzung einander ausschließen. Auch pflegen bei ein und derselben Species normalerweise nicht mehrere Formen ungeschlechtlicher Fortpflanzung nebeneinander vorzukommen. Ausnahmen von dieser Regel werden wir im folgenden kennen lernen.

1. Längsteilung. — Längsteilung ist unter den Seeanemonen weit verbreitet. Sie beginnt meist am oralen Pole und liefert im allgemeinen 2 äquale oder subäquale Teilungsprodukte. Bei *Metridium* geht die Teilungsebene häufig durch die große Achse des Schlundrohrs und durch eine Siphonoglyphe, wobei jedem der neu entstehenden Individuen ein Richtungsmesenterium zufällt; doch verläuft sie selten so symmetrisch, daß die beiden Schlundrohre der Tochterindividuen von der

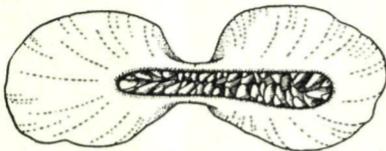


Fig. 115.

*Actinotheryphrodacta* im Begriff, sich in 2 Hälften zu teilen, die nur noch durch den Sphincter und Teile der Mundscheibe zusammengehalten werden (direptive Lazeration). — Nach T. A. STEPHENSON (1929).

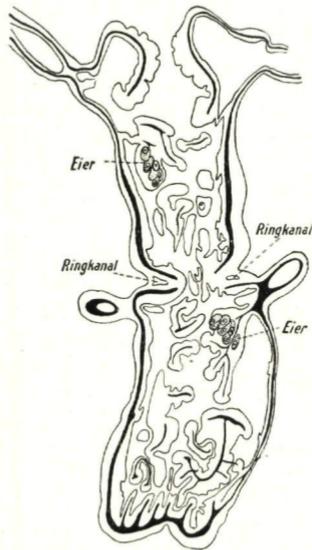


Fig. 116.

Längsschnitt durch ein in Querteilung begriffenes Individuum von *Gonactinia prolifera*. In der Teilungszone, wo die Mesogloea bereits aufgelöst ist, sieht man den Ringkanal. Beide Sprößlinge enthalten Ovarien. — Nach H. KERB (1913).

gleichen Anzahl von Mesenterienpaaren umgeben werden. In den meisten Fällen ist jedoch die Teilungsebene vollkommen unabhängig von den Symmetrieverhältnissen des Muttertieres. Ist der Größenunterschied zwischen den beiden aus einer inäqualen Längsteilung hervorgehenden Tochterindividuen sehr groß, so kann der Eindruck eines Knospungsprozesses hervorgerufen werden.

Eine am oralen Pol beginnende Längsteilung ist besonders häufig bei *Actinothoë anguicomma*, *A. sphyrodeta* (Fig. 115), *Diadumene luciae* und *Anemonia sulcata*, aber auch bei *Metridium senile*, *Actinia equina* u. a. zu beobachten. Bei der Seenelke spielt sich der Vorgang innerhalb weniger *Std.* ab, bei *Anemonia sulcata* bisweilen sogar in 1 bis 2 *Std.* (BOHN 1908); doch kann die Längsteilung bei dieser Art auch einige Tage oder Wochen dauern. Eine *Actinia equina*, die ELMHIRST (1915) beobachtete, begann sich im Alter von 6 *Mon.* zu teilen und vollendete die Teilung binnen 3 *Mon.* Bei der mediterranen *Paranemonia cinerea* beginnt die Längsteilung mit einer Einschnürung der Fußscheibe und schreitet allmählich gegen das orale Ende fort, so daß die neu entstehenden Tochterindividuen nur noch an der Mundscheibe zusammenhängen, ehe sie sich vollständig trennen. Nicht selten gehen bei *Paranemonia cinerea* aus der Längsteilung 3 bis 5 Tochterindividuen hervor. Übrigens kommt eine am aboralen Pole beginnende Längsteilung auch bei unserer *Profanthea simplex* vor, doch ist sie bei dieser noch nicht so eingehend studiert worden wie bei *Paranemonia*.

2. Querteilung. — Eine an die Strobilation der Skyphopolypen erinnernde Form der Querteilung kommt bei *Gonactinia prolifera* vor. Sie beginnt damit, daß etwas unterhalb der Mitte des Körpers ein Kranz kleiner, knospenartiger Hervorragungen sichtbar wird, die Anlage der neuen Tentakel. Alle Tentakelanlagen treten gleichzeitig auf und schreiten auch im Wachstum gleichmäßig fort. Nachdem die untere Hälfte Peristom und Stomodaeum angelegt hat, löst sie sich allmählich von der oberen Hälfte ab.

Die bei dieser Trennung der Tochterindividuen sich atspielenden histologischen Vorgänge werden von KERB (1913) folgendermaßen geschildert: An der Stelle, wo die Einschnürung des Mauerblattes sich zeigt, verdickt sich das Ektoderm bedeutend. Innerhalb dieser Verdickung entsteht durch Delamination ein Ringkanal, dessen Lumen sich allmählich vergrößert. Dadurch werden Mesogloea und Entoderm in das Innere vorgeschoben. „Bald aber wachsen Entodermzellen in die Mesogloea ein und lösen sie an dieser Stelle völlig auf“ (Fig. 116).

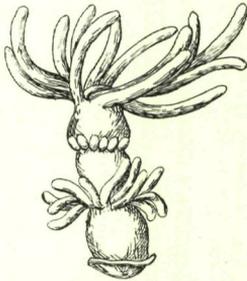


Fig. 117.

Querteilung von *Gonactinia prolifera*; der distale Sprößling beginnt sich nochmals zu teilen, so daß eine Kette von 3 Individuen entsteht. — Nach O. CARLGRÉN (1903).

In der Regel beginnt bei *Gonactinia prolifera* der distale Sprößling sich schon wieder quer zu teilen, ehe der proximale sich abgelöst hat. Dieser neue Teilungsvorgang wird wiederum durch das Hervorsprossen eines Tentakelkranzes eingeleitet. Auf diese Weise entsteht eine Kette von 3 Individuen (Fig. 117). Meist scheint der proximale Sprößling keine weitere Teilung durchzumachen, so daß die Gliederzahl einer solchen Kette 3 im allgemeinen nicht übersteigt. Doch hat KERB (1913) auch Ketten von 4 Individuen beobachtet.

3. Lazeration. — Als Lazeration bezeichnet man die Ablösung kleiner Teilstücke des aboralen Körperendes, die allmählich zu einer vollkommenen Aktinie heranwachsen. Solche Teilstücke enthalten normalerweise Fragmente der Fußscheibe, des Mauerblattes und der Me-

senterien, dagegen fehlen ihnen Tentakel, Mundscheibe und Schlundrohr, Organe, die auf regenerativem Wege neu gebildet werden müssen. Bei der konstruktiven Lazeration, wie sie bei *Actinothoë lacerata* auftritt (Fig. 118), schnüren sich von dem ruhig an seinem Standort verharrenden Muttertier periphere Teile der Basis ab, die noch eine Zeitlang mit ihm durch schmale Stolonen verbunden bleiben können. Ist die Abschnürung beendet, so kriechen die durch Lazeration entstandenen Jungtiere fort. Die direptive Lazeration, die z. B. bei *Sagartia elegans* vorkommt, ist dadurch gekennzeichnet, daß die Teilstücke an ihrem Platze verharren und sich durch Zerreißen von dem davonschleichenden Muttertier lösen. Lazeration ist unter den *Sagartiidae*, *Metridiidae* und *Aiptasiidae* häufig; bei *Actiniidae* wird sie nur selten beobachtet. Bei den übrigen Familien der Aktinarien ist diese Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unbekannt. Konstruktive und direptive Lazeration scheinen nicht bei den gleichen Species vorzukommen.

4. Doppelbildungen. — Nicht selten werden bei *Metridium senile*, aber auch bei *Actinia equina*, *Actinothoë viduata* u. a. Doppelbildungen beobachtet, d. h. Individuen, deren Körper sich gabelt und entweder 2 getrennte Mundscheiben oder 2 voneinander gesonderte Fußscheiben aufweist. Derartige „Monstrositäten“ sind schon den Naturforschern des XVIII. Jahrhunderts aufgefallen. Einer der ersten, der sie beschrieb und abbildete, war der 1789 verstorbene Abbé DICQUEMARE aus Le Havre. Merkwürdigerweise ist es bisher noch niemals gelungen, die natürliche Entstehung solcher Doppeltiere zu beobachten und dadurch eine der Theorien zu bestätigen, die man als Erklärungsversuch herangezogen hat.

Nach der *Konkreszenztheorie* JOHNSTONS gehen Doppelbildungen von Seenelken aus der Verschmelzung zweier ursprünglich selbständiger Individuen hervor. Tatsächlich hat man bei gewissen tropischen Aktinien eine solche Verschmelzung benachbarter Polypen beobachtet; doch spricht gegen diese Deutung die gleichmäßige Färbung aller Doppeltiere. Bei der großen Variabilität der Seenelken sollte man erwarten, daß gelegentlich auch einmal Doppelbildungen beobachtet werden, die durch ihre Farbenverteilung ihre Entstehung aus 2 anfänglich selbständigen Individuen verraten. JOHNSTONS Theorie ist zwar bisher nicht widerlegt worden, aber als allgemein gültigen Erklärungsversuch wird man sie ablehnen müssen.

Die *Teilungstheorie* GOSSES erblickt in den „doppelköpfigen“ Seenelken (Fig. 119) Produkte einer am oralen Körperpol beginnenden Längsteilung, die zum Stillstand gekommen ist. Daß sich solche Doppel-

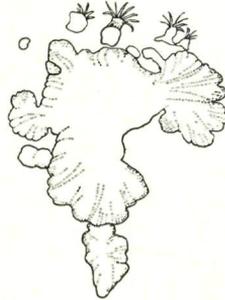


Fig. 118.

Konstruktive Lazeration bei *Actinothoë lacerata*.

Von dem Muttertier, dessen Fußscheibe man hier durch eine Glasscheibe von unten sieht, haben sich basale Teilstücke losgelöst, von denen einige schon Tentakel bekommen haben. — Nach T. A. STEPHENSON (1929).

tiere tatsächlich nicht weiter teilen, zeigt die Beobachtung zweiköpfiger Seenelken und Pferdeaktinien im Aquarium. In einem Falle hat ELMHIRST (Zoologist, [4], 19, p. 21; 1915) eine doppelköpfige *Actinia equina* 4 Jahre in einem Seewasserbecken gehalten, ohne daß die Teilung Fortschritte gemacht hätte, und die hier in Fig. 119 abgebildete doppelköpfige Seenelke wurde von GRIMPE 2½ Jahre im Seeaquarium



Fig. 119.  
Doppelbildung einer weißen Seenelke.  
G. GRIMPE phot. im Aquarium des  
Zoo Leipzig. — Original.

des Leipziger Zoo beobachtet, ohne daß sich an ihr eine Veränderung zeigte. Wie wir (S. III. e 174) gesehen haben, verlaufen die Längsteilungen mitunter sehr langsam, und es erscheint daher nicht unwahrscheinlich, daß sie bisweilen durch Einflüsse der Umwelt ganz zum Stillstand kommen.

Nach der CARLGRENSchen Theorie geht ein Teil der Doppelbildungen aus Lazerationsstücken hervor, die 2 Neubildungszonen angelegt haben. Diese Erklärung, die sich auf experimentelle Erfahrungen stützt, bietet gegenüber anderen Deutungen den Vorteil, daß sie nicht nur die Entstehung von Doppelbildungen, sondern zugleich auch die Häufigkeit ihres Auftretens verständlich macht, indem sie die Erscheinung

auf einen bei fast allen Seenelken zu beobachtenden physiologischen Vorgang, die Lazeration, zurückführt. — Schließlich sei daran erinnert, daß, wie bei den *Ceriantharia*, bisweilen durch Spaltung der Mundscheibe regenerative Doppelbildungen entstehen (S. III. e 20), auch bei den Aktinarien Verletzungen den Anlaß zur Entstehung von Doppeltieren geben können. Mit dieser Möglichkeit rechnete schon die DICQUEMAREsche Theorie, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll. Jedenfalls kann heutzutage als feststehend betrachtet werden, daß Doppelbildungen bei Aktinien auf recht verschiedene Weise entstehen können.

5. Abnorme Tentakelformen. — Das häufige Auftreten abnormer Tentakel bei Aktinien steht wohl auch mit Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Zusammenhang. Fig. 120 zeigt einige Anomalien in der Entwicklung der Tentakel von *Metridium senile*. Schon BOHN hat darauf hingewiesen, daß bei der Längsteilung einer Seeanemone eine Tentakelspaltung eintreten kann. CARLGREN erblickt in den Tentakelauswüchsen die Folge von Verletzungen. Wird ein Tentakel eines geschlossenen Lazerationsstücks, in dem die Mundöffnung noch nicht durchgebrochen ist, verletzt, so spritzt infolge des hohen Innendruckes die Körperflüssigkeit heraus. Allmählich schließt sich die Wunde; aber da die Verschlussmembran wesentlich dünner ist

als die Tentakelwand der Umgebung, wird sie durch den nach dem Wundverschluß wieder auftretenden Innendruck nach außen vorge-  
 trieben und wächst so zu einem Seitenzweig aus. Das häufige Auf-  
 treten von gespaltenen Tentakeln bei Aktinien, die durch künstliche  
 Lazeration entstanden sind (Fig. 121), steht mit dieser Erklärung  
 durchaus im Einklang. Andererseits sei hier daran erinnert, daß schon  
 TUR (Spraw. Towarzystw. nauk. Warszawskiego 1908, p. 201) eine

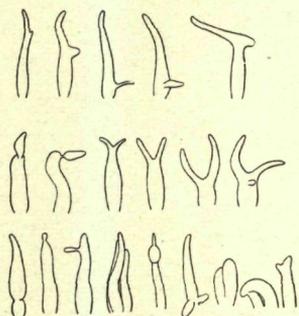


Fig. 120.  
 Abnorme Tentakelformen der  
 Seenelke (*Metridium senile*).  
 Nach B. HAUSDING (1913).

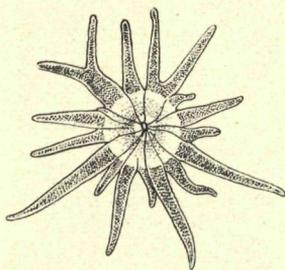


Fig. 121.  
 Durch künstliche Lazeration  
 erzielt Exemplar von *Sagartia*  
*troglodytes* mit Bifurkation  
 zweier Tentakel in 10facher  
 Vergrößerung. — Nach T. A.  
 STEPHENSON (1929).

Bifurkation eines Tentakels von *Anemonia sulcata* beschrieben hat,  
 über die er berichtet: „Une malformation évidemment congénitale; pas  
 de traces des lésions traumatiques.“ HAUSDING (1913) leitet die  
 mannigfachen Anomalien in der Hauptsache von ursprünglich mitein-  
 ander verwachsenen Tentakeln ab.

6. Geschlechtliche Fortpflanzung. — Die reifen Ge-  
 schlechtsprodukte werden bei den Aktinien im allgemeinen durch De-  
 hiszenz frei. Für die Eier gilt dies wohl ausnahmslos; die Hoden stehen  
 bisweilen durch präformierte Öffnungen mit der Gastralhöhle in Ver-  
 bindung, so daß die Entleerung des Sperma ohne Gewebszerreißung  
 stattfinden kann. Neben der diözischen Geschlechterverteilung ist auch  
 Zwittertum nicht selten. Bei den hermaphroditischen Seeanemonen  
 scheint Dichogamie, d. h. ungleichzeitige Entwicklung der Geschlechts-  
 produkte, die Regel zu bilden, weil sie das sicherste Mittel zur Ver-  
 hütung der Selbstbefruchtung ist. In den meisten Fällen dürfte Protan-  
 andrie vorliegen; wahrscheinlich kommt aber auch Protogynie vor.  
 Einen Fall von synchroner Ausbildung der Geschlechtsprodukte beob-  
 achtete T. A. STEPHENSON (1929) bei der zwittrigen *Sagartia troglo-  
 dytes* (vgl. hierzu auch S. III. e 193).

7. Morphologie der Geschlechtszellen. — Die reifen  
 Spermien der Seeanemonen besitzen einen eiförmigen oder koni-  
 schen Kopf, dem seitlich (*Tealia felina*) oder hinten (*Actinothoë viduata*)  
 ein verhältnismäßig großes Nebenkernorgan ansitzt. Nach RETZIUS  
 (1904) stellt die seitliche Lage des Nebenkernorgans einen sehr ur-

sprünglichen Zustand dar, der uns merkwürdigerweise auch bei den Tunikaten begegnet. Der Schwanz der Spermien ist in ein Hauptstück und ein deutlich abgesetztes, feines Endstück gegliedert. — Die Eier der meisten Arten sind von einer strukturlosen Membran umgeben, deren Oberfläche dicht mit kurzen, konischen, stark lichtbrechenden Stacheln besetzt ist. Daneben kommen aber auch stachellose Eihüllen vor (*Metridium*, *Sagartia*). Das Auftreten einer Mikropyle ist für *Tealia felina* sicher nachgewiesen; für eine Reihe anderer Formen wird ihr Fehlen angegeben.

8. Eiablage. — Sehr leicht läßt sich im Aquarium die Eiablage von *Metridium senile* beobachten. „Beginnt eine der Nelken“, so schreibt HARTLAUB (1914), „damit, ihre reifen Eier zu entleeren, so folgen bald die anderen nach, und die männlichen Exemplare stoßen solche Wolken von Sperma aus, daß bald das ganze Becken milchig getrübt ist und die Nelken völlig verhüllt sind.“ PAX sah die gelblich-weißen Eier von *Metridium*, in Schwaden zusammenhängend, im Wasser flottieren, durch ein glashelles, schleimiges Sekret miteinander verbunden. Die Eiablage von *Anemonia sulcata* beschreibt PAX (1907) folgendermaßen: Zunächst wurde das Schlundrohr ausgestülpt, bis es sich schornsteinartig etwa 3 cm über die Fläche der Mundscheibe erhob. Dann wurden die Eier paketweise ausgestoßen, und zwar wurden sie offenbar nur durch die Zilienströmung des Schlundrohrs emporgeführt. Kontraktionsbewegungen waren an dem Tiere nicht zu bemerken. Die ganze Eiablage dauerte mit kleinen Unterbrechungen fast 2 Tage, und in dieser Zeit wurden viele Hunderte, ja vielleicht Tausende von Eiern ausgestoßen, die, weil spezifisch nur wenig schwerer als Wasser, ganz allmählich zu Boden sanken. Nach der Eiablage zeigte das Tier eine auffällige Beweglichkeit. Es verließ seinen Platz, den es seit Monaten innegehabt hatte, und verkroch sich unter einen überhängenden Felsen. Dort blieb es ganz ausgestreckt mit schlaff herunterhängenden Tentakeln sitzen und ging nach Verlauf von weiteren 3 Tagen zugrunde. Bei *Edwardsia beaitempsi*, wo die Eiablage etwa  $\frac{1}{2}$  Std. dauert, machen sich schon 2 Std. vorher Prodromalerscheinungen bemerkbar. Die durch Dehizensenz frei gewordenen Eier flottieren nämlich in der Gastralhöhle und geraten dabei auch öfters in die transparenten Tentakel (WIETRZYKOWSKY 1914).

9. Eifarbe. — Im allgemeinen sind die Eier der Aktinien weiß gefärbt. Als Beispiel einer einheimischen Art mit fleischfarbenen bis rosa Eiern sei hier *Bolocera tuediae* genannt.

10. Eigröße. — Die Eier der Seeanemonen zeigen bemerkenswerte Größenunterschiede. So ist der Inhalt des Eies von *Bolocera tuediae* reichlich 1000mal größer als desjenigen von *Sagartia troglodytes*. Der Durchmesser des Eies beträgt in mm bei: *Sagartia troglodytes* 0.1, *Edwardsia beaitempsi* 0.2, *Peachia hastata* 0.25, *Anemonia sulcata* 0.35, *Tealia felina* 0.6, *Bolocera tuediae* 1.1. Im übrigen zeigt der Bestand einer und derselben Art an verschiedenen Standorten nicht selten erhebliche Differenzen. So erreichen die Eier der Seanelken bei Plymouth nach RAWLINSON (1934) einen Durchmesser von 0.174 mm, die der

„Dingle anemone“, einer im Brackwasser des River Mersey auftretenden Zwergrasse der Seenelke, dagegen nur einen Durchmesser von 0.11 bis 0.13 mm.

11. Brutpflege. — Bei den Aktinien mit innerer Befruchtung findet die Entwicklung bis zur Planula im mütterlichen Körper statt. Das ist die primitivste Form der Brutpflege. Gewöhnlich werden die Jungen auf dem 12-Tentakel-Stadium vom Muttertier ausgestoßen; doch kann bei *Tealia felina* var. *crassicornis* die Dauer der Brutpflege unter Umständen wesentlich verlängert werden. So fand CARLGREN (1901) in einem dem Beringmeer entstammenden ♀ dieser Art, das selbst 80 Tentakel besaß, ein Junges mit 76 Tentakeln! Meist fungiert die Gastralhöhle des Muttertieres als Brutraum. In anderen Fällen siedeln sich die Jungen auf der Außenseite des mütterlichen Körpers an, oder sie entwickeln sich in besonderen Bruträumen, die durch ektodermale Einstülpung der Körperwand entstehen. Die Bruträume dürften schon vor der Fortpflanzungszeit vorhanden sein, aber erst durch den funktionellen Reiz ihre definitive Größe erhalten. Sobald die Jungen die Bruttaschen verlassen haben, erfolgt eine partielle Rückbildung dieser Organe.

Zweifellos zeigt die Verbreitung der Brutpflege unter den Seeanemonen insofern gewisse Beziehungen zum Klima, als sie polwärts an Häufigkeit zunimmt. Besondere ektodermale Bruträume finden sich sogar ausschließlich bei den Bewohnern der Arktis und Antarktis. Andererseits hat schon GRAVIER darauf hingewiesen, daß manche Aktinien der Gezeitenzone unter wechselnden klimatischen Verhältnissen ihre Brutpflege beibehalten. Das gilt z. B. für *Actinia equina*, deren Junge sich nicht nur an der Murmanküste, sondern auch im Golf von Guinea im mütterlichen Körper entwickeln. Hier handelt es sich offenbar um ein Artmerkmal, das unter den verschiedensten äußeren Bedingungen mit großer Zähigkeit bewahrt wird.

Nach PAX (1930) haben die Jungen von *Actinia equina* bei der Geburt ein Gewicht von 0.17 bis 0.32 g. Der Durchmesser ihrer Fußscheibe beträgt 4 mm, die Länge der Tentakel 2 mm. Über die Fortpflanzungstätigkeit jener Pferdeaktinie, die ein Alter von 66 Jahren erreicht hat (S. III. e 185), sind wir recht genau unterrichtet. Während der ersten 20 Jahre seiner Gefangenschaft brachte das Tier 334 Junge zur Welt; dann folgte eine Periode der Sterilität, und in seinem 36. Lebensjahre stieß es in einer einzigen Nacht 230 Junge aus. Nun war die Aktinie wiederum 15 Jahre steril, um von ihrem 51. bis 56. Lebensjahr mehr als 150 Junge hervorzubringen. Über die Fortpflanzungstätigkeit dieser Pferdeaktinie im letzten Jahrzehnt ihres Lebens stehen leider keine Aufzeichnungen mehr zu Gebote.

12. Fortpflanzungszeiten. — Über die Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung unserer einheimischen Seeanemonen liegen nur sehr wenige Angaben vor. In Helgoland haben die Pferdeaktinien vom XII. an Junge; in Plymouth fällt die Fortpflanzung in den I. bis VIII., in Neapel in den IX., und an der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres fand PASPALEFF (1933) vom III. bis V. trüchtige *Actinia*

*equina*. GRAVIER sammelte im Golf von Guinea Pferdeaktinien mit Jungen im VII. und VIII., also in derselben Jahreszeit, in der sich die Art auch bei Plymouth fortpflanzt! — *Cereus pedunculatus* ist in Plymouth Winterlaicher (XII. bis II.), in Triest Winter- und Frühjahrs-laicher (I. bis IV.), und in Neapel Herbstlaicher (IX. bis XI.). — *Bunodactis verrucosa* pflanzt sich bei Plymouth in derselben Zeit (III. u. IV.) fort wie nach den Beobachtungen von PAX in Rovigno d'Istria. — Die Eiablage von *Tealia felina* erfolgt in Helgoland im IV., in Plymouth im V. Ganz ähnlich verhält sich *Sagartia troglodytes*, die nach PAX (1920) in Helgoland Anfang IV. trüchtig ist, in Plymouth dagegen erst im V. Winterlaicher sind in Plymouth *Halcampa chrysanthellum* und *Sagartia elegans*, Winter- und Frühjahrs-laicher (I. bis IV.) *Hormalthia coronata*, Sommerlaicher im allgemeinen *Metridium senile*. Doch zeigt diese Art an verschiedenen Standorten ein abweichendes Verhalten: Millport III. bis VI., Plymouth VIII. bis IX. (RAWLINSON 1934). Weitere Beobachtungen sind dringend erwünscht.

### Entwicklungsgeschichte

#### 1. Embryonalentwicklung. —

Die Furchung der Seeanemonen verläuft im allgemeinen (*Peachia*, *Actinia*, *Metridium*, *Sagartia*) total und äqual oder subäqual. Häufig beginnt sie mit einer Kernteilung, die anfänglich nicht von einer Zerklüftung des Protoplasma begleitet wird (*Tealia*, *Bolocera*). Inäquale Furchung ist bei Aktinien selten. Die Mehrzahl der Seeanemonen gehört zweifellos dem radiären Furchungstypus an, doch ist auch spirallige Anordnung der Blastomeren beobachtet worden. Für *Adamsia* wird das vorübergehende Auftreten einer durch Faltenbildung bedingten zweischichtigen Praegastrula angegeben.

Neben der durch Dotterfüllung des Blastozöls gekennzeichneten Stereoblastula kommt auch in einzelnen Fällen (*Metridium*) eine Coeloblastula vor. Im Gegensatz zu den Alzyonarien, wo Delamination vorherrschen scheint, entsteht das Entoderm der Seeanemonen am häufigsten durch Invagination (Embolie). Immigration ist bei den Aktinarien in polarer und multipolarer Ausbildung nachgewiesen worden; Delamination scheint bei ihnen gar nicht vorzukommen. Die anfangs unregelmäßige Gastrula nimmt eine eiförmige Gestalt an, und ihre Oberfläche bedeckt sich mit Zilien, mit denen sich die als Planula zu bezeichnende Larve zu bewegen beginnt (Fig. 122). Dabei ist der aborale, oft durch einen Wimperschopf (Fig. 127) und ein einfaches Sinnesorgan ausgezeichnete Pol nach vorn, der orale nach hinten gerichtet. Unmittelbar nach Be-

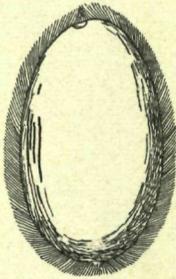


Fig. 122.  
Wimperte Larve von  
*Tealia felina*. — Nach  
A. APPELÖF (1900).

endigung der Gastrulation bildet sich als gallertartiges Abscheidungsprodukt der primären Keimblätter die Mesogloea, deren zellige Elemente (Fig. 82) überwiegend dem Ektoderm entstammen. Bei allen Seeanemonen, die eine Invaginationsgastrula entwickeln, bleibt der Blastoporus erhalten und wird, nachdem die Einstülpung des Schlund-

rohrs erfolgt ist, zur Schlundpforte; bei den übrigen erfolgt sekundär ein Durchbruch der Planulawand.

Alle Aktinienlarven durchlaufen ein Stadium mit 8 Mesenterien (Edwardsia-Stadium). Die Reihenfolge der Entstehung dieser 8 Mesenterien unterliegt gewissen Schwankungen; stets aber eilen die ventrolateralen Mesenterien den übrigen im Wachstum voran. Diese Zwillingmesenterien, die genetisch etwas Zusammengehöriges darstellen, aber keineswegs dem Mesenterienpaar einer erwachsenen Aktinie entsprechen, zerlegen die Gastralhöhle der Larve in 2 Fächer sehr ungleicher Größe. Dann entwickelt sich meist das dorsale Richtungs-mesenterienpaar, nur wenig später das ventrale; zuletzt erscheinen die dorsolateralen Zwillingmesenterien (Fig. 123).

Die Anlage der Mesenterien bei der Aktinienlarve erfolgt also bilateral-symmetrisch. Denkt man sich durch eine Larve des Edwardsia-Stadiums einen sagittalen Schnitt gelegt, der das Tier in 2 spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegt, dann läßt sich die

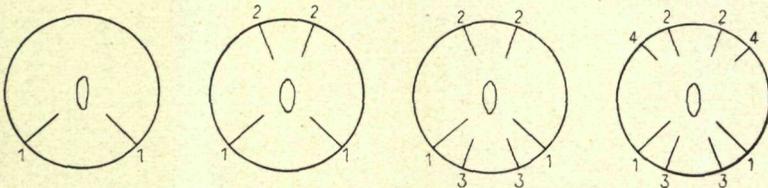


Fig. 123. Entstehung der ersten 8 Mesenterien bei den Aktinarien.  
Nach H. DE LACAZE-DUTHIERS (1872).

Mesenterienfolge durch eine einfache Formel ausdrücken, in der jedes Mesenterium eine seiner relativen Entstehungszeit entsprechende Ziffer trägt. In der in Fig. 123 abgebildeten Larve begegnen uns in dorsoventraler Richtung die Mesenterien 2—4—1—3; neben dieser Mesenterienfolge kommt aber ebenso häufig die Folge 4—2—1—3 vor. Unter den Filamenten treten die am frühesten auf, welche den Rand der ventrolateralen Zwillingmesenterien erfassen. In jedem Filament eilt der Mittelflügel des Anokraspedons den Seitenflügeln in der Entwicklung voraus.

Nach der herrschenden Ansicht sind die Flimmerstreifen der Filamente ektodermaler Entstehung. Daß sie in bezug auf ihre Herkunft mit dem Epithel des Schlundrohrs übereinstimmen, wird wohl kaum von jemandem ernstlich bestritten. Aber wenn auch die ektodermale Natur der Flimmerstreifen der vollständigen Mesenterien durchaus begreiflich erscheint, so bereitet die Ableitung der gleichen Organe vom Ektoderm bei den unvollständigen Mesenterien dem Verständnis unüberwindliche Schwierigkeiten. Andererseits erscheint die Annahme nicht tragbar, daß die Filamente der vollständigen Mesenterien anderer Entstehung sein sollten als die der unvollständigen Mesenterien. Eine Nachprüfung dieses Sachverhalts erscheint dringend erwünscht.

In den Larven des Edwardsia-Stadiums sind die Längsmuskelpolster oft schon gut entwickelt; 4 laterale Mesenterien wenden ihre Muskelfahnen der ventralen Seite zu, die übrigen 4 treten zu 2 sagittal gelegenen Richtungs-mesenterienpaaren zusammen; d. h.: 6 Mesenterien des Edwardsia-Stadiums tragen ihre Retraktoren auf der ventralen und nur 2 auf der dorsalen Seite.

Aus dem Edwardsia-Stadium geht die Aktinienlarve in das Stadium der Halcampa (Fig. 124) über, indem in jedem der lateralen und ventrolateralen Fächer ein Mesenterium entsteht, das seine Längsmuskeln der dorsalen Seite zukehrt. Das Halcampa-Stadium ist also durch den Besitz von 12 Mesenterien ausgezeichnet, die zu 6 Paaren vereinigt sind. Während diese Protomesenterien in Form von Zwillingmesenterien entstehen und erst sekundär zu Paaren zusammentreten, werden alle später gebildeten Mesenterien (Metamesenterien) im allgemeinen paarweise angelegt. Die Unterscheidung zwi-

schen Protomesenterien und Metamesenterien ist also entwicklungs-  
geschichtlich begründet.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Aktinien erfolgt der Mesenterienzuwachs in sämtlichen Exozölen. Doch gibt es auch Ausnahmen von dieser Regel. So entstehen in der Familie der *Endococclitidae* die Mesenterien II. und folgender Ordnung in den Endozölen.

Auf sehr merkwürdige Weise kommt die dekamere Anordnung der Mesenterien bei *Tealia felina* zustande. Bei dieser Art entsteht, nachdem sie das Halcampula-Stadium erreicht hat, zunächst in den lateralen, wenig später auch in den ventralen Exozölen je ein Metamesenterienpaar, das infolge seines raschen Wachstums bald den Protomesenterien völlig gleicht. Die 10 Mesenterienpaare I. Ordnung setzen sich also aus 6 Paar Proto- und 4 Paar Metamesenterien zusammen. In analoger Weise gehören von den 10 Mesenterienpaaren II. Ordnung 2 Paar dem 2. und 8 Paar dem 3. Zyklus an, und die 20 Mesenterienpaare III. Ordnung setzen sich aus 4 Paar Mesenterien des 3. und 16 Paar Mesenterien des 4. Zyklus zusammen.

In vielen Fällen entstehen die Metamesenterien gleichzeitig; bisweilen aber legen sich die Mesenterien des 3. Zyklus von der dorsalen nach der ventralen Seite hin an. Auch bezüglich des Längenwachstums der Mesenterien verhalten sich die einzelnen Arten durchaus verschieden. Ist für manche Species ein akropetales, von der Fußscheibe gegen das Peristom fortschreitendes Wachstum der Mesenterien kennzeichnend, so wachsen bei anderen die Mesenterien vom distalen Ende gegen die Basis, während bei einer dritten Gruppe die Mesenterien am proximalen und am distalen Ende simultan entstehen (CARLGREN 1927).

Die Mesenterialstomata verdanken Resorptionsvorgängen in der Mesogloea ihre Entstehung. Der Sphincter differenziert sich erst, nachdem die Retraktoren der Mesenterien bereits ausgebildet sind. Die Tentakel entstehen als Ausstülpungen des Gastralraumes (Fig. 125),

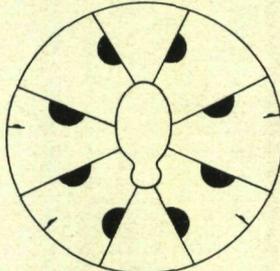


Fig. 124.  
Querschnitt durch die  
Schlundrohrregion einer  
Aktinienlarve im Stadium der  
Halcampula. — Nach F. PAX  
(1928).

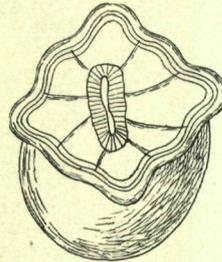


Fig. 125.  
Larve von *Tealia felina*  
mit eben angelegten  
Tentakeln. — Nach  
A. APPELÖFF (1900).

und zwar sprossen die 8 ersten Tentakel etwa gleichzeitig hervor. Nur die Richtungstentakel zeigen, wenigstens in gewissen Fällen, schon frühzeitig die Tendenz, den übrigen Tentakeln im Wachstum entweder vorauszuweichen (*Bunodactis*-Typus) oder hinter ihnen zurückzubleiben (*Peachia*-Typus). Bei *Bunodactis* erweisen sich von den 8 ersten Tentakeln 6 als Endozöltentakel, 2 als Exozöltentakel, bei *Peachia* finden wir umgekehrt 2 Endozöltentakel und 6 Exozöltentakel (Fig. 126). Auch in der Entwicklung der Tentakel 9 bis 12 unterscheiden sich beide Typen wesentlich.

2. Larvenformen. — Während in vielen Fällen Tentakel schon im Acht-Mesenterien-Stadium auftreten, kennen wir andererseits eine beträchtliche Zahl pelagischer Aktinienlarven, bei denen sogar im

24-Mesenterien-Stadium noch keine Tentakel angelegt sind. Zu der ersten Gruppe gehört die epökisch auf Medusen lebende (S. III. e 200) Larve von *Peachia hastata* (Fig. 127), zur zweiten die Larve von *Sagartia viduata* (Fig. 128).

Die Größenunterschiede der beiden Larven sind sehr beträchtlich.

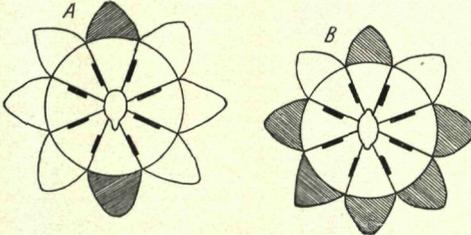


Fig. 126. Schematische Darstellung der Tentakelanordnung im Achtentakelstadium, aus der die spätere Verteilung der Tentakel auf die primären Endozöle und Exozöle zu ersehen ist. Endozötentakel gestreift, Exozötentakel weiß. A *Bunodactis*, B *Peachia*. Nach O. CARLGRÉN (1904).

Die ältesten Larven von *Peachia hastata* werden 6 mm lang; die Länge der Larven von *Sagartia viduata* schwankt zwischen 200 und 220  $\mu$ .

Etwa die gleiche Größe erreichen die Larven von *Metridium senile*. Manche dotterreiche, verhältnismäßig große Larven, wie die in Fig. 125 abgebildete Larve von *Tealia felina* var. *laevis*, halten sich während ihres ganzen Larvenlebens am Boden auf; andere führen eine planktische Lebensweise.

Über die Dauer des Larvenlebens liegen nur wenige Beobachtungen vor. Nach einer mir freundlichst von Herrn Prof. MIELCK (Helgoland) mitgeteilten Beobachtung setzen sich die Larven von *Metridium senile* am 13. Tage fest. Durchschnittlich dürfte die Schwärmzeit planktischer Aktinienlarven etwa 7 bis 8 Tage betragen.

In 2 Punkten unterscheiden sich die Aktinienlarven wesentlich von den erwachsenen Tieren: im

Besitz eines Sinnesorgans sowie in der kräftigen Entwicklung des ektodermalen Nervensystems am aboralen Pol, zwei Anlagen, die sich zurückbilden, sobald die Tiere von der planktischen zur halbsessilen Lebensweise übergehen. Auch treten im Ektoderm der Körperwand bei

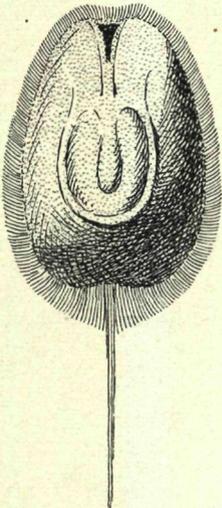


Fig. 127.  
Larve von *Sagartia viduata*.  
Nach O. CARLGRÉN (1906).

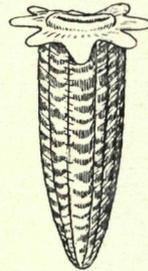


Fig. 128.  
Larve von *Peachia hastata*. — Nach  
A. C. HADDON (1889).

den Larven Spirozysten auf, was im erwachsenen Zustande nur bei primitiven Formen der Fall ist und bei ihnen mit Recht als larvaler Charakter gedeutet wird.

3. **Eintritt der Geschlechtsreife.** — Nach CHMIELEWSKI (1922) soll *Actinia equina* im Alter von 14 *Mon.* geschlechtsreif werden. — In neuerer Zeit ist von CARLGREN bei Aktinienlarven Pädogenese beobachtet worden. Der schwedische Forscher nimmt an, daß die als Larven bereits geschlechtsreif gewordenen Individuen nach Entleerung ihrer Gonaden in normaler Weise ihre Umwandlung zum erwachsenen Tier vollziehen und dann zum zweiten Male zur Fortpflanzung schreiten. Wir würden es hier also mit einer Erscheinung zu tun haben, die vollkommen mit der von CHUN entdeckten Dissogonie der Rippenquallen übereinstimmt. Übrigens vermutet GRAVIER (1919, p. 736), daß auch bei *Actinia equina* Pädogenese vorkommt.

4. **Lebensalter.** — Nach den Beobachtungen der Zoologischen Station Neapel dürften viele Seeanemonen nicht älter als 1 Jahr werden. Doch gibt es von dieser Regel zahlreiche Ausnahmen, die beweisen, daß ein Teil der Aktinarien zu den langlebigsten Invertebraten gehört. *Tealia felina* ist von HEINRICH (Blätt. f. Aquar.- u. Terrarkde., 30, 1919) 2½ Jahre im Aquarium gehalten worden. In der Biologischen Anstalt auf Helgoland sah PAX im VI. 1935 mehrere Exemplare von *Peachia hastata*, die im VI. 1930 als Larven in der Nordsee gefischt worden sind. *Metridium senile* ist (nach briefl. Mitteilg. des Herrn MÜLLEGER) in der Zoologischen Station Büsum über 5 Jahre im Seewasserbecken gehalten worden. *Anemonia sulcata* hat in Rovigno d'Istria ein Alter von mehr als 10 Jahren erreicht (briefl. Mitteilg. Prof. KRUMBACHS). QUINTIN (1910) hat *Sagartia troglodytes* und *S. anguicoma* je 15 Jahre in Gefangenschaft gehalten. Wie mir Herr Prof. RACOVITZA (Klausenburg) mitteilte, haben 10 Exemplare des Seemaßliebchens (*Cereus pedunculatus*) in Banyuls s. m. mehr als 10 Jahre gelebt; im Neapeler Aquarium hat diese Art 20 Jahre ausgehalten. Daß dies für das Seemaßliebchen jedoch eine nur verhältnismäßig kurze Spanne Zeit bedeutet, beweist ein Fall, über den ASHWORTH & ANNANDALE (1898) berichten: 1862 wurden an der Küste von Arran Aktinien gesammelt und in ein Seewasserbecken gesetzt; 1904 lebten noch 16 Individuen. Diese haben also ein Alter von 42 Jahren erreicht. Nachdem schon ANNANDALE berichtet hatte, daß einige Exemplare noch 1912 am Leben seien, entnehme ich einer briefl. Mitteilg. T. A. STEPHENSONS vom 7. V. 1924, daß dies auch damals noch zutrif. Die Tiere waren 1924 also 62 Jahre alt. Gleichzeitig machte mich Herr Prof. STEPHENSON darauf aufmerksam, daß ASHWORTH & ANNANDALE diese Aktinien irrtümlicherweise als *Sagartia troglodytes* bezeichnet haben, während es sich tatsächlich um *Cereus pedunculatus* handele. Genaue Daten über das Lebensalter liegen nur noch für *Actinia equina* vor. Eine 1828 von dem schottischen Zoologen DALYELL bei North Berwick dem Meere entnommene Pferdeaktinie starb im VIII. 1887 in einem Aquarium des Botanischen

Gartens in Edinburgh. Ihr Alter wurde zu Beginn der Gefangenschaft auf 7 Jahre geschätzt. Sie würde demnach 66 Jahre alt geworden sein.

### Regeneration

Auf die engen Beziehungen, die zwischen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, insbesondere der Lazeration der Aktinien, und Regenerationsvorgängen bestehen, ist schon (S. III. e 175) hingewiesen worden. Species, bei denen natürliche Lazeration vorkommt, zeigen bei künstlicher Lazeration ein größeres Regenerationsvermögen als solche, denen diese Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung fehlt. So lieferte bei *Sagartia elegans* (bei der natürliche Lazeration häufig ist) die künstliche Lazeration in 100% der Fälle ein positives Ergebnis, bei *Sagartia troglodytes* (bei der natürliche Lazeration fehlt) dagegen nur in 2.6% der Fälle (T. A. STEPHENSON 1929).

1. Autotomie. — Bei einigen Seeanemonen tritt die entodermale Ringmuskulatur zur Bildung eines Sphincter tentaculi zusammen, der bei der Autotomie die Rolle eines Brechmuskels spielt. Fig. 129 stellt

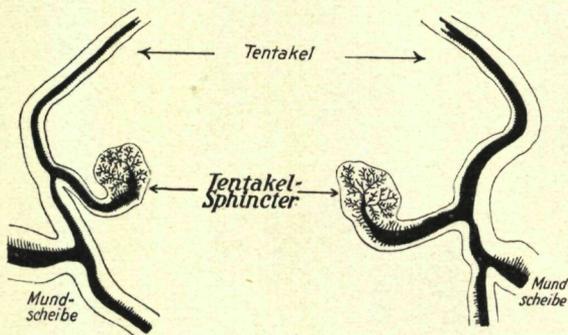


Fig. 129. Längsschnitt durch die Basis eines Tentakels von *Bolocera tuediae*. Der Tentakelsphincter ist auf dem Schnitt quer getroffen; rechts und links die angrenzenden Teile der Mund-scheibe. — Nach O. CARLGREN (1893).

einen durch die Tentakelbasis und die angrenzenden Teile der Mund-scheibe von *Bolocera tuediae* gelegten Längsschnitt dar, auf dem der Brechmuskel und die zukünftige Bruchstelle deutlich zu erkennen ist. Eine Aktinie, die eine derartige Selbstamputation vorgenommen hat, weist ein Peristom auf, das außer der zentralen Mundöffnung noch zahlreiche, in alternierenden Kreisen angeordnete Löcher trägt. Solche autotomierte Tiefseeformen fanden sich in der Ausbeute der „Challenger“-Expedition und veranlaßten R. HERTWIG zur Aufstellung seiner *Stomidientheorie*, welche besagte, daß bei den Seeanemonen des Abyssals in Anpassung an die eigentümlichen Ernährungsverhältnisse ein vollständiger Schwund der Tentakel eingetreten sei. Durch CARLGREN (1899) wurde nachgewiesen, daß es sich in diesen Fällen<sup>23)</sup> nicht

<sup>23)</sup> Bezüglich der Aktinien mit rückgebildeten Tentakeln sei auf S. III. e 129 verwiesen.

um Aktinien mit rückgebildeten, sondern mit abschnürbaren Tentakeln handelt und daß die Selbstverstümmelung auch nicht eine nur bei Tiefsee-Aktinien zu beobachtende Erscheinung sei.

Autotomie ist bei den Seeanemonen nicht an das Vorhandensein eines Brechmuskels gebunden. Sie kommt auch bei Arten vor, die keinen Tentakel-Sphincter besitzen, so z. B. bei *Anemonia sulcata*, wo sie nach BOHN (1908) durch starke Belichtung ausgelöst werden kann. Bei der mit einem Schnürmuskel ausgestatteten *Bolocerooides* geschieht die Selbstamputation schon auf geringe Reize hin; infolgedessen ist sie bei Angehörigen dieser Gattung häufig.

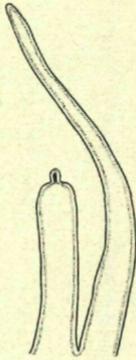


Fig. 130.  
Wundverschluß eines  
quer durchschnittenen  
Tentakels von  
*Metridium* durch  
Muskelkontraktion.  
Nach W. M. CHESTER  
(1912).

Recht bemerkenswerte Feststellungen machte OKADA (1926) an einer in der Umgebung von Misaki heimischen *Bolocerooides*-Art. Diese besitzt die Fähigkeit, ihre Tentakel zu autotomieren. Nach etwa 1 Woche treten an den abgeworfenen Tentakeln<sup>24)</sup> regenerative Prozesse auf: An der Bruchstelle bildet sich ein Regenerationskegel, die Anlage eines Tentakels; durch Einstülpung bildet sich ein neues Stomodaeum. Der autotomierte Tentakel hat sich in eine kleine Aktinie mit 2 Tentakeln und einem Stomodaeum verwandelt. Etwas später werden 2 weitere Tentakelpaare gebildet. Die Mesenterien entstehen wie bei der Embryonalentwicklung als entodermale Falten. Während aber in der Ontogenese 8 Protomesenterien gebildet werden (S. III. e 181), liefert die Regeneration zunächst nur 4 Mesenterien, die dem ventrolateralen und dem dorsolateralen Paar des Embryos entsprechen. Im Gegensatz zu dieser Beobachtung haben sich an autotomierten Tentakeln von *Bolocera tuediae* niemals irgend welche regenerative Prozesse feststellen lassen.

2. Wundverschluß und Wundheilung. — Wird die Spitze eines Tentakels einer Seanelke abgeschnitten, dann kollabiert der Tentakelstumpf, da der Turgor plötzlich nachläßt, und kontrahiert sich in der Längsrichtung. Sehr oft erfolgt gleichzeitig eine Krümmung benachbarter Tentakel und eine partielle Retraktion der Mundscheibe, so daß der verstümmelte Tentakel vollständig verdeckt wird. Nach etwa 2 min entfaltet sich das Peristom wieder. Ein funktioneller Wundverschluß kommt zunächst durch eine starke Kontraktion der Ringmuskulatur zustande, wobei am distalen Ende des Tentakelstumpfs eine zitzenförmige Ausstülpung entsteht (Fig. 130). Der strukturelle Wundverschluß geschieht nach etwa 24 Std. durch Wiederherstellung der normalen Lage der Epithelien. Die histologische Untersuchung zeigt, daß die Ektodermzellen an der Verwachsungsstelle niedriger sind als in

<sup>24)</sup> CARLGRÉN (Fysiogr. Sällsk. Lund Förhandl., 3, p. 118—122; 1934) ist der Meinung, daß es sich in dem von OKADA beschriebenen Fall um regenerative Prozesse handelt, die nicht vom Tentakel, sondern von der Mundscheibe ausgehen.

anderen Körperteilen. Sowohl im Ekto- wie im Entoderm fehlen Muskulatur und Nervenschicht, während Nesselzellen und Drüsenzellen schon spärlich vorhanden sind; die Mesogloea ist noch nicht entwickelt (Fig. 131).

3. Neubildung von Bindegewebe. — Eine Neubildung von Bindegewebe läßt sich bei Aktinien leicht dadurch erzielen, daß man das Mauerblatt des Versuchstieres mit einem Seidenfaden durchnäht, den man an beiden Enden mit einem Knoten versieht. Schon einige *Std.* nach Einführung des Fadens tritt in der Mesogloea eine Vermehrung von Wanderzellen ein, die an den folgenden Tagen an-

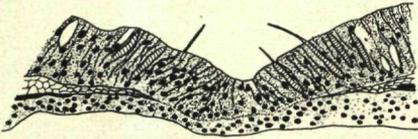


Fig. 131.  
Querschnitt durch einen in Wundheilung begriffenen Tentakel von *Metridium*. — Nach W. M. CHESTER (1912).

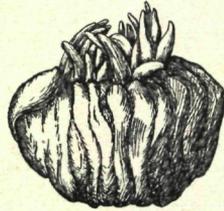


Fig. 132.  
Stück der Körperwand von *Metridium senile*; auf regenerativem Wege sind Tentakel hervorgesproßt. Nach O. CARLGRÉN (1909).

dauert. Die Anzahl der Fibroblasten bleibt annähernd konstant. Nach 9 bis 12 Tagen weisen nahezu alle Wanderzellen Eosinophilen-Charakter auf. Nach etwa 25 Tagen findet man in der ödematösen Grundsubstanz im Bereich der Wunde zahlreiche in Zerfall begriffene Eosinophile. Die beim Durchnähen der Körperwand zerstörten Zellen werden von den Wanderzellen durch Phagozytose aufgenommen. Andererseits kommen aber auch Wanderzellen um. Es ist nämlich unmöglich, die Körperwand der Aktinie keimfrei zu durchnähen. Der Einstich der Nadel schafft Eingangspforten für die verschiedenartigsten Krankheitserreger, und so kann die Entzündung leicht septischen Charakter annehmen. Die Wanderzellen beseitigen nicht nur absterbende Gewebsteile, sondern verschlingen auch Mikroorganismen. Dabei geht eine beträchtliche Zahl von ihnen zugrunde, und es entsteht ein Produkt, das dem Eiter der höheren Tiere ähnelt. Auf Schnitten durch Seeanemonen, die 1 *Mon.* mit einem Seidenfaden im Körper gelebt haben, kann man außer den Eosinophilen eine große Menge Amöbozyten beobachten, die unter Bildung von Synzytien den Fremdkörper umhüllen, in dessen Inneres eindringen und schließlich Material zur Bildung faserigen Bindegewebes liefern (MALOWITSCHKO 1928, 1931).

4. Herkunft des Regenerationsmaterials. — Im allgemeinen entsteht bei den Aktinien das Regenerat aus demselben Keimblatt, dem das gleiche Organ des Embryos entstammt. Von dieser Regel der Keimblattkonstanz gibt es aber eine Ausnahme, deren Kenntnis wir HAZEN (1909) verdanken. Bei der Regeneration von *Diadumene luciae* soll das Schlundrohr ganz aus entodermalem Gewebe aufgebaut werden, während es bei der embryonalen Entwicklung nach der herrschenden

Meinung aus dem Ektoderm hervorgeht. Da in neuerer Zeit jedoch Zweifel an der Richtigkeit dieser Auffassung geäußert worden sind, erscheint es notwendig, die normale Entwicklung des Stomodaeum nochmals zu untersuchen.

5. Regenerative Potenzen verschiedener Körperregionen. — Bis vor kurzem herrschte im Schrifttum die von CARL GREN begründete Auffassung, daß der distale Teil des Aktinienkörpers nicht imstande sei, die Fußscheibe zu regenerieren. Indem KOLODZIEJSKI (1932) bei *Actinia equina* in 11 Fällen einen Ersatz der Fußscheibe erzielte, hat er den experimentellen Beweis für die Unhaltbarkeit dieser Auffassung erbracht. Die Neubildung erfolgt außerordentlich langsam, und dies erklärt die negativen Ergebnisse früherer Forscher. In einzelnen Fällen erfolgt ein Ersatz der amputierten Fußscheibe erst nach 10 Mon. Es scheinen also Hemmungsfaktoren vorhanden zu sein, die erst überwunden werden müssen, damit Regenerationsfähigkeit wirksam werden kann. Daß auch ein autotomierter Tentakel imstande ist, alle fehlenden Organe zu regenerieren, wurde bereits (S. III. e 186) erwähnt. Nach einer Beobachtung CARL GRENS tritt an regenerierenden Stückchen der Körperwand von *Metridium senile* der während der Ontogenie verloren gegangene Wimperbesatz (S. III. e 158) wieder auf.

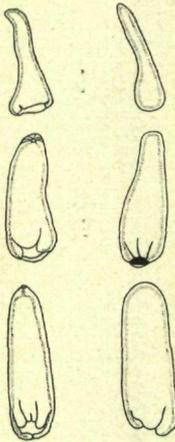


Fig. 133.  
Ein durch Schnitte in 3 Teile zerlegter Tentakel von *Metridium*. Links: unmittelbar nach der Operation. Rechts: 6 Std. später. — Nach W. M. CHESTER (1912).

6. Regeneration und Symmetrie. — Für die Beurteilung des Einflusses der Regeneration auf die Symmetrie der Aktinien sind die umfangreichen Untersuchungen CARL GRENS über die Mesenterienentwicklung bei künstlicher Lazeration von großer Bedeutung. Ein Hinweis auf diese wichtigen Arbeiten muß hier genügen.

7. Polarität und Heteromorphosen. — An den Tentakeln von *Metridium* läßt sich das Vorhandensein einer ausgesprochenen Polarität außer an der Konstanz in der Richtung des Wimperschlages und gewissen Kontraktionsbewegungen auch an der Art des Wundverschlusses erkennen. Fig. 133 A stellt einen durch Schnitte in 3 Teile zerlegten Tentakel von *Metridium* unmittelbar nach der Operation dar; Fig. 133 B zeigt die gleichen Fragmente 6 Std. später. Proximales und distales Ende verhalten sich bezüglich des Wundverschlusses verschieden.

Die stark entwickelte Polarität der Seeanemonen macht es begreiflich, daß bei diesen Tieren trotz ihres hohen Regenerationsvermögens Heteromorphosen nur selten zur Beobachtung gelangen. Immerhin ist diese Erscheinung auch bei Aktinien im Freien festgestellt worden. Künstlich läßt sich bei *Metridium senile* in derselben Weise wie bei *Cerianthus* (S. III. e 21) durch einen seitlichen Einschnitt in die Kör-

perwand eine zweite Mundscheibe mit Mundöffnung und Tentakelkranz erzeugen. Voraussetzung für das Zustandekommen einer Heteromorphose auf diesem Wege ist, daß der Schnitt nicht nur das Mauerblatt, sondern auch das Schlundrohr durchtrennt und eine allzu rasche Wundheilung durch ein eingeführtes Kartonstückchen verhindert wird. Beim Zerlegen von Aktinien in kleine Teilstücke erzielte CARLGREN (1909) heteromorphe Tiere mit je einem Tentakelkranz an beiden Körperenden (Fig. 134).



Fig. 134.  
Heteromorphose bei  
*Actinotheria viduata*:  
Exemplar mit zwei  
Tentakelkränzen.  
Nach O. CARLGREN  
(1909).

8. Reduktionserscheinungen. — An einer durch einen Querschnitt halbierten Seenelke beobachtete CARLGREN (1909) eine Atrophie der Tentakel, die zu warzenähnlichen Gebilden reduziert wurden; bei einer hungernden *Tealia felina* sah CLUBB totale Resorption der Tentakel eintreten. ISSEL (Biologia marina; Milano 1918; p. 271) beobachtete bei einer hungernden *Actinia equina* eine Rückbildung der Tentakel bis zu fast völligem Schwund. Daß *Hormathia*-Arten ihre Tentakel bei mangelhafter Fütterung in der Gefangenschaft leicht reduzieren, ist allgemein bekannt. Nach BÖHNKE (Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrarkde., 32, p. 745; 1935) tritt dies bei

*Calliactis parasitica* besonders dann ein, wenn die Aktinie frei (d. h. ohne Einsiedlerkrebs) lebt.

*Aiptasia carnea* entdifferenziert ihre Gewebe unter dem Einfluß stark verdünnter Cyankalilösungen (PORTMANN 1926). Nach 5 bis 6 Tagen werden die Spitzen der Tentakel undurchsichtig, nach 10 Tagen erscheinen sie merklich verkürzt. Um den 20. Tag herum beginnt

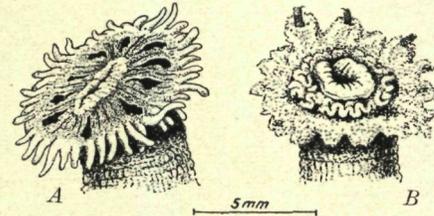


Fig. 135.

Zerfall des Tentakelkranzes einer *Aiptasia carnea* in einer verdünnten Cyankalilösung.

Bei A sind nur die größeren Tentakel zerfallen (Lücken im Peristom), bei B befinden sich Tentakelkranz und Peristom in Zerfall. — Nach A. PORTMANN (1926).

ihr Zerfall, dem bald die Rückbildung des Peristoms folgt. „Schließlich wird ein Zustand erreicht, auf dem das Tier nur noch ein schlaffer Sack ist, dessen oralen Rand der zerfallene Tentakelkranz bildet, und in dessen Mitte, durch die Mesenterien mit dem Mauerblatt verbunden, das intakte Schlundrohr hängt. Zwischen Schlundrand und Tentakelresten quellen aus dem Innern die Mesenterialfilamente und Akontien heraus und schließen den Binnenraum gegen außen ab“ (Fig. 135 B). Auf jedem Stadium der Rückbildung ist bei Rückkehr in normales Seewasser volle Restitution der entdifferenzierten Teile möglich, selbst wenn Tentakel und Peristom vollständig zerfallen sind. Erst wenn der Zerfall auch das Schlundrohr ergriffen

hat, findet keine Erholung mehr statt. Die histologische Untersuchung zeigt, daß Schlundrohr, Mesenterialfilamente und Akontien der Wirkung von KCN am längsten widerstehen. Durch große Resistenz zeichnet sich auch das Entoderm der Fußscheibe, des Mauerblattes und der Tentakel, weniger das der Mesenterien aus. Am hinfälligsten ist das Ektoderm (mit Ausnahme desjenigen von Schlundrohr und Mesenterialfilamenten). Unter dem Einfluß von KCN machen die einzelnen Zellen charakteristische Veränderungen durch (Fig. 136). Recht bemerkens-

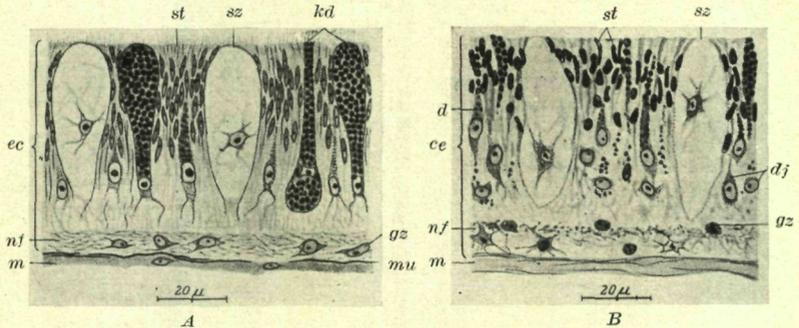


Fig. 136. Längsschnitt durch das Ektoderm des Schlundrohrs von *Aiptasia carnea*. A in normalem Zustande, B in einem fortgeschrittenen Stadium der Entdifferenzierung. *dj* Junge Drüsenzellen; *ec* Ektoderm; *gz* Ganglienzellen; *kd* Körnerdrüsenzellen; *m* Mesogloea; *mu* Muskelfasern; *nf* Nervenfaserschicht; *st* Stütz-; *sz* Schleimzellen. Nach A. PORTMANN (1926).

wert ist der Funktionswechsel vieler Drüsen- und Stütz- und Phagozyten werden. Ekto- und entodermale Muskelfasern verhalten sich ganz verschieden. Noch auf späten Stadien der Rückbildung bleiben die Ganglienzellen erhalten. Regenerierende Körperteile von *Aiptasia* sind gegen KCN widerstandsfähiger als differenzierte Gewebe. In KCN-Konzentrationen, in denen normale Tiere ihre Tentakel zurückbilden, differenzieren sich die Regenerate weiter. Die gleichen Rückbildungsercheinungen wie mit einer verdünnten KCN-Lösung lassen sich durch Nahrungsentzug herbeiführen, doch beginnt die Reduktion hungrierender Versuchstiere erst nach 3 Mon. (PORTMANN 1926).

### Rassenbildung

1. Ökologische Rassen. — Eine Erscheinung, die bisher sehr wenig Beachtung gefunden hat, deren Studium aber gerade in Nord- und Ostsee wertvolle Ergebnisse zu liefern verspricht, ist die Ausbildung von Standortsmodifikationen und ökologischen Rassen unter den Aktinien. Obwohl das vorliegende Beobachtungsmaterial noch sehr dürftig ist, lassen sich schon jetzt gewisse biologische Gesetzmäßigkeiten erkennen, die sich etwa folgendermaßen formulieren lassen (PAXsche Regel):

a) Die Bewohner von Standorten, die dem Sonnenlicht ausgesetzt sind, zeigen lebhaftere Farben als ihre an lichtarmen Orten lebenden Artgenossen. Schon WALTON (1911) hat darauf hingewiesen, daß *Actinia equina* an besonnten Orten dunkelrot gefärbt ist, während die

unter Steinen oder zwischen Algen lebenden Tiere eine hellrote oder grüne Färbung zeigen. Im Firth of Clyde tritt die Pferdeaktinie in 2 Farbschattierungen auf: einer tiefroten, bisweilen fast schwarzen Rasse, die in ihrem Vorkommen an exponierte Standorte gebunden ist, und einer weniger intensiv gefärbten, die an geschützten Orten lebt. Die gleiche Erscheinung wird von der neuseeländischen *Actinia tenebrosa* Farqh. berichtet. Auch *Cereus pedunculatus* zeigt an lichtarmen Standorten auffallend blasse Farben. Nach ELMHIRST & SHARPE (1920) ist bei *Actinia equina* die Färbung erblich.

b) *Flachwasserformen sind lebhafter gefärbt als Tiere aus größerer Wassertiefe.* Auch hier liegt zweifellos eine Lichtwirkung vor; die aus größerer Tiefe stammenden Tiere sind Schattenformen. Sehr leicht ist die Abhängigkeit der Färbung von der Tiefe des Standortes bei der Seenelke (*Metridium senile*) zu beobachten. Die Bewohner flacherer Seeegründe erscheinen in ihrer überwiegenden Zahl gleichmäßig lachsfarben, während die Tentakel weiße Spitzen tragen oder in ihrer ganzen Ausdehnung grau wie Rauchquarz aussehen. Die in tieferen Wasserschichten lebenden Seenelken kleiden sich entweder in schneeweiß oder sind nahezu farblos. Auf die blasse Färbung der in tieferem Wasser lebenden Exemplare von *Tealia felina* hat schon GOSSE (1860) aufmerksam gemacht; eine Tatsache, die auch von Helgoländer Beobachtern bestätigt wird (Tier- u. Pflanzenleben d. Nordsee, 2. Lfg., p. 13; 1922). In einem verdunkelten Aquarium verblasen die lebhaften Farben der Strandform von *Tealia felina* binnen 6 Mon.; umgekehrt nehmen die blassen Tiefwasserformen dieser Aktinie an Intensität der Färbung zu, wenn man sie dauernd dem vollen Tageslichte aussetzt (ELMHIRST & SHARPE 1923).

c) *Reinwassertiere sind lebhafter gefärbt als Schmutzwassertiere.* Auf diese Erscheinung hat als erster KRUMBACH (Die Naturwiss., 2, p. 518; 1914) hingewiesen. Nach seinen Beobachtungen nimmt *Anemonia sulcata* in Häfen mit getrübttem Wasser etwa die Farbe eines hellen Milchkaffees an. „Im ganz klaren Wasser und in der Nähe der Ebbegrenze haben die Arme leuchtend weinrote Spitzen. Hält man diese Farbenviarietät unter den Bedingungen, unter denen die Hafenform gedeiht, so verliert sich das schöne Weinrot.“ Auch ISSEL (Biologia marina; Milano 1918, p. 271) beobachtete, daß *Anemonia sulcata* im schmutzigen Wasser der Häfen von Camogli und Portofino einfarbig weißgelb aussieht, während sie im reinen Wasser der offenen See eine gelbbraune bis grüne Körperfarbe annimmt und die Tentakeln violette Spitzen tragen. Stücke von *Tealia felina*, die aus dem Wattenmeer stammen, haben durchweg schmutziggrüne Tentakel und nicht so leuchtende Farben wie Helgoländer Exemplare (HAGMEIER & KÄNDLER 1927). Bekannt ist den Aquarienliebhabern die unscheinbare Färbung von *Tealia felina* in Wilhelmshaven, Blankenberghe und der Zuiderzee. Nach STEUER (Internat. Rev. ges. Hydrobiol., 3, p. 6; 1910) ist auch *Ragactis pulchra* im reineren Wasser der istrianischen Scoglieni durch leuchtendere Farben ausgezeichnet als ihre im trüben Wasser des Triester Golfes lebenden Artgenossen.

d) *Strandformen sind kleinwüchsiger als Tiefwassertiere.* Im Golf von Marseille findet sich eine auffallend große Form von *Anemonia sulcata* mit tief gekerbtem distalen Körperrande fast ausschließlich im Gebiete der *Zostera*-Wiesen in einer Tiefe von 15 bis 20 m, während unmittelbar am Strande eine kleine Form mit weniger deutlich gekerbtem Körperrande auftritt. Eine ähnliche Rassendifferenzierung scheint sich an der englischen Küste herausgebildet zu haben, wo *Anemonia sulcata* im allgemeinen eine Vorliebe für die Felsen der Gezeitenzone bekundet, aber bei Falmouth auf Seegras vorkommt (VALLENTIN; in: Ann. Mag. Nat. Hist., [6], 16, p. 422; 1895). Daß die großwüchsigen, von den Aquarien des Binnenlandes als Schauobjekte besonders begehrten Exemplare der dickhörnigen Seerose (*Tealia felina*) fast immer tieferen Wasserschichten entstammen, ist allgemein bekannt: GIENKE (Schrift. Zool. Stat. Büsum, 2. 9, p. 99; 1921) hebt besonders die geringe Körpergröße der in Wilhelmshaven vorkommenden *Tealia felina* hervor.

e) *Brackwasseraktinien sind kleiner als ihre Artgenossen in salzreichem Wasser.* So erreicht nach den Beobachtungen von PAX an der bulgarischen Küste die im Schwarzen Meer lebende Rasse von *Actinia equina* niemals die Durchschnittsgröße von Nordseetieren; dasselbe berichtet RIZZI (Ricerche Lagunari, No. 5, [ser. biol.], p. 32; 1907) von den im Lagunengebiet Venetiens heimischen Pferdeaktinien, die stets kleiner sind als ihre in der Adria lebenden Artgenossen. Daß *Actinia equina* im Mittelmeer größer wird als in Norwegen, hat schon GRAVENHORST (Tergestina, Breslau 1831, p. 118) bemerkt. Bei der Pferdeaktinie scheinen also die Verhältnisse tatsächlich so zu liegen, daß die durchschnittliche Körpergröße von der Salinität des Standortes abhängt. Auch tritt im Reliktensee Mogilnoje die Seenelke in einer kleinwüchsigen Rasse auf, ähnlich der, die kürzlich von RAWLISON (1934) aus dem Brackwasser des River Mersey beschrieben wurde. Vor allem sollten Ostsee-Exemplare von *Tealia felina* und *Metridium senile* in bezug auf Körpergröße und Gewicht mit Nordseetieren verglichen werden. Ebenso wäre wohl auch eine Untersuchung des Bestandes von *Actinia equina* in der Oosterschelde sowie der Population von *Sagartia troglodytes* am Strande von Noordwelle (Insel Schouwen) lohnend.

In manchen Fällen bleibt die Deutung von Befunden, die im Schrifttum mitgeteilt werden, unsicher. Wenn MÖRIS (1873) berichtet, daß alle von ihm in der Ostsee beobachteten Seenelken eine bräunliche Färbung aufwiesen, weiße Individuen dagegen fehlten, so kann man nur vermuten, daß dies mit der Tiefe der Standorte zusammenhängt. Und wenn in der englischen Literatur angegeben wird, daß *Tealia felina* in Aberystwyth lebhafter gefärbt sei als an der Küste von Sussex, so könnte man vielleicht an die Wirkung einer Trübung des Meerwassers an der Kreideküste Englands denken.

Bei den bisher besprochenen Beispielen handelt es sich zweifellos um einen nicht-geographischen Typus beginnender Artbildung unter den Aktinien. Gerade in dieser Tiergruppe kennen wir zahlreiche Grenzfälle, bei denen es strittig ist, ob man die betreffenden Formen — um mit RENSCH zu sprechen — „noch“ als ökologische Rassen oder „schon“ als Arten auffassen soll. Während *Actinia equina* vivipar ist, scheint die bisher meist als Varietät der Pferdeaktinie gedeutete *Actinia fragacea* ovipar zu sein. Beide Formen unterscheiden sich auch ökologisch voneinander: *A. fragacea* lebt auf Sandboden am Grunde isolierter Blöcke, während *A. equina* sich in einem höheren Niveau auf Felsgrund ansiedelt. Im Englischen Kanal und an den atlantischen Küsten Frankreichs bestehen also zwischen *equina* und *fragacea* die gleichen Unterschiede in bezug auf Fortpflanzungsbiologie und Ökologie, wie wir sie aus dem Mittelmeer von der viviparen *A. equina* und der oviparen *A. cari* kennen, die bald als Varietät von *equina*, bald als selbständige Art aufgefaßt wird. Bei Triest kommen *A. equina* und *cari* nie-

mals an dem gleichen Standorte vor, und wo sich ihre Wohngebiete etwa einmal berühren, da scheint die rote *equina* die grüne *cari* zu verdrängen (BRANDT 1931). Mit der verschiedenen Wassertiefe, in der *A. equina* und *cari* im Mittelmeer leben, hängt nach PAX (1908) der verschiedene Habitus beider Formen im Zustande völliger Kontraktion zusammen: *A. equina* zeigt in dieser Phase ein tonnenförmiges Aussehen, d. h. sie zieht das Mauerblatt über Tentakel und Mundscheibe zusammen, ohne sich wesentlich in der Längsrichtung zu kontrahieren; *A. cari* verkürzt dagegen das Mauerblatt auch in der Längsrichtung, so daß sie einer *Fissurella* nicht unähnlich sieht. Da *equina* der Gefahr des Trockenlaufens ausgesetzt ist, verringert sie das Volumen ihrer Gastralhöhle bei der Kontraktion nur unbedeutend und behält auf diese Weise in ihrem Körper einen ansehnlichen Wasservorrat zurück. Für die ständig vom Wasser bedeckte *cari* ist diese Wasserspeicherung überflüssig. Sie schmiegt sich eng an den Felsen an und zeigt die Kontraktionsform, die wir bei den meisten Seeanemonen beobachten. L. & G. TEISSIER (1930) bezeichnen die Artenpaare *equina-fragacea* und *equina-cari* als Zwillingarten („espèces jumelles“), deren Entstehung sie auf eine physiologische Mutation zurückführen.

Seit langem ist bekannt, daß manche Aktinien sich in einzelnen Teilen ihres Verbreitungsgebietes auf verschiedene Art fortpflanzen: So ist *Tealia felina* in der Nordsee ovipar, im hohen N dagegen vivipar, und zwar werden die Jungen dort in einem sehr weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadium geboren (vgl. hierzu S. III. e 179). Aber auch innerhalb kleinerer Meeresgebiete finden sich bemerkenswerte Unterschiede der Fortpflanzung: So ist *Sagartia troglodytes* in den britischen Gewässern ausschließlich vivipar (T. A. STEPHENSON 1929). Das gleiche Verhalten zeigen Helgoländer und Büsumer Stücke (PAX 1920); aber an der skandinavischen Küste ist die Art ovipar, und dort erscheinen ihre Larven zu gewissen Zeiten regelmäßig im Plankton. Umgekehrt pflanzt sich die vivipare *Actinia equina*, die vom Barentsmeer bis in den Golf von Guinea verbreitet ist, überall auf die gleiche Weise fort.

Auf die verschiedene Virulenz der Pferdeaktinien einzelner Standorte hat RICHERT (1903) hingewiesen. Nach seinen Erfahrungen ist die Rasse des Mittelmeers giftiger als die an den atlantischen Küsten Frankreichs heimische. WALTON (1911) glaubt beobachtet zu haben, daß die an exponierten Stellen lebenden *Actinia equina* mehr Randsäckchen haben als ihre an geschützten Standorten vorkommenden Artgenossen, eine Angabe, die der Nachprüfung bedarf.

2. Geographische Rassen. — Während sich das Prinzip des Rassenkreises auf Ceriantharia, Madreporaria und Octocorallia ansehnlich nicht anwenden läßt, stellen zweifellos bei Zoantharien und Antipatharien manche Arten Komplexe geographischer Rassen dar (PAX; in: Zool. Jahrb., [Syst.], 63, p. 419; 1932). Auch unter den Aktinarien dürfen wir das Vorkommen geographischer Rassenbildung als sehr wahrscheinlich annehmen. So läßt sich wohl *Metridium senile* als ein Rassenkreis auffassen, dem außer der Rasse der europäischen W-Küste (*M. s. senile*) die des atlantischen N-Amerika (*M. s. marginatum*), die der pazifischen Küste N-Amerikas (*M. s. fimbriatum*) sowie die kleinwüchsige Form des Reliktensees Mogilnoje (*M. s. mogilnojense*) angehören. Freilich besteht in diesem Punkte noch keine vollständige Übereinstimmung. BOONE (Bull. Vanderbilt Mar. Mus., 4, p. 61; 1933) betrachtet *M. senile* als eine einheitliche Art. CARLGREN (1933, p. 24) schreibt dagegen: „It seems that we may regard *fimbriatum* at least as a variety of *dianthus*.“ Auch die bisher als Einheit aufgefaßte *Actinia equina* dürfte sich als Rassenkreis im Sinne der modernen Tiergeographie erweisen (PAX; in: Mitt. Naturwiss. Inst. Sofia, 1936). Wenn diese Auffassung richtig ist, dann hätten wir in Seenelke und Pferdeaktinie Typen vor uns, bei denen die Bildung ökologischer und geo-

graphischer Rassen nebeneinander vorkommt. Bezüglich der Rassenkreise *Halcampoides purpurea* und *Tealia felina* sei auf S. III. e 93 u. 97 verwiesen.

3. Bastarde. — Ob Bastardierung bei Aktinien stattfindet, ist nicht ganz sicher. Es sind zwar Hybriden beschrieben worden (*Hormathia nodosa*  $\times$  *Hormathia digitata* und *Tealia felina*  $\times$  *Cribrinopsis similis*); vorläufig fehlt aber noch der experimentelle Beweis für das Vorkommen von Bastardbefruchtung.

**Periodische Wanderungen** Über das Vorkommen periodischer Wanderungen bei Aktinien liegen bisher nur sehr wenige Beobachtungen vor. Schon GOSSE (1860, p. 23) hat die Vermutung ausgesprochen, daß die jungen Seenelken, die man an der englischen Küste in der Gezeitenzone antrifft, mit zunehmendem Alter seewärts wandern, indem sie sich von ihrer Unterlage loslösen und sich dem Ebbestrom anvertrauen. Daß *Tealia felina* im Herbst an der englischen Küste nicht selten frei im Wasser flottierend angetroffen wird, wurde schon (S. III. e 155) erwähnt. Regelmäßige Wanderungen scheint in vielen Teilen ihres Verbreitungsgebietes *Anemonia sulcata* zu unternehmen. PRENANT (Trav. Stat. Biol. Roscoff, 6, p. 23; 1927) stellte in der Umgebung von Roscoff fest, daß die Art in ihrer Jugend *Zostera*-Blätter besiedelt, um später diese Assoziation zu verlassen. Die gleiche Beobachtung machte PAX bei Chioggia (Venetien). Dort leben die jungen *Anemonia sulcata* ebenfalls nur auf den Blättern von *Zostera marina* L., während die erwachsenen Tiere sich auf den Pfeilern der Brücke ansiedeln, die von Chioggia nach Sottomarina führt. Die Strecke, die sie offenbar in dem bei Ebbe der Lagune entströmenden Wasser flottierend zurücklegen, hat eine Länge von etwas mehr als 1 km. Die Notwendigkeit solcher Wanderungen ergibt sich aus der Entwicklung der *Zostera marina*. Nach C. FLAHAULT (Lebensgeschichte d. Blütenpflanzen Mitteleuropas, 1. 1, p. 523; 1908) „werden im Herbst die langen Spreiten der Sommerblätter abgeworfen, und sie bilden nun die bekannten großen Massen von im Wasser treibendem Seegras“. Weitere Beobachtungen über derartige Wanderungen von Seeanemonen sind erwünscht.

**Veränderungen der Aktinienfauna in geschichtlicher Zeit**

Über Wandlungen der Aktinienfauna in historischer Zeit ist wenig bekannt. Immerhin liegen einige Beobachtungen vor, die darauf hindeuten, daß schon verhältnismäßig geringfügige Veränderungen des Standorts ein Verschwinden einzelner Arten oder wenigstens eine starke Abnahme ihres Bestandes zur Folge haben können. Nach briefl. Mitteilg. G. GRIMPEs waren in den Jahren 1909 bis 1912 *Actinia equina* und *Metridium senile* an den Bühnen und Brücken von Amrum und Hörnum (Sylt) häufig; später (1921, 1924, 1926) sind sie an diesen Standorten infolge Versandung der Küste verschwunden. Auch an der W-Seite von Helgoland hat der ehemals reiche Bestand von *Tealia felina* seit Errichtung der Schutzmauer (1919) zweifellos eine Einbuße erfahren. Durch die Trockenlegung der Zuiderzee ist das Areal der Art, wie schon (S. III. e 144) erwähnt wurde, gleichfalls eingeschränkt

worden. Daß man aber bei der Bewertung solcher Angaben größte Vorsicht walten lassen muß, zeigt folgendes Beispiel. V. DALLA TORRE (Fauna von Helgoland, p. 96; 1889) hat die Seenenke in Helgoland nur „vereinzelt und selten“ angetroffen. HARTLAUB (1896) nennt sie wenige Jahre später an dem gleichen Standort „sehr häufig“. In diesem Falle liegt wohl keine Vermehrung des Bestandes vor, sondern der Widerspruch dürfte auf die Anwendung verschiedener Sammelmethode, vielleicht auch auf eine verschiedene Länge der Beobachtungszeit zurückzuführen sein.

Leider fehlen auch noch planmäßig durchgeführte Beobachtungen über die Geschwindigkeit der Besiedelung steriler Standorte durch Aktinien. Nach PAX trugen die Betonblöcke, die man nach dem Kriege in Helgoland versenkt hatte, um den Hafen zu sperren, bei ihrer im VI. 1935 erfolgten Hebung einen dichten Besatz von Seenenken (*Metridium senile*). Wie HERPIN (Ann. sci. nat., 2 vol. 18, p. 145 ff.; 1935) berichtet, wurde die Strandfauna von Cherbourg durch Eingriffe des Menschen vollständig vernichtet. Zwei *Mon.* nach Beendigung der Bagger- und Befestigungsarbeiten (IV. 1932) war der Sandgrund des neuen Strandes noch vollkommen steril. Eine merkliche Neubesiedlung setzte erst im I. 1933 ein. Verhältnismäßig spät erschienen *Actinothoë anguicomma* und *Anemonia sulcata*.

Besonderes Interesse beansprucht ein in den letzten Jahrzehnten beobachteter Fall von Verschleppung einer Aktinie durch den Schiffsverkehr. 1890 trat an der Küste von Connecticut eine bis dahin unbekannte Aktinie auf, die wir heute unter dem Namen *Diadumene luciae* (Fig. 63) kennen. 1892 wurde sie in New Haven beobachtet und verbreitete sich von dort aus sehr rasch nach O und N. VERRILL sprach schon damals die Vermutung aus, daß die Art in den letzten Jahren sich stark vermehrt haben müsse und wahrscheinlich in New Haven gar nicht einheimisch, sondern mit Austern aus dem S eingeschleppt worden sei. Über die ursprüngliche Heimat des Tieres hat sich jedoch nichts Sicheres feststellen lassen. 1895 erreichte *Diadumene luciae* Newport, 1898 Woods Holl, 1899 Nahant, 1901 Salem. Wo sie auftrat, wurde sie in großen Massen beobachtet; heute gehört sie zu den gemeinsten Aktinien an der Küste der Neu-England-Staaten. In dem strengen Winter 1917/18 verschwand sie in der Umgebung von Woods Holl, hat aber in den folgenden Jahren das verlorene Gebiet wieder besiedelt. Mit Recht macht T. A. STEPHENSON (1935, p. 205) aber darauf aufmerksam, daß es sich in diesem Falle um eine erneute Einschleppung handeln kann: „It is possible that this »recovery« is only apparent. The new flourishing population may, in fact, represent a fresh invasion of the locality.“ Eine weitere Ausbreitung nach N scheint an der amerikanischen Küste seit 1901 nicht mehr erfolgt zu sein. Dagegen hat *Diadumene luciae* seit vier Jahrzehnten auch in Europa festen Fuß gefaßt. 1896 wurde sie zum ersten Male in Plymouth beobachtet, 1911 trat sie im Golf von Neapel auf, wurde 1913 in Holland festgestellt, und 1920 hat sie die Deutsche Bucht (Büsum) erreicht. In den letzten Jahren scheint sich ihr Bestand in Büsum stark vermindert zu haben.

Das gleiche wird aus Plymouth berichtet: „Seems to be dying out at Plymouth; there was great difficulty in getting it in 1927 and then only a few small specimens“ (Plymouth Marine Fauna, II. ed., p. 89; 1931).

Inzwischen scheint sie sich im Mittelmeer weiter ausgebreitet zu haben. So wurde sie 1930 im Lagunengebiet von Venedig nachgewiesen, nachdem sie schon vorher im Suezkanal aufgetreten war (Transact. Zool. Soc. London, 22, p. 444; 1927). Auch aus dem Stillen Ozean liegen Meldungen vor. 1906 wurde *Diadumene luciae* in San Francisco beobachtet. 1909 erschien sie an der O-Küste von Vancouver, wo sie 1912 bereits massenhaft gesammelt werden konnte. UCHIDA stellte neuerdings ihr Vorkommen in Japan fest. Allerdings sollen sich die japanischen Exemplare durch verschiedene morphologische Merkmale von ihren europäischen und amerikanischen Artgenossen unterscheiden (Jl. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 6, 2, p. 69; 1932).

Die Verschleppung von *Diadumene luciae* wird vor allem durch ihre geringe Empfindlichkeit gegen Schwankungen der Temperatur und des Salzgehaltes begünstigt. An der Küste von Connecticut lebt die Aktinie in flachen Vertiefungen des Strandes, deren Wasser bei Ebbe durch die Sonnenstrahlen bis auf  $+35^{\circ}C$  erwärmt und durch Regengüsse vorübergehend stark ausgetübt wird. In Büsum fand MÜLLEGER im Frühjahr 1920 *Diadumene luciae* bei empfindlicher Kälte an den dicht am Strande liegenden trocken gelaufenen Steinblöcken, die bei jeder Ebbe mehrere Std. wasserfrei sind. Die Aktinien waren vollständig gefroren, erholten sich aber bald und haben noch geraume Zeit im Aquarium des Breslauer Zoologischen Instituts gelebt (Schrift. Zool. Stat. Büsum, Nr. 5, p. 21; 1920). GERTRUD DAVENPORT hat beobachtet, daß *Diadumene luciae* freiwillig ihren Standort im Aquarium verläßt, sobald das Wasser verunreinigt wird. Dann flottiert das Tier frei im Wasser oder kriecht nach der Art von Wasserschnecken an der inneren Wasseroberfläche entlang. Auch PAX berichtet, wie leicht sich diese Aktinie von der Unterlage löst, um ihren Standort zu wechseln. Zweifellos begünstigen diese biologischen Eigentümlichkeiten eine Verschleppung durch den Schiffsverkehr, zumal die Art Docks und Hafenanlagen als Standort bevorzugt.

Ein zweiter Fall von Verschleppung einer Aktinie betrifft *Diadumene cincta* (Fig. 65). Diese Art wurde nach einer briefl. Mitteilg. A. HAGMEIERS im Jahre 1929 mit Austern von der Ooster-Schelde in Helgoland eingeschleppt.

Wie PAX (1928, p. 118) berichtet, ist die nordische Seanelke vor 1868 in mehreren Fällen im Golf von Triest und an der Insel Hvar (Lesina) gefunden worden. Die Annahme, daß sie noch heute dort vorkommt, aber von allen in den letzten 60 Jahren an der Adria tätigen Forschern übersehen wurde, ist ebenso unwahrscheinlich wie etwa die Vermutung, sie sei an ihren am weitesten nach S vorgeschobenen Standorten in neuester Zeit ausgestorben. Viel näher liegt jedenfalls die Erklärung, daß es sich hier um Fälle von Verschleppung durch den Schiffsverkehr handelt, die zu keiner dauernden Ansiedlung der Art in der Adria geführt haben.

Derartige Beobachtungen dürfen jedoch nicht in dem Sinne verallgemeinert werden, daß man die Seeanemonen etwa als  $\pm$  regelmäßig auftretende Bestandteile des normalen Schiffsbewuchses betrachtet. Wie mir der Leiter des Laboratoriums für Bewuchsforschung in Cuxhaven, Herr Dr. KÜHL, mitteilte, sind zwar die Feuerschiffe der Elbmündung

mit Seenelken besetzt, aber an fahrenden Schiffen hat er Aktinien niemals gefunden (vgl. hierzu auch S. III. e 143).

Der Kaiser-Wilhelm-Kanal scheint für den Austausch der Aktinienfaunen von Nord- und Ostsee keinerlei Bedeutung zu besitzen (vgl. hierzu ARNDT; in: Naturforscher, 8, p. 113 ff.; 1931/32).

### Haltung im Aquarium

Unter den Aktinien der Nord- und Ostsee gibt es eine Anzahl Arten, die seit Jahrzehnten in Deutschland und England zu den beliebtesten Objekten des Seetierhandels gehören. Ihre Handelsnamen<sup>25)</sup>, die sich zum Teil auch im zoologischen Schrifttum eingebürgert haben, werden daher in der folgenden Übersicht beigefügt:

*Actinia equina* (Purpur- oder Erdbeerrose, Pferdeaktinie, Gemeine Seerose; attinia rossa; beadlet), *Anemonia sulcata* (Faden- oder Wachsrose, oplet), *Tealia felina* (Dickhörnige Rose, thick horned sea anemone, Dahlia warlet), *Bunodactis verrucosa* (Warzen- oder Edelsteinrose), *Metridium senile* (Seenelke, oeillet de mer, sea pink, fringed sea-anemone), *Sagartia anguicomma* (Witwenrose, Schlangenhaarseerose, anémone de mer veuve, widowed anemone), *S. troglodytes* (Höhlen- oder Sandseerose, Tausendschönchen), *S. elegans* var. *miniata* (Tangrose), *Cereus pedunculatus* (Seemaßliebchen<sup>26)</sup>, Sonnenrose), *Adamsia palliata* (Mantelaktinie).

Während diese 10 Arten sich schon seit langer Zeit im Handel befinden, wurde *Diadumene luciae* erst 1920 durch die Zoologische Station Bismar eingeführt; sie ist heute in Liebhaberkreisen unter dem Namen „Strandrose“ oder „Hafenrose“, in England als „orange-striped sea anemone“ bekannt; *Farsonia cincta* wurde 1929 von der Biologischen Anstalt Helgoland als „Zwergseerose“ angeboten. Es ist die „Breakwateranemone“ der englischen Autoren, die „golfbreker anemoontje“ der Holländer.

Mit Ausnahme von *Tealia felina*, die eine längere Trockenlegung ihres Standortes während der Ebbe nicht verträgt und daher zweckmäßigerweise in Gefäßen mit Seewasser verschickt wird, ist für alle übrigen Arten der Versand in feuchtem Seetang durchaus unbedenklich. Gerade dieser Umstand hat sehr wesentlich dazu beigetragen, die Pflege von Aktinien im Binnenlande einzubürgern. Daß es übrigens auch schon vor Einführung des Flugverkehrs möglich war, Aktinien lebend auf weite Entfernungen zu versenden, beweist ein Bericht KASTSCHENKOS aus dem Jahre 1894: Der meerfernstes Punkt, an dem man damals *Actinia equina* lebend gehalten hat, war Tomsk, über 3500 km von der Küste des Asowschen Meeres entfernt, dem die Tiere entstammten.

Wie HAGMEIER (1930) mit Recht betont hat, bereitet die Aufzucht der Aktinien im allgemeinen keine Schwierigkeiten, da es verhältnismäßig leicht ist, die jungen Tiere durch Einzelfütterung großzuziehen. Sie läßt sich besonders bequem bei den Arten durchführen, welche schon weit entwickelte Jungtiere ausstoßen.

<sup>25)</sup> Nicht zu verwechseln mit den in den Katalogen der Naturalienhändler gebräuchelten Handelsnamen sind die volkstümlichen Bezeichnungen, deren sich Fischer und Seelente bedienen. So sind in den Mittelmeerlandern für *Actinia equina* eine Anzahl obszöner Namen üblich, wie cazzo rosso, cul di cavallo, cul de cheval oder pissuse. PAX hörte bei den Fischern des Département des Alpes maritimes die Bezeichnung tomate de mer. Auch ISSEL (Biologia marina; Milano 1918) gibt an, daß die ligurischen Fischer *Actinia equina* tomata di mare nennen. *Anemonia sulcata* führt in Triest bei der Bevölkerung den Namen matrona di rare, während sie auf den dalmatischen Inseln als madrona bezeichnet wird. PLUČAR (Der Fischplatz zu Triest; Triest 1846) erwähnt daneben auch noch die Bezeichnung marona. LO BIANCO (1909) den Namen ardicella. Die Südfrenzen nennen sie ortique. BOONE (Bull. Vanderbilt Mar. Mus., 4, p. 62; 1933) kennt für *Metridium senile* die Bezeichnung „sea apple“.

<sup>26)</sup> Der Name „Seemaßliebchen“ knüpft, wie das noch heute oft gebrauchte Synonym *Helictis bellis* an die Ähnlichkeit dieser Aktinie mit einem Maßliebchen (*Bellis perennis* L.) an. Die Volksetymologie hat später daraus „Seemannsliebchen“ gemacht.

Über die zweckmäßigste Fütterung der Aktinien sind die Ansichten der Züchter geteilt. In den Zeitschriften der Aquaristenliebhaber werden Regenwürmer, Enchyträen, Austern, Miesmuscheln, Daphnien, Garnelen, Mehlwürmer, Mückenlarven, Kaulquappen, Fischfleisch, letzteres auch in geräuchertem Zustande (Bücklinge), Rinderherz, Eigelb und Piscidin empfohlen. Nach KAMMERER (Blätt. f. Aquar.- u. Terrarkde., 12, p. 138 ff.; 1901) eignet sich rohes Fleisch am wenigsten als Aktinienfutter, da es nur unvollkommen verdaut wird, die ausgeworfenen Nahrungsreste aber das Wasser verderben. Weit zweckmäßiger ist nach seinen Erfahrungen die Fütterung mit Regenwürmern, *Tubifex* oder kleinen Fischen. KRUMBIEGEL (Wie füttere ich gefangene Tiere?, p. 74; Leipzig 1933) hat die Erfahrung gemacht, daß Mistregenwürmer manchmal schädlich wirken. „Es sind daher hauptsächlich die heller gefärbten Laubregenwürmer zu verabreichen. Auch Kaulquappen können gegeben werden, nur keine Krötenquappen, die giftig wirken können.“

GIENKE (Wochschr. f. Aquar.- u. Terrarkde., 11, p. 658; 1914) hat beobachtet, daß die Seenenke bei Fütterung mit Muschelsaft fast gar kein „Gewölle“ absondert; bei Ernährung mit Muschelfleisch sind die unverdauten Nahrungsreste schon merklich größer, während bei Verabfolgung gekochten Garnelenfleisches ziemlich starke Brocken ausgeworfen werden. Bei normaler Verdauung hat das „Gewölle“ der Aktinien im Verhältnis zur aufgenommenen Nahrungsmenge ein geringes Volumen und ist rundlich geformt. Das Erscheinen unregelmäßig gestalteter „Gewölle“ ist meist ein Zeichen dafür, daß zuviel Futter gegeben wurde, die Beschaffenheit des Seewassers nicht einwandfrei oder die Durchlüftung unzureichend ist (SCHULZE; in: Blätt. f. Aquar.- u. Terrarkde., 24, p. 548; 1913). — Grobtierfresser (*Tealia felina*) müssen in bezug auf die Qualität der Nahrung anders behandelt werden als Planktonfresser (*Metridium senile*). Im allgemeinen dürfte eine zweimalige Fütterung in jeder Woche für die meisten Arten durchaus genügen. Dies ist auch die Meinung BÖHNKES (Das Aquarium, 1934, p. 207 ff.); er empfiehlt, erwachsene Seeanemonen im allgemeinen jeden 2. bis 3. Tag, *Metridium senile* und *Actinothoë anguicomma* dagegen täglich zu füttern, ebenso junge Aktinien. Durch zu häufiges Füttern werden Aktinien eher geschädigt. *Actinia equina* und *Sagartia troglodytes* sind im Winter oft freunlustig (SCHMALZ; in: Blätt. f. Aquar.- u. Terrarkde., 25, p. 670; 1914). Daß bei mangelhafter Fütterung *Hornathia*- und *Calliactis*-Arten im Aquarium ihre Tentakel reduzieren, wurde schon (S. III. e 189) erwähnt.

*Tealia felina*, *Metridium senile* und *Actinothoë anguicomma* verlangen eine starke Durchlüftung des Seewassers, während *Sagartia troglodytes* und *Diadumene luciae* auch in Becken ohne jede Durchlüftung gedeihen. Die in der Gezeitenzone lebende *Actinia equina* hält sich im Aquarium nach KRUMBACH (1914) besonders gut, „wenn man auch dort Ebbe und Flut erzeugt. Sie hängt sich dann in die obere Flutlinie und wartet, wie draußen, auf das Wiederkehren des Wassers“. KRUMBACH hat *A. equina* in einem Becken gehalten, in dem er durch einen rhythmisch eintauchenden Keil auch Wellenschlag erzeugte; „das bekommt ihr, wie es scheint, noch besser“. Auch für Seenenken wird die Anlage einer Ebbe- und Fluteinrichtung empfohlen (Schrift. Zool. Stat. Büsum, 2. 1, p. 2; 1921).

Nach BÖHNKE (Das Meeres-Aquarium; Berlin 1934, p. 42) sollten in ein Becken von etwa 80 l Inhalt nicht mehr als 30 bis 50 Seenenken gesetzt, Aktinien überhaupt weder mit größeren Krebstieren, noch mit Fischen in demselben Aquarium gehalten werden.

In Aquarien, deren Wasser nicht einwandfrei ist, zeigen Seenenken häufig eine starke Schleimbildung. Mit allerhand Fremdkörpern verklebt der Schleim häufig zu einer zähen Haut, die sich um die Mitte des Körpers zu einem Ring zusammenrollt. In den Kreisen der Aquaristenliebhaber wird dieser Vorgang als „Häutung“ bezeichnet. Nach längerem Aufenthalt im Aquarium zeigen viele Aktinien ein Ver-

blässen ihrer Farben. So verliert auch die rote Form von *Actinia equina* oft schon nach  $\frac{1}{2}$  Jahr ihr helles Rot, das einem tiefdunklen, an Schwarz grenzenden oder einem wie ausgewaschen erscheinenden Rot Platz macht. Ein ähnliches Verblässen der Farben nach längerer Gefangenschaft ist auch bei *Metridium senile* und vor allem *Hormathia digitata* zu beobachten. — Möglicherweise hängt diese Erscheinung mit dem Lichtmangel und der schlechten Beschaffenheit des Wassers in den Aquarien zusammen (S. III. e 191); es können aber auch Ernährungseinflüsse hierbei eine Rolle spielen, da die karotinoïden Farben der Aktinien ihrer Nahrung entstammen (S. III. e 123). Am wahrscheinlichsten ist wohl die Annahme, daß es sich um eine kombinierte Wirkung der 3 Faktoren handelt.

### Beziehungen zur Umwelt

1. Allgemeines. — Mit besonderer Vorliebe siedeln sich Aktinien auf Pflanzen der Gezeitenzone an. Auf das Vorkommen von *Anemonia sulcata* auf *Zostera* ist schon (S. III. e 194) hingewiesen worden. *Tealia felina* lebt an der W-Seite Helgolands zwischen den Wurzeln der Laminarien (Tier- u. Pflanzenleben d. Nordsee, 2. Lfg., p. 13; 1922). Wo Pflanzenwuchs fehlt, bieten Schwämme, Hydroiden, Alzyonarien, Röhrenwürmer, Bryozoen, Miesmuscheln oder andere festsitzende Tiere geeignete Stützpunkte. Dabei wird oft der Zufall über den Wohnplatz entscheiden. In anderen Fällen ergeben sich aus dem Vorkommen am Standort Beziehungen zwischen Aktinien und anderen Organismen. So findet man die See- nelke in gewissen Teilen der Nordsee immer wieder auf den Schalen toter *Cyprina islandica*, in anderen bekundet sie eine Vorliebe für die Sandröhren des Pümpwurmes (*Sabellaria spinulosa*) oder siedelt sich auf Austernschalen an. Nach KRUMBACH (Zool. Anzeig., 43, p. 93; 1913) ist es eine allgemeine Erscheinung, daß Aktinien, die sich mit ihrer Fußscheibe auf Muschel- oder Schneckenschalen gesetzt haben, ihre Unterlage langsam zerstören. So fallen *Cereus pedunculatus*, die auf Austernschalen sitzen, nach einiger Zeit durch das Loch hindurch, das sie in die Schale geätzt haben.

Daß manche Seeanemonen Standorte in strömendem Wasser bevorzugen, ist bekannt. Dasselbe ökologische Bedürfnis, das sie im Aquarium bisweilen veranlaßt, sich vor das Zuflußrohr des Beckens zu setzen<sup>27)</sup>, führt sie im Freien vor die Körperöffnungen anderer Tiere, durch die Seewasser ein- oder ausströmt. So beobachtete PIÉRON (1926) eine Anzahl junger Sagartien, die ihren Platz auf den Siphonen der Klaffmuschel (*Mya arenaria*) so gewählt hatten, daß sie mit ihrer Tentakelkrone einen Teil der der Muschel zuströmenden Nahrung auffangen konnten. Manche Aktinien sichern sich die regelmäßige Zufuhr frischen Wassers, indem sie sich auf der Oberfläche von Schwämmen ansiedeln, durch deren Dermalporen ein ständiger Wasserstrom eintritt. Wie GRAVIER (1917) festgestellt hat, verlassen die Aktinien abgestorbene Äste der Poriferen, die ihnen nicht mehr die gleichen Vorteile wie der lebende Schwammkörper bieten. HOVASSE (1930) sah mehrmals eine Pferdeaktinie im Aquarium aktiv auf eine ruhig am Boden liegende *Scorpaena* hinüberwandern und auf ihr eine solche Stellung einnehmen, daß sie von dem aus der Kiemenhöhle des Fisches austretenden Atemwasserstrom getroffen wurde.

<sup>27)</sup> So berichtet GOHAR (Nature, 1934, II, p. 291; London 1934) über „*Actinia quadricolor*: „The most interesting observation is that the animal alters its position in the aquarium in order to come beneath the inflowing water jet, and if this is moved the anemone moves correspondingly.“

Die Zahl der Aktinien, die sich auf vagilen (kriechenden oder schwimmenden) Tieren ansiedeln, ist beträchtlich. Mit Hilfe dieser Transportmittel gelangen die Seeanemonen ständig in frisches Wasser, ein Umstand, der zweifellos ihrer Atmung zugute kommt. Sie werden dadurch, obwohl selbst sessil, der Vorteile der vagilen Lebensweise teilhaftig.

Gewisse Aktinienlarven sind Epöken auf Medusen, insbesondere Arten der Gattungen *Edwardsia*, *Milne-Edwardsia* und *Peachia*, möglicherweise auch Species der Genera *Eloactis*, *Haloclava*, *Ilyanthus* und *Halcampella*. Alle diese Formen zeichnen sich dadurch aus, daß bei ihnen im Gegensatze zum Verhalten der meisten Seeanemonen (S. III. e 128) die äußeren Tentakel länger sind als die inneren und nur eine Schlundrinne entwickelt ist. In der Nordsee saugt sich die Larve von *Peachia hastata* (Fig. 128) mit ihrem Mund an die Gonaden, den

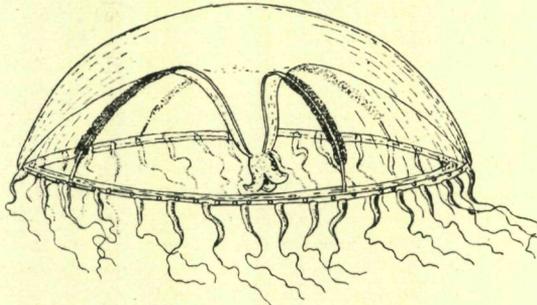


Fig. 137. *Eirene viridula*, eine Leptomeduse, auf der in der Nordsee die medusophile Larve von *Peachia hastata* vorkommt. — Nach E. HAECKEL (1879).

Magenstiel oder die Subumbrella von *Eirene viridula* (Fig. 137) an; ausnahmsweise findet sie sich auch einmal auf der Exumbrella dieser Leptomeduse (CARLGREN 1906). Die Entwicklung einer Conchula (S. III. e 139) hängt offenbar mit der Medusophilie der *Peachia*-Larven zusammen. Es wird angegeben, daß die Larve von *Peachia hastata* auch auf anderen Leptomedusen vorkomme; doch sind die Artbestimmungen meist unsicher. Außerhalb der Nordsee fand CARLGREN (1928, p. 273) *Peachia hastata* auf *Cyanea arctica*. Weitere Beobachtungen hierüber sind erwünscht. In Plymouth tritt *Peachia hastata* an Medusen vom IV. bis X. auf. Nach HADDON (1887) sind die medusophilen Aktinienlarven der Nordsee imstande, sich, wenn sie von ihrer Qualle losgelöst werden, an der Wasseroberfläche schwimmend zu erhalten und sich wieder an andere vorüberschwimmende Medusen anzuheften. Während unsere einheimischen *Peachia*-Larven sich nur auf der Körperoberfläche von Quallen festsetzen, hat BADHAM (1917) eine australische Art beschrieben, die sich in den Radiärkanälen einer Meduse ansiedelt. Von hier aus kann sie nur dadurch ins Freie gelangen, daß sie einen Teil des Gewebes der Qualle zerstört. Ob die Ansiedlung von *Peachia*-Larven auf Medusen als Epökie anzusprechen ist, erscheint zweifelhaft. Da

*Peachia* Medusen frißt (S. III. e 162), ist es möglich, daß sie auch ihren eigenen Wirt verzehrt.

Außerhalb der Nordsee kommen Aktinienlarven auch als Epöken von Ktenophoren [*Bolinopsis infundibulum* (O. F. Müll.)] vor. Für die erwachsenen Seeanemonen sind Mollusken und Krebse die bevorzugtesten Transportmittel. HOVASSE (1930) hat beobachtet, wie eine *Actinia equina*, die normalerweise nicht mit Krebsen in Symbiose lebt, sich auf die Schere einer *Eriphia* setzte. BRUNELLI (1913) berichtet, daß eine Pferdeaktinie auf Schalen kroch, die von *Paguristes oculatus* bewohnt waren, und HOVASSE konnte experimentell eine Assoziation zwischen Seeanemone und Einsiedlerkrebse dadurch erzielen, daß er in ein mit Pferdeaktinien besetztes Aquarium mehrere Exemplare von *Clibanarius misanthropus* setzte.

2. Teilnahme an Biozönosen. — Nur wenige Seeanemonen sind an eine einzige Biozönose gebunden. Unter den Nordsee-Aktinien trifft dies vielleicht überhaupt nur für die stenotope *Milne-Edwardsia lovéni* zu, die wir bereits als einen charakteristischen Bestandteil der *Lophohelia*-Assoziation (S. III. e 92) kennen gelernt haben. Die meisten Arten sind ausgesprochen euryzön. So tritt im Gullmarfjord (W-Küste Schwedens) *Metridium senile* als Leitform der nach ihm benannten *Metridium*-Assoziation auf. Einzelne großwüchsige Exemplare finden sich aber auch in der *Flustra*- und *Balanus-balanus*-Assoziation, während kleinwüchsige Individuen in der *Ascophyllum*-, *Fucus-serratus*-, *Furcellaria*-, *Ciona*-, *Corallina*-, *Laminaria-digitata*- und *-hyperborea*-, *Mytilus*-, *Halichondria*- und *Chaetopterus*-Assoziation vorkommen. Nicht ganz so euryzön ist im gleichen Gebiet *Tealia felina*, die nur in der *Fucus-serratus*-, *Alcyonium*-, *Flustra*-, oberen Aszidien- und *Balanus-balanus*-Assoziation nachgewiesen werden konnte. Auf der Großen Fischerbank lebt *Tealia felina* zusammen mit *Bolocera tuediae* und *Hormathia digitata*. An der atlantischen Küste Frankreichs tritt dieselbe Art als Leitform der nach ihr benannten *Tealia-felina*-Assoziation auf, der dort auch bisweilen *Bunodactis verrucosa* und *Anthopleura ballii* angehören (PRENANT in: Trav. Stat. Biol. Roscoff, 6, p. 45; 1927). Stenozön ist an der W-Küste Schwedens *Sagartia viduata* (Fig. 138), die dort an die *Zostera*- und *Ulva*-Assoziation gebunden zu sein scheint (GISLÉN 1930). Leider sind solche soziologischen Untersuchungen bisher nur in wenigen Teilen der Nord- und Ostsee vorgenommen worden, so daß es außerordentlich schwer zu beurteilen ist, ob den in einem eng begrenzten Untersuchungsgebiet gewonnenen Ergebnissen eine allgemeine Bedeutung zukommt. Mit am besten bekannt ist die Lebensgemeinschaft der Austernbänke. Als immerhin charakteristische Bestandteile dieser Biozönose nennen wir hier *Actinothoe anguicoma* (Fig. 139) und *Tealia felina* (Fig. 62). In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß der in der Nordsee offenbar nur sporadisch vorkommende *Cereus pedunculatus* (vgl. S. III. e 112) an der französischen Küste bestandsbildend auftritt. Jedenfalls spricht PRENANT (Trav. Stat. Biol. Roscoff, 6, p. 53; 1927) ausdrücklich von einer *Cereus-pedunculatus*-Assoziation.

Über die Besiedlungsdichte einzelner Biozönosen liegen nur wenige Angaben vor. In der Deutschen Bucht kommt nach HAGMEIER



Fig. 138. *Sagartia viduata*, ein Bestandteil der *Zostera*-Assoziation im Gullmar-Fjord (W-Küste Schwedens). — Nach T. GISLEN (1930).

(Ber. Deutsch. Wiss. Komm. f. Meeresforsch., (NF.), **1**, p. 261; 1925) in der *Macoma-baltica*-Gemeinschaft auf 1 *qm* 1.0 *Actinothoe anguicoma* mit einem Rohgewicht von 1.5 g, in der *Echinocardium-Filiformis*-Gemeinschaft auf 1 *qm* 0.7 *Peachia hastata* mit einem Rohgewicht von 0.03 g. Ähnlich lauten die Zahlen, die PETERSEN (Rep. Danish Biol. Stat. **21**, 1913) errechnet hat. Er fand im nördlichen Kattegat 0.4 Aktinien mit einem Rohgewicht von 0.32 g pro *qm*, im Großen Belt 1 Aktinie (Rohgewicht 0.30 g), im Samsö-Belt 1 Aktinie (Rohgewicht 0.40 g) pro *qm*.



Fig. 139. *Actinothoe anguicoma*, ein Bewohner der Sylter Austernbänke. — Nach A. HAGMEIER u. KÄNDLER (1927).

Die Bildung von Sozietäten bei den Aktinien hängt in den meisten Fällen mit der Art ihrer Fortpflanzung zusammen. Insbesondere bedingt die ungeschlechtliche Vermehrung eine Ansiedlung der Nachkommenschaft in unmittelbarer Nähe des

Muttertieres. So führt bei *Anthopleura thallia* die Längsteilung, bei *Metridium senile* die Lazeration zur Entstehung individuenreicher Gesellschaften an einem Standorte. In anderen Fällen ruft die Brutpflege

die gleiche ökologische Wirkung hervor. Bei *Actinia equina* sind die Jungen bei der Geburt mit 12 Tentakeln ausgestattet. Dadurch, daß die Jungen den Körper der Mutter erst in einem Entwicklungsstadium verlassen, in dem ihr Lokomotionsvermögen schon stark herabgesetzt ist, müssen sie sich notwendigerweise in der Nähe ihrer Mutter ansiedeln. Die bisher üblichen Angaben über die Vorkommensdichte von Aktinien tragen diesem Umstande insofern nicht genügend Rechnung, als sie vielfach zwischen Flächendichte und Ortsdichte keinen Unterschied machen. Wir kennen Beispiele von Seeanemonen, die in der Nordsee an zahlreichen Standorten, aber überall nur spärlich auftreten (große Flächendichte bei geringer Ortsdichte). Umgekehrt gibt es Arten, die zwar nur an wenigen Orten, dort aber in ungeheurer Individuenzahl vorkommen (geringe Flächendichte bei großer Ortsdichte). Die Gesamtzahl der in einem bestimmten Gebiete vorhandenen Individuen kann in beiden Fällen die gleiche sein.

3. Symbiosen. — Algensymbiosen sind unter den Korallen-  
tieren weit verbreitet; doch ist der Grad der Häufigkeit ihres Auftretens in den einzelnen Ordnungen der Anthozoen sehr verschieden. Während Zooxanthellen bei den Cerantharien (S. III. e 21) niemals vorkommen, bei den Antipatharien (S. III. e 36) nur selten beobachtet werden, sind sie bei den Zoantharien (S. III. e 53) recht häufig. Bei den Madreporarien bilden Algensymbiosen fast die Regel, wenn auch nicht vergessen werden darf, daß sie bei allen Tiefsee- und Kaltwasserkorallen fehlen (S. III. e 76). Die Aktinien sind in dieser Stufenleiter etwa zwischen die

Krustenanemonen und die Steinkorallen einzuschalten. Der Sitz der Algen ist bei den Seeanemonen in den meisten Fällen das Entoderm, und dort können sie in so großer Zahl auftreten, daß die Epithelmuskelzellen ihre typische Gestalt verlieren und Zellgrenzen kaum mehr erkennbar sind. In den Mesenterialfilamenten beschränkt sich das Vorkommen der Algen häufig auf einen scharf begrenzten „Zooxanthellenstreifen“ (Fig. 140).

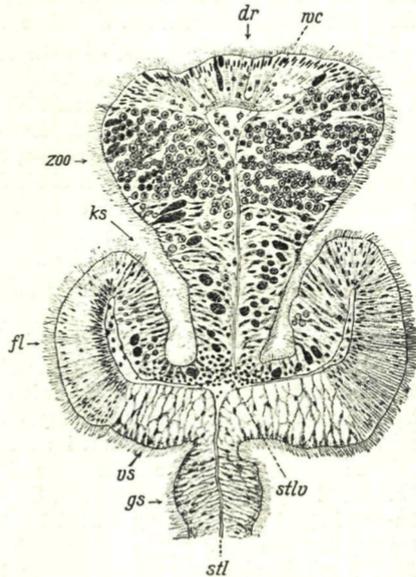


Fig. 140.

Mesenterialfilament von *Anemonia sulcata*.  
dr Drüsenstreifen, zoo Zooxanthellenstreifen,  
ks Keimstreifen, fl Flimmerstreifen,  
vs Vakuolenstreifen, gs Grenzstreifen, stl Stützlammelle, stlv Verbreiterung der Stützlammelle,  
mc Wulstkanal. — Nach K. C. SCHNEIDER (1902).

Regelmäßig mit Algen infiziert ist unter den Nordsee-Aktinien *Cereus*

*pedunculatus*, stets algenfrei *Actinia equina*. Bei anderen Arten kommen gelegentlich Ausnahmen von der Regel vor. So fand KRUKENBERG einmal ein schneeweißes Exemplar von *Anemonia sulcata*, das im Gegensatz zu dem normalen Verhalten seiner Artgenossen keine Zooxanthellen beherbergte. *Calliactis parasitica* ist fast immer algenfrei; aber gelegentlich kommt auch bei dieser Art eine Infektion mit Algen vor. Bei *Aiptasia diaphana* treten neben algenreichen, braun gefärbten Individuen stets auch nahezu algenfreie, fast farblose Exemplare auf. *Die Färbung der Aktinien hängt also bisweilen von dem Vorhandensein oder Fehlen einer Algensymbiose ab.* Mit zunehmender Meerestiefe nimmt die Zahl der Zooxanthellen rasch ab, und wo die Lichtintensität unter die Assimilationsschwelle der Algen sinkt, kann sich keine derartige Symbiose mehr entwickeln. Zooxanthellen finden sich also nur bei den Bewohnern des Litorals; aber auch unter ihnen gibt es eine Reihe algenfreier Arten. Dazu gehören vor allem alle rot gefärbten Aktinien, eine Tatsache, auf die schon KRUKENBERG vor mehr als 50 Jahren hingewiesen hat. Bezüglich der biologischen Bedeutung der Zooxanthellen vgl. S. III. e 76.

Nach K. C. SCHNEIDER (Lehrb. vergl. Histol. d. Tiere; Jena 1902, p. 631) kommen bei *Anemonia sulcata* neben runden, regelmäßig begrenzten Zooxanthellen, in denen sich mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Ballen, glänzende gelbe Körner und ein runder Kern nachweisen lassen, weniger regelmäßig begrenzte, kleinere Algenzellen vor, die von den gelben Körnern ganz erfüllt sind, dagegen der schwärzbaren Ballen entbehren und in denen der Kern oft nicht zu unterscheiden ist. Worauf dieser Dimorphismus der Zooxanthellen bei *Anemonia sulcata* zurückzuführen ist, bedarf noch der Feststellung.

Über die systematische Stellung der in Seeanemonen vorkommenden Algen ist nichts Sicheres bekannt (BUCHNER: Tier u. Pflanze in Symbiose; Berlin 1930, p. 147 ff.). Man ist daher überrascht, bei KESTNER & PLAUT (in: WINTERSTEINs Handb. vergl. Physiol., 2. 2, p. 938; 1924) den Satz zu lesen: „Die Aktinien enthalten in ihrem Leibe oft eine braune Alge, den *Asterococcus compressus*.“ Eine Gattung *Asterococcus* gibt es nicht, wohl aber kommt im Mittelmeer und an den atlantischen Küsten Frankreichs eine Braunalge *Asperococcus compressus* Griff. vor (J. B. DE TONI: Sylloge Algarum, 3 (Fucoideae); Patavii 1895, p. 494). In der botanischen Literatur wird heutzutage meist die Auffassung vertreten, daß die im Aktinienkörper lebenden, von zoologischer Seite mit dem Sammelnamen „Zooxanthellen“ bezeichneten Algen in den Verwandtschaftskreis der *Cryptochrysidaceen* gehören (F. OLTMANNs, Morphol. u. Biol. d. Algen, II. Aufl., 1; Jena 1922, p. 36). Anzeichen dafür, daß auch Phaeophyceen eine Symbiose mit Aktinien eingehen, haben sich bisher nicht ergeben. Insbesondere fehlen Hinweise auf ein solches Verhalten von *Asperococcus compressus* ganz. (Vgl. hierzu F. HAUCK: Die Meeresalgen; Leipzig 1885, p. 389, und E. WUITNER: Les Algues marines des côtes de France; Paris 1921, p. 17).

Wenig bekannt ist das Zusammenleben von Aktinien und Stachelhäutern. KROPP (1927) hat einen solchen Fall beschrieben. Nach ihm

lebt die westindische *Aiptasia tagetes* in Symbiose mit einem Seeigel (*Diadema*), von dessen Exkrementen sie sich nährt.

Als klassisches Beispiel einer Symbiose gilt allgemein das Zusammenleben gewisser Aktinien mit Krebsen (BALSS 1924). In den meisten Lehrbüchern werden nur jene Fälle erwähnt, in denen ein Schneckenhaus die Grundlage für die Vereinigung der beiden Partner bildet. Doch kann die Molluskenschale auch ganz fehlen; dann siedelt sich die Aktinie unmittelbar auf dem Krebspanzer an. Die Zahl der das Schneckenhaus besetzenden Aktinien ist verschieden. *Adamsia palliata* lebt fast ausnahmslos in der Einzahl mit ihrem Partner zusammen (Fig. 141). Nur junge Exemplare benutzen auch einmal zu zweien eine Schale. *Calliactis parasitica* tritt dagegen immer zu mehreren auf (Fig. 142). Nicht mit Unrecht hat man den mit *Calliactis* bepflanzen

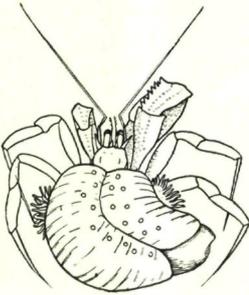


Fig. 141.

*Eupagurus prideauxi* in  
Symbiose mit *Adamsia palliata*.  
Nach L. FAUROT (1910).

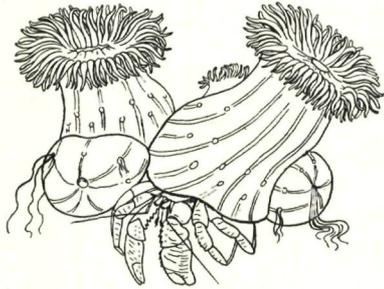


Fig. 142.

Symbiose zwischen *Pagurus arrosor* und  
*Calliactis parasitica*. — Nach L. FAUROT (1910).

*Pagurus* mit einem schwer beladenen Erntewagen verglichen, der mit Mühe seine Straße zieht. So kann eine Schnecken- schale 6 oder 7 *Calliactis* beherbergen. Gelegentlich findet sich unter den *Calliactis* dann eine vereinzelte *Hormathia coronata*. Ihr Auftreten ist wohl so zu erklären, daß sie sich schon zufällig auf dem Schneckenhaus befand, als der Krebs es in Besitz nahm. BALSS (1924) unterscheidet 3 Stufen des Zusammenlebens von Krebs und Aktinie:

a) Ein mehr zufälliges Zusammenvorkommen. Ein solches liegt zweifellos bei der Assoziation *Calliactis parasitica* + *Eupagurus excavatus* vor. Der Krebs ist nämlich nicht imstande, die Aktinie abzulösen und auf ein neues Haus zu verpflanzen. Die „Symbiose“ kommt offenbar auf dieselbe Weise zustande wie die Ansiedlung von *Hormathia coronata* auf einem von einem Paguriden bewohnten Schneckenhaus: Der Krebs hat zufällig ein mit einer Aktinie besetztes Schneckenhaus gewählt.

b) Eine wesentlich höhere Stufe der Symbiose zeigt die Assoziation *Calliactis parasitica* + *Pagurus arrosor*. Zwar können beide Partner frei vorkommen, sind also nicht unter allen Umständen aneinander ge-

bunden. Wenn sie aber eine Vereinigung eingegangen sind, dann nimmt der Krebs beim Umziehen in eine neue Schale seine Aktinie mit. Das Verhalten von *Pagurus arrosor* beim Aufsuchen, Ablösen und Aufpflanzen einer Aktinie hat BROCK (1927) einer sehr sorgfältigen Analyse unterzogen. Ist eine *Calliactis* in Reichweite der Pereiopoden gekommen, so bestreicht und beklopft der Krebs den Körper der Aktinie mit dem 1. bis 3. Gangbeinpaar, bis die Fußscheibe sich von der Unterlage löst. Unter der Bearbeitung des Krebses pflegt *Calliactis* „ihren Tentakelkranz einzuziehen. Schließlich breitet sie ihn aber völlig aus, selbst dann, wenn der Krebs mit der Schneckenschale auf ihrem Mundfeld sitzt. Andererseits kann eine geringe Bewegung des Krebses oder ein zu heftiger Schlag seiner Extremitäten genügen, um sie wieder zum Einziehen aller Fangarme, ja sogar zum Ausstoßen von Akontien zu bringen.“ Das Beklopfen dauert bisweilen 4 Std. Normalerweise führt aber die Arbeit des Krebses schon nach kürzerer Zeit zum Ziel. Häufig wird der Fußscheibenrand mit einer Schere erfaßt, während die andere fest gegen den Untergrund gestemmt wird. Auch nach dem völligen Loslösen der Seeanemone von der Unterlage setzt der Krebs das Streichen und Klopfen fort. Schließlich wälzt er die *Calliactis* auf das Gehäuse und preßt sie fest. Dabei kommt fast immer ein kleines Stück der Fußscheibe mit dem Gehäuse in Berührung, und dann gelingt es der Aktinie bald, die gesamte Fußscheibe anzuheften. Daß *Pagurus arrosor* nur selten andere Aktinien, wie *Actinia equina* oder *Anemonia sulcata*, aufpflanzt, ist nach BROCK (1927) auf die Klebrigkeit ihres Körpers sowie ihre ungenügend rasche Haftfähigkeit auf dem Gehäuse zurückzuführen. *Calliactis parasitica* scheidet eine schleimige Membran ab, die zwar eine feste Verbindung zwischen der Fußscheibe der Aktinie und dem Schneckengehäuse herstellt, aber nicht imstande ist, Löcher in der Schneckenschale zu überbrücken oder durch Wachstum über den freien Rand der Schale hinaus die Wohnung des Paguriden zu vergrößern. Daß im Aquarium getrennt von ihrem Partner lebende *Calliactis parasitica* häufig kümmern und ihre Tentakel reduzieren, wurde schon (S. III. e 189) erwähnt. Bezüglich der



Fig. 143.  
Freilebendes  
Jugendstadium von  
*Adamsia palliata*.  
Nach L. FAUROT (1910).

Wirksamkeit der Nesselkapseln von *Calliactis parasitica* gegenüber Fischen vgl. S. III. e 165).

c) Das engste Zusammenleben finden wir zwischen *Adamsia palliata* + *Eupagurus prideauxi*. *A. palliata* besitzt in ihrer Jugend eine

zylindrische Körperform mit regelmäßig ausgebreiteter Fußscheibe. In diesem Stadium (Fig. 143) findet man sie auf Steinen oder leeren Molluskenschalen festgeheftet. In erwachsenem Zustande nimmt sie stets eine charakteristische Stellung an der Unterseite des Krebses dicht vor der Mündung der von ihm bezogenen Schneckenschale ein. Ihre Mundöffnung liegt unweit des Krebs-



Fig. 144.  
*Adamsta palliata* im  
Anfangsstadium der  
halbmondförmigen  
Deformierung. — Nach  
L. FAUROT (1910).

mundes. Aus den mannigfaltigen Widerständen, die sich in dieser Lage einem normalen Wachstum entgegenstellen, ergibt sich eine Deformation des aboralen Körperendes, indem die Fußscheibe 2 seitliche Fortsätze bildet, die meist in gerader Linie zusammenstoßen (Fig. 141). Dadurch gewinnt die ganze Aktinie ein halbmondförmiges Aussehen (Fig. 144).

Wird eine *Adamsia* von ihrer Schneckenschale entfernt und auf eine ebene Fläche gesetzt, so nimmt die ovale Fußscheibe nach KRUMBACH (Zool. Anzeig. **43**, p. 93; 1913) allmählich wieder Kreisform an. Von verschiedenen Autoren wird übereinstimmend angegeben, daß die Aktinie bald zugrunde gehe, wenn man sie gewaltsam von dem Schneckenhäuse loslöse. Auch sollen Adamsien nicht lange auf Schnecken- schalen verweilen, die der Einsiedlerkrebs verlassen hat. ANDRES (1883) benutzte diese Eigentümlichkeit geradezu, um Adamsien unver- letzt zu konservieren, indem er die zugehörigen Paguriden aus der Schneckenschale herauszog und wartete, bis die Adamsien ihren Wohn- sitz freiwillig verließen. Daß *Eupagurus prideauxi* in der Nordsee fast immer mit *Adamsia* vergesellschaftet auftritt, wird auch von BALSS (S. X. h 33) betont. Ausnahmsweise siedelt sich *Adamsia* einmal auf *Carcinus* oder *Maia* an.

Wo es sich um eine wirkliche Symbiose zwischen Aktinie und Ein- siedlerkrebs und nicht um ein mehr zufälliges Zusammenvorkommen handelt, sind immer Angehörige der Familie *Metridiidae* daran beteiligt, also Aktinien, die mit Akontien (vgl. S. III. e 141) ausgerüstet sind. Eine Ausnahme von dieser Regel macht die zur Familie *Actiniidae* gehörige Gattung *Isadamsia*, der Nesselfäden fehlen. Übrigens sollen *Adamsia* und *Calliactis* zahlreichere und längere Akontien besitzen als andere nicht mit Einsiedlerkrebsen vergesellschaftete Metridiiden. Im Gegensatz zu *Calliactis* besitzt sowohl *Adamsia palliata* als auch die vor der irischen Küste aufgefundene *Para- calliactis stephensoni* die Fähigkeit, vor der Mündung der Schnecken- schale eine hornartige Membran abzuscheiden, die wesentlich da- zu beiträgt, die Wohnung des Einsiedlerkrebses zu vergrößern und ihm das immerhin gefahrvolle Wechseln des Schneckenhauses zu er- sparen. Gelegentlich nehmen die Hornmembranen einen so beträcht- lichen Umfang an, daß der von ihnen umschlossene Anbau den ur- sprünglichen Hohlraum der Schneckenschale übertrifft.

Nach den Ausführungen von BALSS (1924) kann es keinem Zweifel unterliegen, daß den Ausgangspunkt für das Zusammenleben von Akti- nie und Einsiedlerkrebs die Gewohnheit vieler Aktinien gebildet hat, sich auf den Schalen lebender Mollusken oder anderer frei beweglicher Tiere anzusiedeln. Ebenso sind wohl jene Fälle zu beurteilen, in denen sich Seeanemonen regelmäßig auf einer Schere oder dem Rücken eines Krebses ansiedeln. Dieser Typus einer Symbiose unterscheidet sich von den bereits (S. III. e 205) geschilderten temporären oder experimentell erzeugten Assoziationen zwischen Aktiniarien und Krebsen lediglich durch die Regelmäßigkeit seines Auftretens. Anders liegen die Verhält- nisse jedoch bei der im Indik heimischen Krabbe *Melia*, die in ihnen für diesen Zweck besonders geeigneten Scheren kleine Aktinien (*Bunodeop-*

sis) hält, die sie im Kampfe gegen ihre Feinde als Waffe benutzt. Hier dürfte wohl ein ursprünglich vorhandener Maskierungsinstinkt der Krabbe doch eine gewisse Rolle gespielt haben.

Eine Symbiose zwischen Aktinien und Fischen kommt besonders häufig im indoaustralischen Gebiet vor, und zwar ist daran die Fischfamilie der *Pomacentridae* und die Aktinienfamilie der *Stoichactidae* beteiligt. Nach VERWEY (Treubia, 12, p. 305–366; 1930) kommen die Fische niemals ohne Seeanemonen, wohl aber gelegentlich die Seeanemonen ohne Fisch vor.

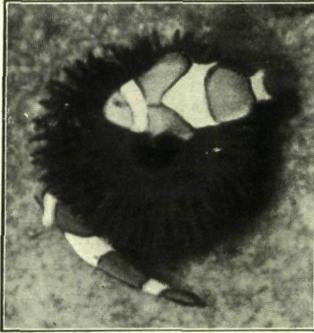


Fig. 145.  
Symbiose eines Pärchens von  
*Amphiprion percula* mit  
*Actinia equina*.  
Nach J. MOSER (1931).

*Bunodactis verrucosa*, *Metridium senile*, *Diadumene luciae* sowie mehrere *Sagartia*-Arten) wurden von den Fischen nicht beachtet. Ihren Lieblingsplatz verteidigten die *Pomacentridae* gegen andere Fische oder die menschliche Hand und entfernten die am Mauerblatt der Aktinie sich bildenden Schleimkränze. Die von älteren Autoren beschriebene „Fütterung“ der Seeanemonen konnte MOSER häufig beobachten. In allen Fällen kam sie dadurch zustande, daß die Fische ihre Beute über der Mundscheibe der Pferdeaktinie verzehrten. Den von ihnen dort öfters wieder ausgespienen Bissen erhaschte bisweilen die Seeanemone, die im übrigen auf das Treiben der Fische nicht reagierte.

4. **K o m m e n s a l e n.** — Unter den Kommensalen der Aktinien verdient besonders ein Polychät (*Nereilepas fucata inquilina* Wirén) Beachtung, der in den von *Eupagurus prideauxi* bewohnten *Adamsia*-Gehäusen lebt (vgl. hierzu S. X. h 105).

5. **P a r a s i t e n.** — Der häufigste Parasit von *Actinia equina* ist die in ihrem Gastralraum lebende *Foettingeria actiniarum*, ein holostiches Infusor (S. II. c 167), das sich innerhalb einer Zyste durch eine Reihe aufeinander folgender Zweiteilungen (Palintomie) vermehrt. Die aus den Zysten schlüpfenden Tomiten sind nicht imstande, unmittelbar wieder eine Pferdeaktinie zu befallen. Sie machen einen Wirtswechsel durch, indem sie sich an kleine Krebse anheften und sich zu einer gestielten Zyste umbilden<sup>28)</sup>. Werden solche enzystierte Foettingerien mit ihren Wirten von einer Aktinie gefressen, so schlüpfen sie

<sup>28)</sup> Die in Siphonophoren (*Galeolaria*) lebenden Arten der Gattung *Foettingeria* heften sich gleichfalls an einen Kopepoden an, mit dem sie dann wieder in eine Siphonophore gelangen (vgl. hierzu M. ROSE; in: Bull. Soc. Hist. nat. Afrique N, Alger, 25, p. 149 ff.; 1934).

im Gastralraum aus und wachsen dort innerhalb eines Monats zur maximalen Größe heran. *Foettingeria actiniarum* kommt außer in *Actinia equina* auch in *Tealia felina*, *Anemonia sulcata*, *Bunodactis gemmacea*, *Cereus pedunculatus* und anderen Arten vor. Der Grad der Infektion schwankt nach der Jahreszeit. JOURDAN (1880) fand den stärksten Befall vom V. bis Herbst, DE MORGAN (1924) dagegen vom XI. bis Mitte III., PAX (1920) gleichfalls im III. Oft sind an einem Standort alle Seeanemonen befallen, und zwar nicht nur die erwachsenen Tiere, sondern auch die im Gastralraum des Muttertieres heranwachsenden Jungen. — Ein anderes holotriches Infusor, *Eurychilum actiniaie*, schmarotzt im Gastralraum von *Calliactis parasitica*. Bei den von ANDRÉ (Rev. Suisse Zool., 18; 1910) in mehreren Aktinien nachgewiesenen *Condylostoma patens* und *Euplotes charon* handelt es sich wohl um zufällige Befunde (vgl. hierzu S. II. c 90 und 115). In der Gastralhöhle einer Brackwasser-Aktinie fand SRINIVASA (1925) eine *Trichodina*-Art, also einen Vertreter derselben Ziliatengattung, der auch die Polypenlaus unseres Süßwasserpolyphen angehört. Eine systematische Untersuchung der Protozoenfauna der Gastralhöhle wäre sehr erwünscht.

In diesem Zusammenhange sei erwähnt, daß CHRENKO (Parasitology 26, p. 44—116; 1934) in der Umgebung von Plymouth in *Actinia*- und *Sagartia*-Arten vergeblich nach parasitischen Turbellarien suchte.

Im Sphincter einer auf der südlichen Halbkugel vorkommenden *Bunodactis*-Art fand CARLGRÉN (1924) einen bisher noch nicht näher untersuchten Trematoden. In unseren Nordsee-Aktinien sind Saugwürmer niemals als Schmarotzer festgestellt worden.

Zu den häufigen Parasiten der Seeanemonen gehören gewisse Kopepoden. *Staurosoma parasiticum* verursacht an den Mesenterien von *Anemonia sulcata* die Bildung gallenähnlicher Beutel, in denen der Krebs lebt. Ähnliche Mißbildungen erzeugt *Anteacheres duebenii* in den Mesenterien von *Bolocera tuediae*. *Mesoglicola delagei* durchbohrt gewöhnlich das Ektoderm, seltener das Entoderm, und ruft Anschwellungen der Mesogloea hervor. Nach EVANS (Scottish Naturalist, 1925, p. 149) lebt der Amphipode *Metopa solsbergi* auf den Tentakeln, der Mundscheibe und im Gastralraum der Seanelke, wo er sich von dem Schleim der Aktinie zu ernähren scheint.

6. Feinde. — Als Aktinienfeinde kommen in erster Linie Nacktschnecken in Betracht, die sich schon deshalb als die gefährlichsten Gegner erweisen, weil ihnen gegenüber die wirksamste Waffe der Seeanemonen, die Nesselzelle, völlig versagt. Besonders im Herbst soll *Aeolidia papillosa* in den Prielien die Aktinienbeete oft kahl fressen (LEHMANN; in: Abh. naturwiss. Ver. Bremen, 28, p. 224; 1932). Während die Spirozyten von den Schnecken verdaut werden, passieren die dickwandigen Nesselkapseln, ohne zu explodieren, ihren Darmkanal und gelangen schließlich in den sogenannten Knidophorensack, wo sie in ganz ähnlicher Weise wie bei den Seeanemonen verwendet werden. Daß die von MARTIN (1914) als Kleptokniden bezeichneten Nesselkapseln der Äolidier wirklich ihren Nahrungstieren entstammen, zeigt folgende Beobachtung: Äolidier, denen man alle Rückenpapillen

abgeschnitten hatte, zeigten einige Zeit später in den regenerierten Papillen die Nesselkapseln der Aktinien, mit denen sie zusammengehalten wurden, dagegen keine Nematozysten, wenn man sie hungern ließ. In den Rückenpapillen von *Aeolidiella alderi* fand NAVILLE (1926) die Nesselkapseln von *Cereus pedunculatus*, in den Mitteldarmdrüsen der Nacktschnecke die im Entoderm der Aktinie lebenden Zooxanthellen, so daß in diesem Falle die *Übereinstimmung in der Färbung von Räuber und Beutetier* auf die Anwesenheit von Zooxanthellen zurückgeführt

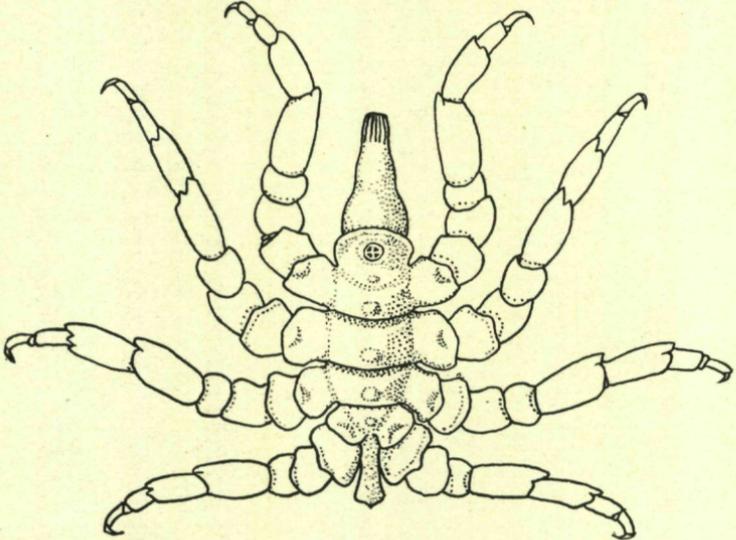


Fig. 146. *Pycnogonum littorale*, eine Asselspinne der Nordsee, die mit ihrem Rüssel die Fußscheibe der Aktinien anbohrt und sie aussaugt. Man findet diesen Pantopoden häufig in *Tealia felina*, *Metridium senile*, *Hormathia digitata* und anderen Arten.  
Nach G. O. SARS (1891).

werden konnte. Während man früher Nesselkapseln von Aktinien immer nur bei fleischfressenden Nudibranchiern gefunden hatte, wies WEILL (1926) sie auch bei der herbivoren *Hermaea bifida* nach. Diese Beobachtung zeigt, daß diese Nacktschnecke mit der Pflanzennahrung offenbar auch die Nesselkapseln der an dem gleichen Standort lebenden Seeanemonen aufnimmt. Unter den Prosobranchiern gilt *Trochus zizyphinus* als Aktinienfeind.

Strandkrabben und andere große Kruster, die der Giftwirkung der Aktinien rasch erliegen (S. III. e 164), dürften sich im allgemeinen nur an sterbende oder abgestorbene Seeanemonen wagen. Dagegen bilden Aktinien die Hauptnahrung der Pantopoden. Die Vermutung von G. O. SARS (1891), daß die Asselspinnen sich vom Schleim der Aktinien nähren, ist sicher nicht zutreffend. Das in der Nordsee häufige *Pycnogonum littorale* (Fig. 146) bohrt mit seinem Schnabel die Fußscheibe großer Seeanemonen (*Tealia felina*, *Metridium senile*, *Hormathia digitata*) an und saugt sie aus (vgl. hierzu S. XI. a 7). ARNDT (Jahres-

ber. Schles. Gesellsch. f. vaterl. Cult., [Zool.-bot. Sekt.], [1912], p. 132; 1913) beobachtete die Art, wie sie ihren Rüssel etwa 1 mm tief in das aborale Ende einer *Milne-Edwardsia lovéni* gesenkt hatte. Durchaus im Einklange mit diesen Beobachtungen steht der Bericht HELFERS (in: BRONNS Klass. u. Ordn. Tierreichs, 5. IV. 2, p. 229; 1935): „Bei der Haltung von *Pycnogonum* nimmt man zweckmäßig Behälter mit Steinen, die mit Aktinien besetzt sind. Das scheint den Tieren Erfordernis zu sein.“

Aktinien werden auch von Fischen gefressen. Nach den Larven von *Peachia hastata* (Fig. 128) haschen gern die pelagischen Jugendstadien der Flundern, während der Magen erwachsener Flundern außer mit *Cerianthus lloydi* (DAVIS in: Fish. Investig., [2], 11. 2, p. 32; 1923) bisweilen mit Edwardsien gefüllt ist. Im Magen von Schellfisch, Kabeljau und Merlan werden gleichfalls häufig Aktinien gefunden, doch hat man nur selten ihre Artzugehörigkeit festgestellt. So gibt BLEGVAD (Rep. Danish Biol. Stat. 24 (1916) 1917, p. 73 ff.) an, daß er in den Mägen von *Gadus callarias*, *Zoarces viviparus* und *Pleuronectes limanda* „Actinozoa“, im Magen von *Anguilla vulgaris* *Sagartia viduata* festgestellt habe. Die „Olga“-Expedition fand im Magen eines Kabeljaus 4 *Hormathia nodosa*, 1 *Hormathia digitata* und ein wahrscheinlich zu *Actinostola spetsbergensis* gehöriges Bruchstück. Meergrundeln (*Gobius*) und Schleimfische (*Blennius*) greifen Seeanemonen nur dann an, wenn der Hunger sie dazu zwingt (vgl. hierzu S. III. e 165 und 208). Nach ORTON (1922) gewährt *Calliactis parasitica* dem mit ihr in Symbiose lebenden Einsiedlerkrebs im allgemeinen einen wirksamen Schutz gegen Fische. Nur der Gefleckte Lippfisch (*Labrus berggylta* Ascanius) ist instande, den Einsiedlerkrebs aus seinem Schneckenhaus herauszuholen, ohne die Seeanemone zu berühren.

Außer Nacktschnecken, Asselspinnen und Fischen sind auch gewisse Echinodermen als Aktinienfeinde zu nennen. So wissen wir, daß der gefräßige *Solaster papposus* (vgl. S. VIII. 75) Seeanemonen, insbesondere *Calliactis parasitica*, verzehrt (MILLIGAN; in: Nature [London], 1916, p. 619).

7. Leuchtvermögen. — Die von PRATJE (1923) geäußerte Vermutung, daß in der Klasse der Anthozoen nur unter den Oktokorallen Leuchtvermögen verbreitet sei, beruht auf einem Irrtum. Schon PAGENSTECHE (1881) und A. AGASSIZ (1888) erwähnen Lumineszenzerscheinungen bei Antipatharien (S. III. e 38), und unter den Madreporarien kennen wir gleichfalls Fälle von Lichtproduktion (S. III. e 77). Unter den Aktiniarien sind es vor allem 2 in der atlantischen Tiefsee heimische *Hormathiidae*, deren Mauerblatt nach vorausgegangener Reizung ein phosphoreszierendes Licht aussendet. Über leuchtende Nordsee-Aktinien liegen bisher keine planmäßigen Beobachtungen vor. Nur GOSSE (1860, p. 241) berichtet, daß die Tentakel von *Peachia hastata* leuchten. Auf das Vorkommen von Lumineszenz sollte daher besonders geachtet werden.

Auf die Bedeutung der Seeanemonen als Erreger von Hautkrankheiten wurde schon (S. III. e 165) hingewiesen. Hier sei

nur noch erwähnt, daß MÖBIUS (Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss., 1893, p. 81) sie zu den Schädlingen der Austernkultur rechnet. Er hält es für wahrscheinlich, daß Austernschwärmlinge von den auf Austernbänken lebenden Aktinien gefressen werden. Doch wird dieser Schaden sicher zum Teil durch den Nutzen ausgeglichen, den sie als Nahrungsquelle wichtiger Nutzfische (S. III. e 211) stiften.

**Wirtschaftliche Bedeutung** In den Mittelmeerländern werden Aktinien von der Küstenbevölkerung gegessen, so vor allem *Anemonia sulcata*, die schon RISSO (1826) als „*Actinia edulis*“ bezeichnet hat. Auch *Actinia equina* wird dort zu Speisezwecken verwendet. Auf 1 kg gehen 10 bis 20 *Anemonia sulcata* und fast 200 *Actinia equina*. Bei *Anemonia sulcata* fand KRUKENBERG 87.6%, PÜTTER (1910) 87.2% Wasser. Der Rest des Körpergewichts verteilt sich nach PÜTTER folgendermaßen: Organische Substanzen 9.53%, Aschebestandteile 3.27%. Von der Trockensubstanz von *Anemonia sulcata* bestehen 11.4% aus Fetten und Lezithinen. Wie bereits (S. III. e 163) erwähnt wurde, enthält *Actinia equina* ein ausgesprochen Curare-artig wirkendes Gift. Da aber alle Curare-ähnlichen Stoffe bei Verabfolgung per Os wenig wirksam sind, so können die an sich giftigen Aktinien vom Menschen ohne Schädigung seiner Gesundheit genossen werden. Beachtung verdient in diesem Zusammenhange die Angabe von IRÈNE LIPSKA (1935), die in einer kranken *Anemonia sulcata* einwandfrei *Bacterium coli* nachgewiesen hat. Allerdings handelte es sich in diesem Falle um ein Aquarientier. Frisch gefangene Anemonien waren ausnahmslos frei von *Bacterium coli*.

Die Verwendung von Seeanemonen zu Köderzwecken ist sehr beschränkt. In der Bucht von St. Andrews (O-Küste Schottlands) werden nach MCINTOSH (Resources of the sea, 2. ed., p. 173; Cambridge 1921) die zum Fang des Kabeljau dienenden Angeln mit Seeanemonen besteckt. Ob von den Fischern bestimmte Aktinien-Arten bevorzugt werden, ist nicht bekannt.

Nach WEIGELT (1891) eignen sich gewisse Aktinien durch die Massenhaftigkeit ihres Vorkommens und die geringen Schwierigkeiten ihrer Verarbeitung zur Herstellung von Düngern. Auf einer 1888 in der Nordsee unternommenen Fischereifahrt des „Präsident Herwig“ wurden als Beifang auch 40 kg Aktinien (meist *Cereus pedunculatus*) gesammelt. WEIGELT gelang es, durch Verarbeitung der Seeanemonen auf Torfdünger „eine brauchbare Ausbeute und ein immerhin marktfähiges Produkt“ zu gewinnen; 40 kg Aktinien liefern bei einem Torfzusatz von 25% immerhin 17.6% kg „Seerosen-Torfdünger“ mit 4.6% Stickstoff und 1% Phosphorsäure.

Einen bemerkenswerten biologischen Arsennachweis, an dem eine Aktinie beteiligt ist, verdanken wir HAUSMANN (Beitr. chem. Physiol., 5, p. 397; 1904). Wird *Aiptasia diaphana* in arsenhaltiges Meerwasser gebracht, so entwickelt sich ein unangenehm nach Knoblauch riechendes Gas. Es gelingt auf diese Weise, noch 0.005 mg As in 100 ccm Seewasser nachzuweisen. Der Ausgangspunkt der Gasent-

wicklung ist nicht die Aktinie selbst, sondern der Zooxanthellenvorrat ihres Entoderms.

Im XVIII. Jahrhundert galten Aktinien als Wetterpropheten. DICQUEMARE hat darüber eine besondere Schrift veröffentlicht (*Les Anémones de mer considérés comme baromètres*; in: *Observ. et Mém. sur la phys. par Rozier*, 8, p. 515—523; 1776).

### Literatur

#### 1. Zusammenfassende Darstellungen.

PAX, F.: Die Actinien; in: *Ergebn. u. Fortschr. Zool.*, 4, p. 339—642, 182 fig.; 1914.

#### 2. Systematik.

ANDRES, A.: *Le Attinie*; in: *Atti R. Accad. Lincei*, (3. Mem. class. sci. fis.), 14, p. 211—673, 13 Taf., 76 fig.; 1883.

CARLIGREN, O.: Actiniaria, Pt. 1, in: *Danish Ingolf-Exped.*, 5. 9, p. 1—241, 4 Taf., 210 fig.; 1921.

STEPHENSON, T. A.: On the classification of Actiniaria, Pt. 1—3; in: *Quart. Jl. micr. sci.*, 64, p. 425—574, 1 Taf., 32 fig.; 1920; 65, p. 493—576, 20 fig.; 1921; 66, p. 247 bis 319; 1922.

#### 3. Schriften über die Aktinien der Nord- und Ostsee und ihrer Nachbargebiete.

BROCH, H.: Die Bedeutung der Dröbak-Schwelle für die Bodenfauna der Garnelenfelder; in: *Afh. Norske Vid.-Akad. Oslo, matem.-naturvid. Kl.*, 1935. 5, p. 1—32; 1935 [Zöloenteraten p. 25].

CARLIGREN, O.: Studien über nordische Actinien; in: *Kungl. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, 25. 10, p. 1—148, 10 Taf., 41 fig.; 1893.

— Die Actiniarien der Olga-Expedition; in: *Wiss. Meeresuntersuch.*, (Abtlg. Helgoland), 5, p. 33—56, 1 Taf., 11 fig.; 1902.

— Ceriantharier, Zoantharier och Actiniarier; in: *Meddel. om Grönland*, 23. Suppl., p. 251—308; 1928.

— Über eine Actiniariengattung mit besonderen Fangtentakeln; in: *Zool. Anz.*, 81, p. 109—113, 1 fig.; 1929.

— Die Ceriantharien, Zoantharien und Actiniarien des arktischen Gebietes; in: *Fauna Arctica*, 6. 3, p. 253—266; 1932.

— The Godthaab Expedition 1928: Zoantharia and Actiniaria; in: *Meddel. om Grönland*, 79. 8, p. 1—55, 22 fig.; 1933.

— & T. A. STEPHENSON: The British *Edwardsidae*; in: *Jl. Mar. Biol. Assoc.*, (NS), 15, p. 1—31, 18 fig.; 1928.

CRAWSHAY, L. R.: On the fauna of the outer western area of the British Channel; in: *Jl. Mar. Biol. Assoc.*, (NS), 9, p. 292—293, 1 Karte; 1912

DIXON, G. Y., & A. F. [DIXON]: Note on *Tealia tuberculata* and *T. crassicornis*; in: *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (6), 5, p. 66—69; 1890.

EVANS, E. W.: On the identity of the sea-anemone *Actinia elegans* Dalyell; in: *Scottish Naturalist*, 1924, p. 121—125; 1924.

— The occurrence in the Forth of the sea anemone *Sagartia pallida* (Holdsw.), with remarks on its anatomy, reproduction, and affinities; in: *Ebenda*, p. 185—188; 1924.

— On the supposed occurrence in Scotland of the sea-anemone *Hornathia coronata* (Gosse); in: *Ebenda*, 1925, p. 89—94; 1925.

GOSSE, P. H.: *Actinologia Britannica: A history of the British sea anemones and corals.* London 1860.

HADDON, A. C.: A revision of the British Actiniae, Pt. 1; in: *Sci. Trans. Roy. Dublin Soc.*, (2), 4, p. 297—361, Taf. 31—37, 2 fig.; 1889.

HARTLAUB, C.: Die Coelenteraten Helgolands; in: *Wiss. Meeresunters.*, (NF), 1, p. 161 bis 206; 1896.

VAN KAMPEN, P. N.: Hydromedusen, Actinien en Ctenophoren; in: *Flora Fauna Zuiderzee*, p. 211—214, 2 fig.; Amsterdam 1922.

KOMORI, S.: Einige Bemerkungen über die Biologie der Aktinie *Bolocerooides*; in: *Mem. Coll. Sci. Kyoto*, 7. B, p. 55—62, Taf. 4; 1931.

LAMEERE, A.: *Manuel de la Faune de Belgique.* Bruxelles 1895.

LEWES, G. H.: *Naturstudien am Seestrande: Küstenbilder aus Devonshire, den Scilly-Inseln und Jersey.* — Berlin 1859 (VIII, 396 S., 7 Taf. [zweites Buch: See-Anemonen, p. 109—169]).

MABBS, R. C.: The sea anemones of our shores; in: *Rep. Guernsey Soc. Nat. Sci.*, 5, p. 231—233; 1907.

McMURRICH, J. P.: Note on the systematic position and distribution of the Actinian *Sagartia luciae*; in: *Proc. Zool. Soc. London*, 1921, p. 729—739, 4 fig.; 1922.

MÖBIUS, K.: Die wirbellosen Thiere der Ostsee; in: *Jahresber. Komm. wiss. Erforsch. Deutsch. Meere* (1871), p. 97—144; 1873.

- MÜLLEGER, S.: Vorläufige Mitteilungen über *Sagartia troglodytes*; in: Blätt. f. Aquar. u. Terrarke., 23, p. 511—513, 4 fig.; 1912.
- *Helictis bellis* bei Büsum gefunden; in: Schrift. Zool. Stat. Büsum, 2, Sonder-Nr. 1, p. 61; 1921.
- PAX, F.: Die Aktinienfauna von Büsum; in: Schrift. Zool. Stat. Büsum, Nr. 5 (6. Heft), p. 1—24, 14 fig.; 1920.
- Das Vorkommen von *Sagartia luciae* an der deutschen Küste. Ein Beitrag zur Frage nach der Verbreitung mariner Bodentiere durch den Schiffsverkehr; in: Zool. Anz., 52, p. 161—166, 3 fig.; 1921.
- Über das Vorkommen der Seenelke (*Metridium dianthus* Ell.) in der Adria; in: Der Zool. Gart., (NF), 1, p. 118—120; 1928.
- Plymouth Marine Fauna*. Being notes of the local distribution of species occurring in the neighbourhood. II. ed. Plymouth 1931.
- PORTIELJE, A. F. J.: On a remarkable and purposive feeding behaviour in the sea-anemone *Diadumene cincta* Stephenson and a list of the Dutch Actiniaria; in: Tijdschr. Nederl. Nierkund. Vereenig., (3), 3, p. 132—144, 4 fig.; 1933.
- RAWLINSON, R.: *Edwardia callianthus* sp. n., A new British species from Menai Straits; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 20, p. 129—146, 11 fig.; 1935.
- VAN REES, J.: Coelenteraten van de Oosterschelde; in: Tijdschr. Nederl. Dierkund. Vereenig., (Suppl.), 1, p. 570—591; 1883.
- REES, O. M.: On *Eloactis mazeli*; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 10, p. 70—80, 2 fig.; 1913.
- Contributions to the comparative anatomy of some British Actiniae; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 10, p. 521—554, 16 fig.; 1915.
- RENOUF, L.: Preliminary work of a new Biological Station (Lough Ines Co. Cork); in: Jl. of Ecol., 19, p. 425, 432—433; 1931.
- RUSSELL, E. S.: Occurrence of *Gonactinia prolifera* Sars in the Firth of Clyde; in: Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow, (NS), 8, p. 27—30; 1908.
- SCHULZE, F. E.: Coelenteraten; in: Jahrb. Komm. wissenschaft. Erforsch. Deutsch. Meere, 2, 3, p. 121—142, Taf. 2; 1908.
- SHARP, E. W.: Additional sea anemones and other notes on marine zoology; in: Trans. Guernsey Soc. Nat. Sci., p. 479—481; 1909.
- STEPHENS, J.: A list of Irish Coelenterata including the Ctenophora; in: Proc. Roy. Irish Acad., 25, B, p. 25—92, 1 Karte; 1905.
- STEPHENSON, E. M.: On the anatomy and relationships of new or little known British Actiniaria; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 13, p. 891—909, 24 fig.; 1925.
- STEPHENSON, T. A.: On certain Actiniaria collected off Ireland by the Irish Fisheries Department during the years 1899—1913; in: Proc. Roy. Irish Acad., 34, B, p. 106 bis 164, 7 Taf.; 1918.
- On a new British sea anemone; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 12, p. 880—890, 1 fig.; 1925.
- A contribution to Actinian morphology: The genera *Phellia* and *Sagartia*; in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 56, 1, p. 121—139, 12 Abb., 2 Farbentaf.; 1929.
- The British Sea Anemones, 1; London 1928 (XIV, 148 p., 41 Abb., 14 Taf.); 2; London 1935 (XII, 426 p., 108 Abb., 19 Taf.).
- TANNER, F. L.: Report of Section for marine Zoology; in: Rep. Soc. nat. sci. Guernsey (1907), p. 282—285; 1908.
- THEEL, H.: Om utvecklingen af Sveriges zoologiska havstation Kristineberg och djurlifvet i angränsande hav och fjorder; in: Ark. f. zoologi, 4, 5, 136 S., 5 Taf., 2 Kart., 2 Fig.; 1908.
- THIEREN, J.: Une observation bionomique intéressante les *Helictis bellis* Ellis de nos côtes; in: Ann. Soc. zool. malacozool. Belgique, 44, p. 120; 1910.
- UCHIDA, T.: Occurrence in Japan of *Diadumene luciae*, a remarkable Actinian of rapid dispersal; in: Jl. Fac. Sci. Hokkaido Univ., (6), 2, p. 69—84, 3 fig., Taf. 4; 1932.
- VOSING, H.: Seeanemoner (Actinia); in: Flora og Fauna, p. 10—19; København 1913.
- WALTON, C. L.: On *Phellia mucrocincta* (Gosse); in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 8, p. 47—48; 1907.
- Notes on some *Sagartiidae* and *Zoanthidae* from Plymouth; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 8, p. 207—214; 1908.
- Actiniae collected by the „Huxley“ in the North Sea during the summer of 1907; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 8, p. 215—226; 1908.
- *Kodioides borleyi*, n. sp.; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 9, p. 85—87; 1910.
- Notes on various British Anthozoa; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 9, p. 236—242; 1910.
- The shore fauna of Cardigan Bay; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 10, p. 102—113; 1913.
- & O. M. REES: Some rare and interesting sea anemones from Plymouth; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 10, p. 60—69, 00 fig.; 1913.

#### 4. Aktinien des Brackwassers.

- ANNANDALE, N.: The Fauna of brackish ponds at Port Canning, Lower Bengal. Pt. 3: An isolated race of the Actinian *Metridium schillerianum* (Stolicka); in: Rec. Indian Mus., 1, p. 47—74, 4 fig., Taf. 3, 4; 1907.

- Fauna of the Chilka Lake, Coelenterata; in: Mem. Indian Mus., 5, p. 65—114, 5 Taf.; 1915.
- CARLGRÉN, O.: A revision of the Actiniaria of the Chilka Lake; in: Arkiv f. Zoologi, 17. A. 21, p. 1—21, 14 fig.; 1925.
- Zur Revision der Actinarien; in: Arkiv f. Zoologi, 26. A. 18, p. 1—36, 18 fig.; 1934.
- GOSSE, P. H.: A freshwater *Actinia*; in: Sci. Gossip 1869, p. 247.
- GURNEY, R.: A sea-anemone (*Sagartia luciae* Verr.) in brackish water in Norfolk; in: Trans. Norfolk Nat. Soc. Norwich, 11, p. 434—437; 1923.
- PANKKAR, N. K.: On two new Halcampactid Actiniaria from madras brackish waters; in: Current sci., 4, p. 177—178; 1935.
- PAX, F.: Hexacorallien der Murmanküste; in: Trav. Soc. Natural. Petrograd, 44, p. 171—180, 1 Taf.; 1915.
- RAWLINSON, R.: A comparative study of *Metridium senile* var. *dianthus* and a dwarf variety of this species occurring in the river Mersey; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 19, p. 901—919, 5 fig.; 1934.
- SEGWICK, W.: Freshwater Actiniae; in: Nature (London), 24, p. 189; 1881.
- SRINIVASA RAO, H.: Note on a Brackish-water Actinian from Madras; in: Jl. Proc. Asiat. Soc. Bengal, (NS), 20. 6, p. 339—347, 3 fig.; 1924.

### 5. Untersuchungstechnik.

- COMANDON, J., P. DE FONBRUNE, & R. WEILL: Cinématographie de la dévagination des nématocystes; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 95, p. 633—634; 1926.
- WEILL, R.: Le ralentissement expérimental des nématocystes des Coelentérés; in: C. R. Acad. Sci. Paris, 180, p. 772—775, 1 fig.; 1925.
- Une technique permettant d'obtenir la dévagination des nématocystes au ralenti, d'une quantité préalablement déterminée et fonctionnée; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 94, p. 1328—1329; 1926.

### 6. Färbung.

- ABELOOS-PARICE, M., & R. [ABELOOS]: Sur l'origine alimentaire du pigment carotinoïde d'*Actinia equina* L.; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 94, p. 560—562; 1926.
- ELMHIRST, R., & J. S. SHARPE: On the colours of two sea anemones, *Actinia equina* and *Anemonia sulcata*; in: Biochem. Jl., 14, p. 48—57, Taf. 2—3; 1920.
- On the colours of the sea anemone *Tealia crassicornis*; in: Ann. Mag. Nat. Hist., (9), 11 p. 615—621; 1923.
- LEDERER, E.: Note sur les lipochromes d'*Actinia equina* L.; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 113, p. 1391—1392; 1933.
- LÖNNBERG, E., & H. HELLSTRÖM: Zur Kenntnis der Carotinoide bei marinen Evertebraten; in: Arkiv för Zoologi, 23. A 15, p. 1—74; 1932.
- MOUCHET, S.: Sort de la xanthine au cours du jeune chez les Actinies; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 102, p. 733—734; 1929.
- WALTON, C. L.: On some colour variations and adaptations in Actiniae; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 8, p. 47—48; 1907.

### 7. Anatomie und Histologie.

- CAZURRO, M.: *Anemonia sulcata* Penn., estudio anatomico histologico de una Actinia; in: Anal. Soc. Españ. Hist. nat., (2), 1, p. 307—379, 28 fig.; 1892.
- FAUROT, L.: Études sur l'anatomie, l'histologie, et le développement des Actinies; in: Archs. de Zool. expér. gén., (3), 3, p. 43—262, Taf. 1—12, 29 fig.; 1895.
- v. HEIDER, A.: *Sagartia troglodytes* Gosse, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien; in: S.B. Kais. Akad. Wiss. Wien, 75, p. 367—418, 6 Taf.; 1877.
- HERTWIG, O., & R. [HERTWIG]: Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht; in: Studien zur Blättertheorie, 1, p. 1—224, 10 Taf.; 1879.
- HORTON, F. M.: On the tentacle sphincter muscle of *Boloceroidea* hermaphroditica; in: Ann. Mag. Nat. Hist., (10), 14, p. 57—59, 2 Fig.; 1934.
- SÁNCHEZ Y SÁNCHEZ, M.: Estudio sobre la histología de las Actinias; in: Trab. Mus. Cienc. nat. Madrid, 35, p. 1—46, 1 Taf.; 1918.

### 8. Nesselorgane.

- CARDOT, H.: De la spécificité dans les phénomènes de capture chez les Actiniens; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 97, p. 1224—1225; 1927.
- CUENOT, L.: L'origine des nématocystes des Eolidiens; in: Archs. de Zool. gén. expér., (4), 6, p. 73—102, Taf. 3; 1907.
- PARKER, G. H., & M. A. VAN ALSTYNE: The control and discharge of nematocysts especially in *Metridium* and *Physalia*; in: Jl. of exper. Zool., 63, p. 329—344, 2 fig.; 1932.
- SPEHNSON, T. A.: On the nematocysts of Sea Anemones; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., 41, p. 173—200, 1 Taf., 10 fig.; 1929.
- WEILL, R.: Contribution à l'étude des cnidaïres et de leurs nématocystes; in: Trav. Stat. Zool. Wimereux, 10 (347 p., 208 Fig.); 11 (353 p., 224 Fig.); 1934.

- WILL, L.: Die Klebkapseln der Aktinien und der Mechanismus ihrer Entladung; in: S.B. u. Abh. Naturforsch. Gesellsch. Rostock, (NF), 1, p. 65—102, 2 Taf.; 1909.  
 — Die Volumenreduktion der Nesselkapseln bei der Explosion und infolge „Alterns“; in: Anatom. Hefte, 57, p. 483—545, 5 fig., 2 Taf., 23 Tab.; 1919.

### 9. Nervensystem.

- GROßELJ, P.: Untersuchungen über das Nervensystem der Aktinien; in: Arb. Zool. Inst. Wien u. Triest, 17, p. 269—308, 22 fig., 1 Taf.; 1909.  
 HAVET, J.: La structure du système nerveux des actinies; in: Libro en honor de Ramón y Cajal, 1, p. 477—504; Madrid 1922.

### 10. Bewegung.

- GROßELJ, P.: Untersuchungen über das Nervensystem der Aktinien; in: Arb. Zool. Inst. 27, p. 233—234; 1916.  
 JORDAN, H. J.: Die Muskulatur der Aktinie *Metridium dianthus*, ihr Tonus und ihre Kontraktion; in: Archs. Néerland. Zool., 1, p. 1—34, 11 Fig.; 1934.  
 JUCCI, C.: Sulla fisiologia del movimento ciliare nelle attinie; in: Arch. sci. biol., 12, p. 623—639; 1928.  
 McCLENDON, J. F.: On the locomotion of a sea anemone (*Metridium marginatum*); in: Biol. Bull., 10, p. 66—67; 1906.  
 MÜLLEGGER, S.: Eigentümlicher Ortswechsel einer Seerose; in: Blätt. f. Aquar.- u. Terrarkde., 17, p. 76—77, 5 fig.; 1906.  
 — Eigenartige Bewegungserscheinungen bei Aktinien; in: Ebenda, 24, p. 487—488, 6 fig.; 1913.  
 OSBURN, R. C.: Movements of sea anemones; in: Bull. Zool. Soc. New York, 17, p. 1163—1166, 1 fig.; 1914.  
 PARKER, G. H.: The locomotion of Actinians; in: Science, 41, p. 471; 1915.  
 — The movements of the tentacles in Actinians; in: Jl. of exp. zool., 22, p. 95—110, 1 fig.; 1917.  
 — Pedal locomotion in Actinians; in: Ebenda, 22, p. 111—124, 1 fig.; 1917.  
 PORTMANN, A.: Die Kriechbewegung von *Aiptasia carnea*; in: Zs. f. vergl. Physiol., 4, p. 659—667, 1 fig.; 1926.  
 SIEDENTOP, W.: Die Kriechbewegung der Aktinien und Lucernariden; in: Zoolog. Jahrb., (Allg. Zool.), 44, p. 149—210, 48 fig.; 1927.  
 WILEM, V.: Observations sur la locomotion des Actinies; in: Bull. cl. sci. Acad. Roy. Belgique, (5), 13, p. 630—650; 1927.  
 — La reptation d'*Anemonia sulcata*; in: Ebenda, (5), 17, p. 1303—1328, 12 fig.; 1931.

### 11. Ernährung.

- ARNDT, W.: Über das Vorkommen von Fett bei Aktinien; in: Zool. Jahrb., (Allg. Zool.), 34, p. 27—42, Taf. 2; 1913.  
 BEHR, D.: Kannibalismus bei Aktinien; in: Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrarkde., 12, p. 599—600, 2 fig.; 1915.  
 CARLGREN, O.: Über die Bedeutung der Flimmerbewegung für den Nahrungstransport bei den Actinarien und Madreporarien; in: Biol. Ctrbl., 25, p. 308—322, 6 fig.; 1905.  
 GIENKE, K.: Kannibalismus bei Aktinien; in: Wochenschr. f. Aquar.- u. Terrarkde., 13, p. 18; 1916.  
 HAASE, E.: Versuche über Verdauung und Selbstverdauung bei Coelenteraten; in: Fermentforsch., 1, p. 437—464, 3 fig.; 1916.  
 JORDAN, H.: Die Verdauung bei den Aktinien; in: Arch. f. ges. Physiol., 116, p. 617 bis 624; 1907.  
 MESNIL, F.: Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases des Actinies; in: Ann. Institut. Pasteur, 15, p. 352—357; 1901.  
 MOUCHET, S.: Excrétion chez les Actinies; in: Notes stat. océanogr. Salammbô, Nr. 15, p. 1—15, 2 fig.; 1930.  
 PARKER, G. H.: The reactions of *Metridium* to food and other substances; in: Bull. Mus. comp. Zool., 29, p. 107—119; 1896.  
 — The excretion of carbon dioxide by relaxed and contracted sea anemones; in: Jl. of gen. Physiol., 5, p. 45—64, 1 fig.; 1922.  
 PÜTTER, A.: Stoffwechsel der Aktinien; in: Zs. f. allg. Physiol., 12, p. 297—322; 1911.  
 SAWANO, E.: Digestive enzymes of some Coelenterata in the tropical seas; in: Ann. Rep. Work Saito Gratit. Found. (Sendai), no. 8, p. 149—153; 1932.

### 12. Aktiniengifte.

- ACKERMANN, D., F. HOLTZ & H. REINWEIN: Reindarstellung und Konstitutionsermittlung des Tetramins, eines Giftes aus *Actinia equina*; in: Zs. f. Biol., 79, p. 113—120; 1923.  
 BRAINE: Phimosi aiguë de cause rare; in: Ann. thérapeut. dermat. et syphiligraph., 23, 2, p. 529—531; 1925.  
 CANTACUZÈNE, J.: Action toxique des poisons d'*Adamsia palliata* sur les Crustacés Décapodes; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 92, p. 1131—1133; 1925.  
 — Immunité d'*Eupagurus prideauxii* vis-à-vis des poisons de l'*Adamsia palliata*; in: Ebenda, p. 1133—1136; 1925.

- CANTACUZENE, J., & A. DAMBOVICANU: L'action précipitante spécifique du sérum d'*Eupagurus prideauxi* sur le poison d'*Adamsia palliata*; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 117, p. 269—271; 1934.
- CANTACUZENE J., & N. COSMOVICI: Action toxique des poisons d'*Adamsia palliata* sur divers Invertébrés marins; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 92, p. 1464—1466; 1925.
- PAWLOWSKY, E. N., & A. K. SREIN: Experimentelle Untersuchung über die Wirkung des Actiniengiftes (*Actinia equina*) auf die Menschenhaut; in: Arch. f. Dermatol., 157, p. 647—655, 5 fig.; 1929.
- RICHET, CH. Notizen über Thalassin, ein in den Fühlfäden der Seenesseln befindliches, Jucken hervorrufendes Gift; in: Arch. f. ges. Physiol., 108, p. 369—388; 1905.
- Ζερβός, Σκευός: Ἡ νόσος τῶν γυμνῶν σπαργαλιῶν καὶ ἡ πειραματικὴ αὐτῆς ἀναπαράγωγὴ, ἐκ: τῶν Πρακτικῶν τοῦ Β' ἐν Ἀθήναις Πανελληνίου Ἰατρικοῦ Συνεδρίου τοῦ 1903; p. 365—370; 1903.
- ZERVOS, S.: La maladie des pêcheurs d'éponges nus ou maladie de Skévos Zervos. Athènes, Librairie Eleltheroudakis, 1933. 88 p., 36 Fig.

### 13. Sinnesleben.

- BOHN, G.: Sur les courbures dues à la lumière; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 61, p. 420 bis 422, 1 fig.; 1906.
- Introduction à la psychologie des animaux à symétrie rayonnée; in: Bull. Inst. gén. Psychol., 1907.
- Les rythmes vitaux chez les Actinies; in: C. R. Assoc. Franç. avanc. sci. (Congrès de Clermont-Ferrant 1908), p. 613—619; 1909.
- Comparaison entre les réactions des Actinies de la Méditerranée et celles de la Manche; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 62, p. 253—255; 1910.
- COTTE, J.: Sur le prototropisme des Actinies; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 85, p. 188 bis 190; 1921.
- FLEURE, H. J., & C. L. WALTON: Notes on the habits of some sea anemones; in: Zool. Anzeig., 31, p. 212—220; 1907.
- v. FRISCH, K.: Lichtempfindlichkeit der Aktinien; in: Blätt. f. Aquar.- u. Terrarkde., 16, p. 133—134; 1905.
- HARGITT, C. W.: Notes on the behavior of sea anemones; in: Biol. Bull., 12, p. 274 bis 284; 1907.
- HESS, C.: Neue Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes, 5. Beobachtungen über den Lichtsinn bei Cölenteraten; in: Zool. Jahrb., (Physiol.), 33, p. 387—440, 9 fig.; 1913.
- JENNINGS, H. S.: Modifiability in behavior, I. Behavior of sea-anemones; in: Jl. of exp. Zool., 2, p. 447—472; 1905.
- JORDAN, H.: Über reflexarme Tiere, II. Die Physiologie des Nervenmuskelsystems von *Actinoloba dianthus* Ell.; in: Zs. f. allgem. Physiol., 8, p. 222—266; 1908.
- KINOSHITA, T.: Über den Einfluß mehrerer aufeinander folgender wirksamer Reize auf den Ablauf der Reaktionsbewegungen bei Wirbellosen, 2. Versuche an Cölenteraten; in: Arch. f. ges. Physiol., 140, p. 167—197; 1911.
- LOEB, J.: Zur Physiologie und Psychologie der Actinien; in: Arch. f. ges. Physiol., 59, p. 415—420; 1895.
- MÜLLEGGER, S.: Einwirkung des Frostes auf Seetiere; in: Schrift. Zool. Stat. Bismarck, 3. 3, p. 22; 1922.
- NAGEL, W. A.: Der Geschmackssinn der Actinien; in: Zoolog. Anzeig., 15, p. 334 bis 338; 1892.
- PARKER, G. H.: The effector systems of Actinians; in: Jl. of exp. Zool., 21, p. 461 bis 484; 1916.
- & E. G. TITUS: The structure of *Metricridium (Actinoloba) marginatum* (Milne Edwards) with special reference to its neuromuscular mechanism; in: Ebenda, 21, p. 433—459; 1916.
- PIERON, H.: Quelques recherches psychophysiologiques sur l'*Actinia equina*; in: Bull. Inst. gén. psychol., 6, p. 1—50, 10 fig.; 1906.
- Contribution à la psychophysiologie des Actinies, Les réactions de l'*Actinia equina*; in: Bull. d'Inst. gén. psychol., 6, p. 146—169; 1906.
- La règle de van't Hoff et les temps de réaction des Actinies; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 86, p. 1076—1078; 1922.
- TORREY, H. B.: On the habits and reactions of *Sagartia davisii*; in: Biol. Bull., 6, p. 203—215; 1904.

### 14. Fortpflanzung.

- BOHN, G.: Scissiparité et autotomie chez les Actinies; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 5, p. 636—639; 1908.
- CARY, L.: A study of pedal laceration in Actinians; in: Biol. Bull., 20, p. 81—108, Taf. 1—4, 2 fig.; 1911.
- COTRONEI, G.: Doppie formazioni, scissiparità e rigenerazioni nelle Attinie; in: Pubbl. Staz. zool. Napoli, 5, p. 199—273, 14 Fig., 1 Taf.; 1924.
- GILLESPIE, A. S.: Notes on the breeding habits of *Actinia equina* (Linnaeus); in: Proc. South Western Nat. Union (Bristol), 2, 5, p. 111—112, 1 Taf.; 1931.

- GRAVIER, C.: Sur l'incubation chez l'*Actinia equina* L. à l'île de San Thomé (Golfe de Guinée); in: C. R. Acad. Sci. Paris, 162, p. 986—988; 1916.  
 — Pédogenèse et viviparité chez les Actiniales; in: C. R. Acad. Sci. Paris 1919, p. 736—73.
- HAMMATT, M. L.: Reproduction of *Metridium marginatum* by fragmental fission; in: Amer. Natural., 40, p. 583—591, 2 Taf.; 1906.
- KERR, H.: Studien über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der *Gonactinia prolifera* Sars; in: Bergens Mus. Aarbok, 1913. 3, p. 1—14, 17 fig.; 1914.
- KWIETNIEWSKI, K.: Über die Längsteilung bei *Actinia cari*; in: Bull. Acad. Sci. Cracovie, cl. sci. math., (B, sci. nat.), p. 48—55, Taf. 5; 1916.
- LANDAUER, W.: Laceration, Knospung und Heteromorphose bei *Actinia equina* L.; in: Zs. f. Morphol. Ökol., 3, p. 177—187, 11 fig.; 1924.
- OKADA, Y. K., & S. KOMORI: Reproduction asexuelle d'une Actinie (*Boloceroïdes*) et sa régénération aux dépens d'un tentacule; in: Bull. Biol. France Belgique, 66, p. 164—199, 28 fig.; 1932.
- PARKER, G. H.: Longitudinal fission in *Metridium marginatum* Milne-Edwards; in: Bull. Mus. comp. Zool., 35, p. 43—46, 3 Taf.; 1899.
- TORREY, H. B., & J. R. MERY: Regeneration and non-sexual reproduction in *Sagartia Davisi*; in: Univ. California Publ., 1, p. 211—226, 7 fig.; 1904.
- WEILL, R.: Observations sur le bourgeonnement des Actinies; in: Bull. Soc. Zool. France, 51, p. 273—279; 1926.

### 15. Embryonalentwicklung und Larvenformen.

- APPELLÖF, A.: Studien über Actinien-Entwicklung; in: Bergens Mus. Aarbok, 1900, p. 1—99, 12 Abb., 4 Taf.; 1901.
- BAMFORD, E.: Pelagic Actinarian Larvae; in: Trans. Linn. Soc. London, (2), 15, p. 395—406, 2 Taf.; 1912.
- CARLGREN, O.: Die Actinienlarven; in: Nordisch. Plankton, 11, p. 65—89, 10 fig.; 1906.  
 — Die Larven der Ceriantarien, Zoantharien und Actinarien; in: Wissenschaftl. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., 19. 8, p. 340—476, 54 Abb., 6 Taf.; 1924.
- FAUROT, L.: Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies; in: Arch. de zool. expér. gén., (4), 1, p. 359—399, 4 Taf., 14 Fig.; 1903.  
 — Nouvelles recherches sur le développement du pharynx et des cloisons chez les Hexactinies; in: Ebenda, (4), 6; 1907.
- GEMMILL, J. F.: The development of the sea anemones *Metridium dianthus* (Ellis) and *Adamsia palliata* (Bohadsch); in: Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), 209; 1920.  
 — The development of the mesenteries in the Actinian *Urticina crassicornis*; in: Proc. Zool. Soc. London, 1919, p. 453—457, 5 Fig.; 1920.  
 — The development of the sea anemone *Bolocera tuediae* (Johnst.); in: Quart. Jl. micr. Sci., 15, p. 577—587; 1921.
- GRAVIER, C.: Larves d'Actinies; in: Rés. Camp. Sci. Albert I. Monaco, 57; 1920.
- WIETRZYKOWSKI, W.: Recherches sur le développement d'*Edwardsia Beatepsii*; in: Bull. Acad. sci. Cracovie, (B), p. 782—816, 2 Taf.; 1914.

### 16. Lebensdauer.

- ANNANDALE, N.: Aged sea anemones; in: Nature, 89, p. 607; London 1912.
- ASHWORTH, J. H., & N. ANNANDALE: Observations on some aged specimens of *Sagartia troglodytes* and on the duration of life in Coelenterata; in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 25, p. 000; 1898.
- McBAIN: Notes on *Actinia mesembryanthemum*; in: Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, 4, p. 120; 1878.
- PAX, F.: Die Lebensdauer der Korallentiere; in: Monatsschr. f. Seeaquar.- u. Meereskde., 1. 4, p. 102—104; 1924.

### 17. Regeneration.

- BOHN, G.: Scissiparité et autotomie chez les Actinies; in: C. R. Soc. Biol. Paris, 64, p. 936—939; 1908.
- CARLGREN, O.: Über abschürfbare Tentakel bei den Actinarien; in: Zool. Anz., 22, p. 39—44; 1899.  
 — Studien über Regenerations- u. Regulationserscheinungen I—III; in: Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl., 37. 8, p. 1—105, 30 Abb., 11 Taf.; 1904. 43. 9, p. 1—48, 4 Taf., 2 Abb.; 1909. 44. 2, p. 1—44, 3 Taf., 3 Abb.; 1909.  
 — Zur Regeneration der Actinarien; in: Zs. f. Morphol. Ökol. Tiere, 5, p. 150—154; 1925.  
 — Zur Biologie und Regeneration der niederen Actinarien; in: Zs. f. Morphol. Ökol. Tiere, 14, p. 522—530; 1929.
- CHESTER, W. M.: Wound closure and polarity in the tentacles of *Metridium marginatum*; in: Jl. exper. Zool., 13, p. 451—470; 1912.
- HAHN, C. W.: Dimorphism and regeneration in *Metridium*; in: Jl. of exper. Zool., 2, p. 225—235, 2 Fig.; 1905.

- HAUSDING, B.: Studien über *Actinoloba (Metridium) dianthus*; in: Arch. f. Entwickl.-mech., 38, p. 49—135, 34 Abb.; 1914.
- HAUSMANN, L. A.: The orange-striped anemone (*Sagartia luciae* Verrill), an ecological study; in: Biol. Bull. Woods Hole, 37, p. 363—370, Taf. 1; 1919.
- HAZEN, A. P.: The regeneration of an oesophagus in the anemone *Sagartia luciae*; in: Arch. f. Entwickl.-mech., 14, p. 592—599, Taf. 31; 1902.
- KOLODZIEJSKI, Z.: Untersuchungen über die Regeneration der Fußscheibe bei *Actinia equina*; in: Bull. internat. Acad. Polon., (B), 1932, p. 153—167, Taf. 8.
- MALOWITSCHKO, E.: Histologische Veränderungen in den Tentakeln bei Actinien unter dem Einfluß eines Fremdkörpers; in: Ukrainski medicini visti, 4, p. 113—120; 1928.
- Über entzündliche Entstehung des Bindegewebes bei Actinien; in: Virchows Arch., pathol. Anat., 280, p. 476—486, 8 Abb.; 1931.
- OKADA, Yô K.: Aktinienregeneration aus abgeworfenen Tentakeln; in: Arch. f. Entwickl.-mech., 108, p. 482—486, 2 Abb.; 1926.
- PORTMANN, A.: Studien über Dedifferenzierung bei der Seeanemone *Aiptasia carnea* Andr.; in: Zs. f. Zellforsch. mikr. Anat., 4, p. 313—337, 14 Abb.; 1926.
- RAND, H. W.: Wound reparation and polarity in tentacles of Actinians; in: Jl. of exp. Zool., 7, p. 189—238; 1909.
- Wound closure in Actinian tentacles with reference to the problem of organization; in: Arch. f. Entwickl.-mech., 41, p. 159—214; 1915.
- TORREY, H. B.: Observations on monogenesis in *Metridium*; in: Proc. California Acad. sci. San Francisco, Zool., (3), 1, p. 345—360, 1 Taf.; 1898.

## 18. Beziehungen zur Umwelt.

- BALSS, H.: Über Anpassungen und Symbiose der Paguriden; in: Zs. f. Morphol. Ökol., 1, p. 752—792, 35 Fig.; 1924.
- BROCK, F.: Das Verhalten des Einsiedlerkrebses *Pagurus arrosar* Herbst während des Aufsuchens, Ablösens und Aufpflanzens seiner Seerose *Sagartia parasitica* Gosse; in: Arch. f. Entwickl.-mech., 112, p. 204—238, 1 Abb., Taf. 4—5; 1927.
- BRUNELLI, G.: Osservazioni ed esperienze sulla simbiosi dei Paguridi; e delle Attinie; in: Red. Accad. Lincei Roma, (5), 19, p. 77—82; 1910.
- CARLIGREN, O.: Zur Symbiose zwischen Actinien und Paguriden; in: Zs. f. Morphol. Ökol., 12, p. 165—173, 6 Fig.; 1928.
- CHATTON, E., & A. LWOFF: Le cycle évolutif de l'infusoire *Foettingeria actiniarum*; in: C. R. Acad. Sci. Paris, 185, p. 675—677; 1927.
- CAULLERY, M., & F. MESSIL: Sur *Staurosoma parasiticum* Will. copépode gallicole parasite d'une actinie; in: C. R. Acad. Sci. Paris, 134, p. 1314—1317; 1902.
- COTTE, J.: Etudes sur le comportement et les réactions des Actinies; in: Bull. Inst. océanogr. Monaco, 410, 44 p., 4 Abb.; 1922.
- FAUROT, L.: Actinies et pagures; Étude de psychologie animale; in: Archs. de zool. gén. expér., 74, p. 139—154; 1932.
- GOHAR, H. A. F.: Partnership between fish and anemone; in: Nature, 1934. II, p. 291; 1934.
- HOUASSE, R.: Association momentanée entre actinies et raseasses; in: Bull. Soc. Zool. France, 55, p. 45—46; 1930.
- Tentatives d'associations entre actinies et crabe; in: Bull. Soc. Zool. France, 55, p. 236—238, 1 Abb.; 1930.
- Associations expérimentales entre pagures et actinies; in: Bull. Soc. Zool. France, 55, p. 534—535; 1930.
- KROPP, B.: Commensalism of a sea-anemone and a sea-urchin; in: Science, 65, p. 423; 1927.
- LIPSKA, J.: Les colibacilles et les coliphages chez les animaux invertébrés marins; in: Bull. Inst. océanogr., 675, p. 1—8; 1935.
- MILLIGAN, H. N.: Opelet sea-anemone temporarily attached to shore-crab; in: Zoologist, 20, p. 80; 1916.
- DE MORGAN, W.: *Foettingeria actiniarum* (parasitic in Anemones); in: Quart. Jl. micr. science, (NS), 68, p. 343—360, 3 Abb., Taf. 11; 1924.
- MOSER, J.: Beobachtungen über die Symbiose von *Amphiprion percula* (Lac.) mit Actinien; in: Sb. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, p. 160—177, 2 Abb.; 1931.
- NAVILLE, A.: Note sur les Eolidiens; in: Rev. Suisse Zool., 33, p. 251—289, 9 Abb.; 1926.
- OKADA, Yô K.: *Staurosoma*, copepode parasite d'une Actinie: Description de *Staurosoma caulleryi* sp. n.; in: Annotat. zool. Japon., 11, p. 173—182, 1 Abb., 1 Taf.; 1927.
- ORTON, J. H.: The relationship between the common hermit crab (*Eupagurus bernhardus*) and the anemone (*Sagartia parasitica*); in: Nature, 110, p. 735 u. 877; London 1922.
- PIERON, H.: Commensalisme d'Actinies; in: Feuille Natural., 47, p. 30—31; 1926.
- SEITZ, C.: Lebensgemeinschaft zwischen Korallenfischen und Seerosen; in: Blätt. f. Aquar.- u. Terrarkde., 37, p. 413—414; 1926.
- THOMSON, D. L.: Note upon an association between spider-crab and sea-anemone; in: Jl. Mar. Biol. Assoc., (NS), 13, p. 243—244; 1923.

- WEILL, R.: Le problème des Cleptocnides; in: C. R. Acad. Sci. Paris, 183, p. 154—156; 1926.
- WILL, F.: Über *Staurosoma*, einen in den Aktinien lebenden Schmarotzer; in: Arch. f. Naturgesch., 10. 1, p. 337—343, Taf. 10; 1844.
- YONGE, C. M.: Origin and Nature of the association between invertebrates and unicellular algae; in: Nature (London), 1934. II. p. 12—15.
- DE ZULUETA, A.: Los copepodos parasitos de los Celenteros; in: Mem. R. Soc. Españ. Hist. nat., 7, p. 1—58; 1911.

### 19. Haltung im Aquarium.

- BRANDT, E.: Wachsrosen im Seeaquarium; in: Das Aquarium, 1931, p. 19—31, 4 Abb.
- GIENKE, H.: *Urticina crassicornis*; in: Schrift. Zool. Stat. Büsum, 2, p. 97—100; 1921.
- HAGMEIER, A.: Die Züchtung verschiedener wirbelloser Meerestiere; in: Handb. biol. Arbeitsmeth., Abt. IX, Teil 5, Heft 4, p. 465—598, 39 Abb.; 1930.
- KAMMERER, P.: Beobachtungen an Seeanemonen; in: Blätt. f. Aquar.- u. Terrarfreunde, 12, p. 138—140, 153—155, 1 Fig.; 1901.
- KASTSCHENKO: Lebende Aktinien in Tomsk; in: Rev. sci. nat. St.-Petersbourg, 4; 1894.
- KRUMBACH, TH.: Aus der Zoologischen Station Rovigno (Adria), 1. Aktinien im Aquarium und im Freien; in: D. Naturwiss., 2. 21, p. 518—521, 2 Abb.; 1914.
- MÜLLEGER, S.: Seetierpflege; in: Wochschr. f. Aquar.- u. Terrarkde., 6, p. 109—111, 125—128, 10 Abb.; 1909.
- PAX, F.: Seeanemonen im Aquarium; in: Ostdeutsch. Naturwart, 1925. 8, p. 394—399, 8 Abb.
- QUINTIN, W. H. St.: Sea anemones in captivity; in: Naturalist, 1910, p. 22—24.
- STUCKEN, F.: Die Seenelke (*Metridium dianthus* Ell.) und ihre Haltung im Aquarium; in: Blätt. f. Aquar.- u. Terrarkde., 32, p. 166—168, 1 Abb.; 1921.