

III. e₁**Anthozoa****(Teil I: Allgemeines, Ceriantharia, Antipatharia,
Zoantharia, Madreporaria)**

von FERDINAND PAX, Breslau

Mit 53 Abbildungen

Einleitung Die *Anthozoa* oder Korallentiere sind marine, nur selten im Brackwasser lebende, in ihrer überwiegenden Mehrzahl dem Benthos angehörige, solitäre oder zu Kolonien vereinigte Nesseltiere (Knidarien) von Polypenform, mit einem fast ausnahmslos von Tentakeln umstellten Mund, einem innen von Ektoderm ausgekleideten Schlundrohr (Stomodaeum) und einem durch radiäre Scheidewände (Mesenterien) in einen zentralen Teil und mindestens 6 radiäre Kammern gegliederten Gastralraum. Wenigstens 2 Mesenterien werden an ihrem freien Rande von Filamenten eingefasst. Zwischen Ektoderm und Entoderm schiebt sich die oft mächtig entwickelte Mesogloea ein, deren Zellen im wesentlichen ektodermaler Herkunft sind. Horn- und Kalkskelette sind unter den Anthozoen verbreitet. Die Muskulatur ist in Form einer ektodermalen Längsmuskelschicht und einer entodermalen Ringmuskelschicht ausgebildet. Das flächenartig entwickelte Nervensystem ist teils ektodermaler, teils entodermaler Entstehung. Sinnesorgane fehlen. Die Geschlechtsprodukte entstehen im Entoderm der Mesenterien. Als Larvenform tritt die Planula auf.

Innerhalb der Klasse der Anthozoen lassen sich zwei Unterklassen unterscheiden: die sechsstrahligen Korallen (Hexakorallien) und die achtstrahligen Korallen (Oktokorallien). Die Hexakorallien umfassen die 5 Ordnungen der *Ceriantharia* (Zylinderrosen), *Antipatharia* (Dörnchenkorallen), *Zoantharia* (Krustenanemonen), *Madreporaria* (Steinkorallen) und *Actiniaria* (Seeanemonen), die Oktokorallien die 3 Ordnungen der *Acyonaria* (Lederkorallen), *Gorgonaria* (Hornkorallen) und *Pennatularia* (Seefedern).

Bestimmungsschlüssel der Unterklassen und
Ordnungen der Anthozoen.

- I. Meist sessile, selten planktisch lebende, solitäre oder stockbildende Anthozoen, die nicht gleichzeitig mit 8 Mesenterien und mit 8 gefiederten Tentakeln ausgestattet sind. Wenn ein Skelett vorhanden ist, so ist es niemals in Form eines aus Skleriten bestehenden Stückelskeletts entwickelt. Die an den Mesenterien in flächenständiger Stellung befindlichen Gonaden hängen niemals wie Trauben

frei in den Gastralraum

I. Unterklasse **Hexacorallia** (s. S. III. e 4).

A. Solitäre, in selbst gebildeten Wohnröhren lebende, sehr selten auch im geschlechtsreifen Zustande dem Plankton angehörende Hexakorallien; Skelettbildungen fehlen; Stomodaeum mit einer einzigen, dorsal gelegenen Schlundrinne (Siphonoglyphe) versehen. Der Mesenterienzuwachs erfolgt ausschließlich in Form von Zwillingsmesenterien in dem ventral gelegenen Fach

1. Ordnung *Ceriantharia* (s. S. III. e 4).

B. Koloniebildende, auf dem Meeresgrunde festgewachsene, selten frei im Boden steckende Hexakorallien; mit einem stets bedorneten, hornartigen Achsenskelett; Stomodaeum mit zwei Schlundrinnen ausgestattet. Außer 6 primären vollständigen Mesenterien treten bisweilen 4 oder 6 sekundäre Mesenterien auf

2. Ordnung *Antipatharia* (s. S. III. e 22).

C. Solitär lebende oder koloniebildende, meist auf dem Meeresgrunde festgewachsene, nur selten frei im Boden steckende Hexakorallien. Durch Inkrustation der Körperwand kommt es häufig zur Bildung von Fremdkörperskeletten; Skelett in Form einer unbedorneten, hornartigen Achse entwickelt; Stomodaeum mit einer einzigen, ventral gelegenen Schlundrinne versehen. Der Mesenterienzuwachs erfolgt ausschließlich in den sulkaren Exozölen 3. Ordnung *Zoantharia* (s. S. III. e 39).

D. Koloniebildende, selten solitär lebende, fast stets auf dem Meeresgrunde festgewachsene Hexakorallien, mit einem \pm kompakten Kalkskelett. Zwischen den häutigen Scheidewänden (Mesenterien) des Gastralraumes treten noch kalkige Scheidewände (Septen) auf; wohl differenzierte Schlundrinnen fehlen. Der Mesenterienzuwachs erfolgt im allgemeinen in allen Exozölen

4. Ordnung *Madreporaria* (s. S. III. e 53).

E. Solitär lebende, selten stockbildende Hexakorallien, die meist sessil, aber niemals auf dem Untergrund festgewachsen sind; nur wenige leben planktisch. Ohne Kalk- oder Hornskelett; Stomodaeum in der Regel mit zwei Schlundrinnen ausgestattet. Der Mesenterienzuwachs erfolgt im allgemeinen in allen Exozölen

5. Ordnung *Actiniaria* (s. S. III. e 81).

II. Sessile, stets skelettbildende Anthozoenkolonien, deren Polypen durch ein Röhrensystem (Solenia) miteinander in Verbindung stehen. Die bilateralsymmetrischen Polypen sind mit 8 fast ausnahmslos gefiederten Tentakeln und 8 vollständigen Mesenterien ausgestattet. Ein mesogläales, aus isolierten Skleriten bestehendes Stückelskelett ist fast stets vorhanden. Das Schlundrohr weist eine einzige ventral gelegene Schlundrinne auf. Die an den Mesenterien in randständiger Stellung befindlichen Gonaden hängen wie Trauben frei in den Gastralraum II. Unterklasse **Octocorallia** (s. Teil III. e₂).

A'. Auf dem Untergrunde festgewachsene, nur selten lose im Boden steckende Oktokorallien von rasenartiger, klumpenförmiger, pilz- oder kegelförmiger Wuchsform, nur ausnahmsweise baumartig

verzweigt, ohne inneres Achsenskelett; Gastralräume der Polypen meist lang und röhrenförmig . . . 6. Ordnung *Alcyonaria*.

B. Auf dem Untergrunde festgewachsene, niemals lose im Boden steckende, meist baumartig verzweigte Oktokorallien ohne Gliederung in einen polypenfreien Stiel und einen polypentragenden Kiel, mit einem inneren Achsenskelett; Gastralräume der Polypen kurz 7. Ordnung *Gorgonaria*.

C. Niemals auf dem Untergrunde festgewachsene, sondern lose im Boden steckende, stets unverzweigte Oktokorallien mit einer deutlichen Gliederung in einen polypenfreien Stiel und einen polypentragenden Kiel, mit einem inneren Achsenskelett, das nur wenigen Arten fehlt; der Gastralraum des Hauptpolypen ist lang und durchzieht die ganze Kolonie; Gastralraum aller übrigen Polypen kurz 8. Ordnung *Pennatularia*.

Zusammenfassende Literatur¹⁾.

- BOURNE, G. S.: The Anthozoa; in: E. R. LANKESTERS A Treatise on Zoology, **2**, 84 S., 37 Abb.; 1900.
- DELAGE, Y., & E. HÉROUARD: Traité de Zoologie concrète; **2.2**: Les Coelentérés. — Paris 1901 (XII, 848 S., 72 farb. Taf., 1102 Textfig.).
- HICKSON, S. J.: Coelenterata and Ctenophora; in: The Cambridge Natural History, **1** (1st edit.: 1906; repr. 1922, p. 242—424, Fig. 124 bis 184).
- An introduction to the study of recent Corals; in: Publ. Univ. Manchester, (Biol. Ser.) **4**; 1924 (XIV, 257 S., 110 Fig.).
- KÜKENTHAL, W.: Octocorallia; in: W. KÜKENTHAL & TH. KRUMBACHS Handbuch der Zoologie, **1**, Lfg. 5; 1925 (p. 690—769, Fig. 581—677).
- MOSER, J.: Octocorallen; in: C. OPPENHEIMER & L. PINCUSSENS „Tabulae Biologicae“, **6**, p. 151—163; 1930.
- PAX, F.: Hexacorallia; in: W. KÜKENTHAL & TH. KRUMBACHS Handbuch d. Zoologie, **1**, Lfg. 6, 7; 1925 (p. 770—901, Fig. 678—785).
- Korallen; in: F. PAX & W. ARNDTS „Rohstoffe des Tierreichs“, **2**, Lfg. 1; 1928 (p. 37—104, 37 Textabb., 1 Farbentaf.).
- Hexacorallien; in: C. OPPENHEIMER & L. PINCUSSENS „Tabulae Biologicae“, **6**; 1930 (p. 164—195).
- Anthozoa; in: FR. DAHLS „Die Tierwelt Deutschlands“, **4**, p. 189 bis 240, 59 Fig.; 1928.
- PERRIER, E.: Traité de Zoologie; **1.2**: Protozoaires et Phytozoaires, p. 413—864, Fig. 459—701; 1896.

★

¹⁾ Die Literatur über die einzelnen Ordnungen der Korallentiere wird im speziellen Teile der Darstellung bei den einzelnen Ordnungen genannt.

I. Unterklasse *Hexacorallia*

Charakteristik der Unterklasse siehe S. III. e 1. Ein Schlüssel zur Bestimmung der 5 hierher gehörenden Anthozoen-Ordnungen findet sich auf S. III. e 1 bis 3.

1. Ordnung: *Ceriantharia*.

Charakteristik

Die *Ceriantharia* oder Zylinderrosen sind skelettlose, niemals koloniebildende, langgestreckte Hexakorallien von zylindrischer Körpergestalt, ohne Fußscheibe, ohne Gliederung in Scapus und Capitulum und ohne spezifische Nesselorgane in Mauerblatt und Tentakeln. Ein Kanalsystem der Mesogloea fehlt. Kräftig entwickelt ist in der Körperwand der Zylinderrosen die ektodermale

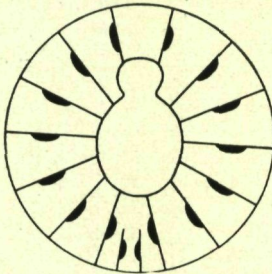


Fig. 1.

Querschnitt durch eine Ceriantharie in Schlundrohrhöhe. Alle Mesenterien sind vollständig und wenden ihre hier aus Gründen der Deutlichkeit übertrieben stark gezeichneten Retraktoren der ventralen Seite zu. Die Neubildung von Mesenterien erfolgt in Form von Zwillingmesenterien in dem ventral gelegenen Fach (durch Einzeichnung zweier kleiner Mesenterien als Vermehrungsfach gekennzeichnet).

Nach F. PAX (1914).

Längsmuskelschicht. Ein Sphincter ist nicht vorhanden. Die ungefiederten Tentakel gliedern sich in Rand- oder Marginaltentakel und in Mund- oder Labialtentakel. Das plattgedrückte Schlundrohr ist mit einer einzigen, dorsal gelegenen Schlundrinne ausgestattet. Infolgedessen sind alle Ceriantharien bilateral-symmetrisch. Die Schlundrinne setzt sich über den freien Rand des Schlundrohrs hinaus gegen den aboralen Körperpol hin in Gestalt eines zipfelförmigen Anhanges (Hyposulcus) fort, der sich schließlich in zwei flügelartige Fortsätze (Hemisulci) auflöst. Die stets in beträchtlicher Zahl vorhandenen Mesenterien sind ausnahmslos vollständig. Sie sind so angeordnet, daß jedes Mesenterium auf der einen Seite der Richtungsmesenterien mit dem gegenüberliegenden auf der anderen Seite ein Zwillingpaar bildet. Die entwick-

lungsgeschichtlich zuerst entstehenden 3 dorsalen Zwillingmesenterien (Protomesenterien) unterscheiden sich morphologisch von allen später gebildeten (Metamesenterien). Unter den Protomesenterien fallen die Richtungsmesenterien durch ihre Kleinheit auf. Die Metamesenterien gliedern sich in Vierergruppen (Tetraden), die ventralwärts an Größe abnehmen. Der Mesenterienzuwachs erfolgt in Form von Zwillingmesenterien in dem ventral gelegenen Fach (Fig. 1). Die schwach entwickelten Retraktoren der Mesenterien sind der ventralen Seite zugekehrt. Ungeschlechtliche Fortpflanzung

kommt bei Ceriantharien nur in Ausnahmefällen vor. Geschlechtsverteilung monözisch. Die Gewebe der Zylinderrosen sind zooxanthellenfrei.

Die Ordnung der Ceriantharien ist weltweit verbreitet. Die erwachsenen Tiere gehören dem Benthos, ihre Larven der Schwebefauna an. Im Vergleich zu anderen Anthozoen zeichnen sich die Zylinderrosen durch eine lange Schwärmzeit ihrer Larven aus. Nur selten werden auch geschlechtsreife Tiere im Plankton angetroffen.

Systematik Die Klassifikation der Ceriantharia gründet sich im wesentlichen auf anatomische Merkmale. Da es dem Sammler aber oft nicht möglich sein wird, eine anatomische Untersuchung vorzunehmen, ist im folgenden der Versuch gemacht worden, durch Aufstellung eines zweiten Bestimmungsschlüssels die Erkennung erwachsener Tiere nach äußeren Merkmalen (Körperlänge, Farbe, Zahl der Marginaltentakel) zu ermöglichen. Schließlich mußte berücksichtigt werden, daß in Planktonfängen nur Larven auftreten, auf die die Kennzeichen der erwachsenen Formen gar nicht zutreffen. Zwei weitere Bestimmungsschlüssel weisen daher den Weg zur Bestimmung der im Nordseep plankton vorkommenden Ceriantharienlarven. Durch diese vier Bestimmungstabellen dürfte den Bedürfnissen der Praxis in vollem Umfange Rechnung getragen sein.

I. Bestimmungsschlüssel der erwachsenen Tiere
nach klassifikatorischen (anatomischen)
Merkmalen.

1. Ceriantharien, deren Mesenterien keine Akontioide tragen 2.
— Ceriantharien, die an zwei oder mehr Mesenterien Akontioide tragen
Fam. *Arachnanthidae* (s. S. III. e 6).
2. Mesenterien ohne Knidorhagen und Botrukniden
Fam. *Cerianthidae* (s. unten).
— Mesenterien mit Knidorhagen, die meist zu Botrukniden zusammen-
treten Fam. *Botrucnidiferidae* (s. S. III. e 7).

*

1. Familie *Cerianthidae*.

Protomesenterien II kurz, steril, aber mit wohlentwickeltem Drüsen-
nesselstreifen *Pachycerianthus* Roule.

Protomesenterien II lang, fertil, mit kurzem Drüsenesselstreifen
Gattung *Cerianthus* delle Chiaje (s. S. III. e 6).

1. Gattung *Pachycerianthus* Roule.

Für unser Gebiet kommt eine einzige Art in Betracht:

P. multiplicatus Carlgren (Fig. 2). — Länge des Schlundrohrs etwa $\frac{1}{2}$ der Körper-
länge; Siphonoglyphe mit Insertionen für 6 Mesenterien; Hyposulcus kurz, mit langen,
sehr schmalen, aber deutlichen Hemisulci; Richtungsmesenterien sehr kurz; Proto-
mesenterien II und III kurz, Protomesenterien II etwas länger als Protomesenterien
III; Anordnung der Metamesenterien in Tetraden deutlich; Metamesenterien 1 sehr lang,
mit ihren Flimmerstreifen und zahlreichen Kraspedonemen bis an das aborale Körper-
ende reichend, mit schwach entwickeltem Drüsenknidnestreifen, fertil; Metamesenterien
des zweiten Zyklus ebenso lang wie die Protomesenterien II und III, mit Kraspedone-
men wie die Metamesenterien 1, aber etwas kräftiger entwickelter Knidendrüseregion,
fertil; Metamesenterien 3 und 4 sehr kurz, in ihrem Bau den Protomesenterien III
gleichend, mit unbedeutenden Kraspedonemen, aber wohlentwickelter Knidendrüs-
region, steril.

2. Gattung *Cerianthus* delle Chiaje.

Auch hier haben wir es nur mit einer Art zu tun, mit

C. lloydi Gosse (Fig. 3). — Hyposulcus schwach entwickelt; Hemisulci lang, aber schmal; Richtungsmesenterien kurz; Protomesenterien II sehr lang, bis zum aboralen Pole reichend, fertil, mit gut entwickelter Flimmerregion, die aber nur bis zum aboralen Ende der Protomesenterien III reicht; Protomesenterien III ziemlich kurz, mit einer bis ans aborale Ende der Richtungsmesenterien reichenden Flimmerregion; Anordnung der Metamesenterien in Tetraden undeutlich; Metamesenterien 1 und 2 wenig

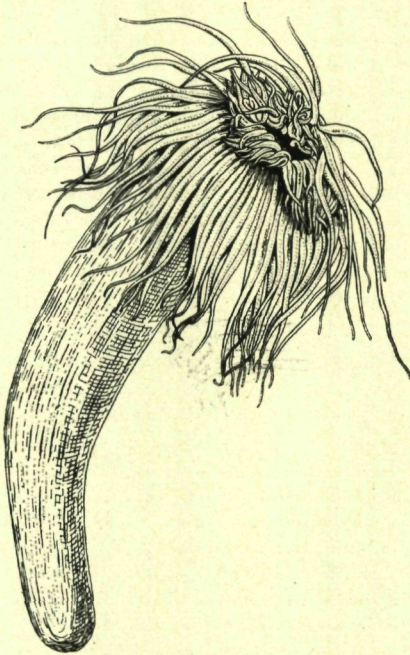


Fig. 2.

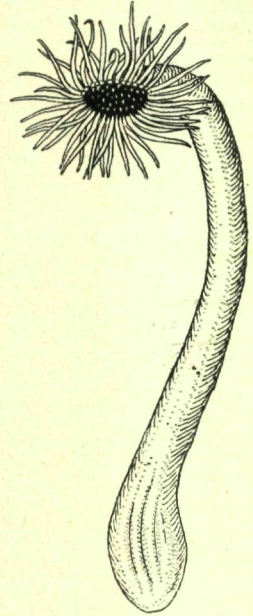
Pachycerianthus multiplicatus.In $\frac{2}{3}$ natürl. Größe. — Nach O. CARLGREN (1912).

Fig. 3.

Cerianthus lloydi.In $\frac{2}{3}$ natürl. Größe.

Nach O. CARLGREN (1893).

verschieden, bis zum aboralen Pol reichend, fertil; Flimmerregion kürzer als diejenige der Protomesenterien II, Drüsenstielstreifen wie bei den Protomesenterien II entwickelt; Metamesenterien 3 und 4 steril, kurz, gegen das ventrale Vermehrungsfach an Länge abnehmend.

2. Familie *Arachnanthidae*

nur mit der

Gattung *Arachnanthus* Carlgren.

Arachnanthiden mit kurzen und sterilen Protomesenterien II; Metamesenterien 1 und 2 ohne Knidendrüsenstreifen. — Hierher:

A. sarsi Carlgren. — Richtungsfach ohne Labialtentakel, das jederseits anstoßende Fach steht mit einem Labialtentakel in Verbindung; Siphonoglyphe sehr breit, mit Insertionen von 8 Mesenterien; Hyposulcus halb so lang wie das Schlundrohr; Protomesenterien II steril, ohne Drüsenknidestreifen; Protomesenterien III so lang wie die Richtungsmesenterien, mit sehr kurzen Flimmerstreifen und sehr langen Drüsenknidestreifen; Metamesenterien 2 ebenso entwickelt wie die Metamesenterien 1; Metamesenterien 3 und 4 kurz, etwa so lang wie die Protomesenterien III, steril, mit sehr kurzer

Flimmer- und sehr langer Drüsenknidenregion; maximale Länge der Nesselkapseln im Ektoderm der Körperwand mehr als 100 μ .

3. Familie *Botrucnidiferidae*

wieder mit nur einer

Gattung *Botrucnidifer* Carlgren

Botrucnidiferiden mit Botrucnidien im aboralen Teile der Protomesenterien II und III; Protomesenterien II und Metamesenterien ohne Knidendrüsenstreifen. — Hierher

B. norvegicus Carlgren. — Richtungsfach und jederseits angrenzendes Fach ohne Labialtentakel; Siphonoglyphe schmal, aber tief, nur mit Insertion für die Richtungsmesenterien, ohne Hyposulcus, mit schwachen Hemisulci; Richtungsmesenterien sehr kurz, ohne Filamente; Protomesenterien II fertil, bis ans aborale Körperende reichend, mit Flimmerstreifen, Drüsenknidenregion und kurzer Botrucnidienregion, Protomesenterien III steril, kürzer als die Protomesenterien II, aber mit längerer Botrucnidienregion; Metamesenterien 1 und 2 wie die Protomesenterien II, aber kürzer; Botrucnidien am kräftigsten an den Protomesenterien III und den Metamesenterien 3 und 4 entwickelt; maximale Länge der Nesselkapseln im Ektoderm der Körperwand 50 μ nicht erreichend.

II. Bestimmungsschlüssel der erwachsenen Tiere nach äußeren Merkmalen.

1. Arten, die in erwachsenem Zustande eine Körperlänge von 15 cm (oder darüber) erreichen 2.
- Arten, die in erwachsenem Zustande eine Körperlänge von nicht mehr als 10 cm erreichen 3.
2. Mit 160 bis 170 langen Marginaltentakeln; Marginaltentakel hellgrau, fleischfarben oder lachsfarben, mit 5 bis 9 bisweilen undeutlichen Querbändern. *Pachycerianthus multiplicatus* Carlgren (s. S. III. e 5).
- Mit 60 bis 70 kurzen Marginaltentakeln; Marginaltentakel durchscheinend, an der Basis mit einem weißen Ringe
Cerianthus lloydi Gosse (s. S. III. e 6).
3. Körperlänge bis 10 cm; Schlundrohr $\frac{1}{2}$ der Körperlänge erreichend; mit 21 Marginaltentakeln; proximaler Teil des Mauerblattes gelblichweiß mit gelbbraunen Längsstreifen, distaler Teil farblos, durchscheinend; Mundscheibe braunschwarz
Arachnanthus sarsi Carlgren (s. S. III. e 6).
- Körperlänge weniger als 5 cm; Schlundrohr $\frac{1}{6}$ der Körperlänge erreichend; mit 34 Marginaltentakeln; proximaler Teil des Mauerblattes farblos, durchscheinend bis weiß, ohne Längsstreifen, distaler Teil ebenso gefärbt oder dunkelviolet; Mundscheibe braunviolett oder fleischfarben . . . *Botrucnidifer norvegicus* Carlgren (s. oben).

III. Bestimmungsschlüssel der Larven nach klassifikatorischen (anatomischen) Merkmalen.

1. Larven, deren Mesenterien weder Akontioide noch Botrucnidien tragen Fam. *Cerianthidae* (s. S. III. e 8).
2. Larven, deren Mesenterien zwar Akontioide, aber keine Botrucnidien tragen Fam. *Arachnanthidae* (s. S. III. e 8).

Die planktischen Larven weisen in ihrem anatomischen Bau also bereits dieselben Merkmale auf, die für die Unterscheidung der sessilen Formen maßgebend sind (vergl. S. III. e 5). Larven von Botrucnidiferiden sind aus dem für uns in Betracht kommenden Gebiete bisher nicht bekannt geworden.

1. Familie *Cerianthidae*.

In der Nordsee kommt eine Cerianthidenlarve vor, die man zu der Larvengattung *Synarachnactis* Carlgrén stellt.

Cerianthidenlarven mit zylindrischen, nicht zugespitzten Marginaltentakeln ohne Schleimzellenband an der adaxialen Seite. Labialtentakel klein, im allgemeinen später als die entsprechenden Marginaltentakel entstehend; Schlundrinne schmal, nur mit den Richtungsmesenterien verbunden; Hyposulcus und Hemisulci nicht vorhanden oder schwach entwickelt; Richtungsmesenterien kurz, Protomesenterien II am längsten und ebenso wie die Metamesenterien 1 und 3 mit Drüsennesselstreifen versehen; Richtungsfach und die beiden angrenzenden Seitenfächer 1 ohne Labialtentakel; Tentakelformel älterer Larven: Marginaltentakel .. 1111 1 1111 .., Labialtentakel .. 0110 0 0110 ... — Die einzige in der Nordsee vorkommende Art ist

S. bournei (Fowler). — Larve von eiförmiger bis zylindrischer Körperform mit deutlich abgerundetem aboralen Ende; Marginaltentakel nicht oder nur unbedeutend länger als die Körperhöhe; der marginale Richtungstentakel entsteht nach dem dritten Zwillingspaar der Randtentakel; der aborale Porus tritt zwischen dem 7- und dem 9-Tentakelstadium auf; Nahrungsdotter fehlend oder nur in geringer Menge vorhanden.

S. bournei (Fig. 12; S. III, e 19) ist die Larve von *Cerianthus lloydi* (Fig. 3).

2. Familie *Arachnanthidae*.

Im Nordseeplankton kommt eine einzige Arachnanthidenlarve vor, für die man die Larvengattung *Arachnactis* bildet.

Larvengattung *Arachnactis* M. Sars.

Arachnanthidenlarven mit sehr langen, vom Körper deutlich abgesetzten Marginaltentakeln; Labialtentakel gut ausgebildet; in den jüngsten Stadien entstehen sie später, in den ältesten gleichzeitig wie oder früher als die entsprechenden Marginaltentakel; Schlundrinne breit, mit wohlentwickeltem Hyposulcus, aber kurzen Hemisulci; substomodäaler Teil der Richtungsmesenterien sehr kurz; Protomesenterien II kürzer als die Metamesenterien 1, mit Drüsennesselstreifen; Metamesenterien 1 am längsten, aber ohne Drüsennesselstreifen; Akontioide mit zahlreichen Schleimzellen und spärlichen Nematozysten; Richtungsfach und die beiden angrenzenden Seitenfächer 1 ohne Labialtentakel; Tentakelformel: Marginaltentakel .. 1111 1 1111 .., Labialtentakel .. 110 0 0111 .. — In der Nordsee kommt eine Art vor:

A. albida M. Sars. — Larve von anfänglich diskoidaler bis halbkugeliger, später zylindrischer Körperform mit abgerundetem aboralen Körperende; bei erwachsenen Larven ist das aborale Körperende zugespitzt; Marginaltentakel konisch, ohne adaxiales Schleimzellenband, mit großflächigen Spirozysten im Ektoderm; der marginale Richtungstentakel entsteht nach dem vierten Zwillingspaar der Randtentakel; Entoderm der Tentakel nematozystenfrei; Hyposulcus etwa von Schlundrohrlänge; der aborale Porus tritt (nach BOVERI) erst in einem Stadium mit 17 Randtentakeln auf; Nahrungsdotter nicht vorhanden.

Über die systematische Stellung von *A. albida* M. Sars (Fig. 11) ist nichts bekannt. „Die *Cerianthus*-Art, zu der *Arachnactis albida* ein Larvenstadium ist“, schreibt CARLGRÉN 1906 (Nordisches Plankton, Teil XI, p. 72). „glaube ich auch mit ziemlicher Sicherheit gefunden zu haben. Es ist eine riesige Form [*Pachycerianthus multiplicatus* Carlgr.], die in dem Dronthjemfjord wie auch im Kattegat angetroffen ist und deren lange Tentakeln sehr an die von *Arachnactis albida* erinnern.“ Sechs Jahre später sprach CARLGRÉN (Ingolf-Exped., 5. 3, p. 29; 1912) die Vermutung aus, daß *Arachnactis albida* die Jugendform von *Arachnanthus sarsi* Carlgr. sei, eine Hypothese, die auch LELOUP (Bull. Mus. Roy. Hist. nat. Belgique, 7. 2, p. 4; 1931) in seiner schönen Studie über die Ceriantharien der südlichen Nordsee erwähnt. Inzwischen

hat CARLGRÉN (Ark. för Zool., 23. 2. p. 10; 1931) seine Ansicht geändert: „It is now clear that *A. albida*, although rather nearly related to *Arachnanthus*, is not identical with this species.“ (S. auch S. III. e 17, 18.)

IV. Bestimmungsschlüssel der Larven nach äußeren Merkmalen.

1. Kleine Larven (Körperhöhe 1.5 bis 2.5 mm); Marginaltentakel nicht oder nur unbedeutend länger als die Körperhöhe (Fig. 12); Körperfarbe gelblich oder bräunlich

Synarachnactis bournei (Fowler) (s. S. III. e 8).

2. Große Larven (Körperhöhe 15 mm); Marginaltentakel bedeutend länger (35 bis 40 mm) als die Körperhöhe (Fig. 11); Körper farblos, durchscheinend, Spitze der Marginaltentakel, Labialtentakel, Schlundrohr und Mesenterialfilamente kaffeebraun

Arachnactis albida (M. Sars) (s. S. III. e 8).

Konservierung

CARLGRÉN (Mitth. zool. Stat. Neapel, 20, p. 367; 1912) betäubt erwachsene Ceriantharien mit $MgSO_4$ und fixiert sie in Formol. Auf diese Weise erhält man „ausgezeichnet konservierte Exemplare, die sich besonders für die Untersuchung der Mesenterien und ihrer Anhänge eignen“. Schwierigkeiten bereitet seit jeher die Fixierung der Ceriantharienlarven. Während Alkohol, Pikrinsäure und Sublimat fast unkenntliche Präparate von *Arachnactis albida* liefern, gelang es VANHÖFFEN (Zoologica, 8. 20, p. 3; 1895) „mittels ½%iger Chromsäure und langsamer Überführung der gehärteten Exemplare in Alkohol, die Tiere nicht nur in ihrer äußeren Form gut zu erhalten, sondern auch die inneren Gewebe für mikroskopische Untersuchung genügend zu fixieren“.

Eidonomie

Die Ceriantharien sind ausnahmslos solitär lebende, skelettlose Hexakorallien, deren wurmförmige Körpergestalt wohl als Anpassung an die grabende Lebensweise zu deuten ist. Ihr aborales Körperende ist zugespitzt und im allgemeinen mit einem Terminalporus versehen. Mauerblatt und Mundscheibe sind glatt und weisen keine Anhänge und Papillen auf. Die Tentakel sind stets unverzweigt. Sie gliedern sich in randständige Marginaltentakel und mundständige Labialtentakel. Beide Tentakelgruppen sind durch einen ± breiten Zwischenraum voneinander getrennt. Bei den kleinen Arten sind Marginal- und Labialtentakel in je einem Kreise angeordnet. Bei denjenigen, die eine beträchtliche Körpergröße erreichen, stehen Rand- und Mundtentakel in je 4 Kreisen. Ein dorsal in der Mittellinie gelegener unpaarer Marginaltentakel bietet einen geeigneten Ausgangspunkt für die Aufstellung von „Tentakelformeln“ (vgl. S. III. e 8). Auf der adaxialen Seite der Marginaltentakel findet sich bei manchen Ceriantharienlarven ein überwiegend aus Schleimzellen bestehender Streifen („Schleimzellenband“). Eine Rückbildung von Tentakeln ist bei erwachsenen Zylinderrosen niemals beobachtet worden. Tentakellose Ceriantharien, die man gelegentlich gefunden hat, erwiesen sich stets als normal entwickelte, durch das Schleppnetz verstümmelte Exemplare. Auch zeigten Stücke mit abnorm kleinen Tentakeln immer deutliche Anzeichen regenerativer Prozesse.

Anatomie

Auf Querschnitten durch die Körperwand einer Ceriantharie (Fig. 4) fällt besonders das drüsenzellenreiche Entoderm auf; darunter befindet sich die kräftig entwickelte ektodermale Längsmuskelschicht, die unter den Aktiniarien nur bei den primitivsten Formen auftritt. Ein Sphincter fehlt allen Ceriantharien. Dies hat zur Folge, daß, wenn die Zylinderrosen auch imstande sind, ihre Tentakel durch Kon-

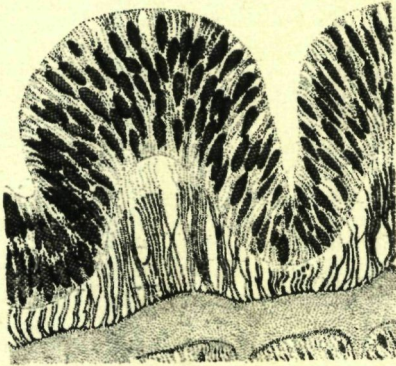


Fig. 4.

Querschnitt durch einen Teil der Körperwand von *Cerianthus lloydii*. — Oben das drüsenzellenreiche Ektoderm, darunter die kräftig entwickelte ektodermale Längsmuskelschicht, die sich an hohe, aber unverzweigte Fortsätze der Mesogloea anheftet. Die Mesogloea selbst ist punktiert. Von dem Entoderm sind nur kleine Teile sichtbar.

Nach F. PAX (1928).

traktion der Längsmuskulatur beträchtlich zu verkürzen, doch niemals ein vollständiges Einstülpen des oralen Körperendes mit der Tentakelkrone stattfindet. Die Mesogloea ist homogen und erinnert durch ihre Armut an Zellen an die mittlere Körperschicht der Antipatharien.

Das Schlundrohr weist nur eine einzige, dem Sulculus der Aktiniarien homologe, dorsal gelegene Schlundrinne auf. Ein aboraler Anhang der Schlundrinne, der entwicklungsgeschichtlich aus dem Flimmerstreifen des Orthokraspedons (S. III. e 11) hervorgeht, wird als Hyposulculus bezeichnet. An seinem proximalen Ende wird der Hyposulculus flacher und löst sich

schließlich in zwei flügelartige Fortsätze, die sogenannten Hemisulci, auf.

Alle Mesenterien sind vollständig (Fig. 5) und tragen auf der dem Richtungsmesenterienpaar abgewandten Seite longitudinale, auf der ihm zugewandten Seite transversale Muskeln. Der Mesenterienzuwachs erfolgt in Form von Zwillingmesenterien in dem ventral gelegenen Fach. Die Muskulatur ist aber so schwach, daß eine eigentliche Muskelfahne fehlt. Die drei dorsalen, an jeder Seite der Richtungsebene liegenden Zwillingmesenterien pflegt man als Protomesenterien, alle übrigen als Metamesenterien zu bezeichnen. Die am weitesten dorsal gelegenen Protomesenterien I, die als Richtungsmesenterien fungieren, sowie die Protomesenterien III sind immer steril, während die Protomesenterien II steril oder fertil sein können. Unter den Metamesenterien finden wir einen regelmäßigen Wechsel fertiler und steriler Glieder (nur bei *Cerianthe omorpha* sind alle Mesenterien mit Ausnahme der Richtungsmesenterien fertil). Gleichzeitig kommt es unter den Metamesenterien zu einer Differenzierung langer und kurzer Mesenterien (Makro- und Mikromesenterien). Als Resultat dieser Entwicklung ergibt sich eine Anordnung der Metamesenterien in Vierergruppen oder Tetraden. Gewöhnlich folgen einander in jeder Tetrade von der dor-

salen Seite aus je ein fertiles Makromesenterium erster, ein steriles Makromesenterium dritter, ein fertiles Mikromesenterium zweiter und ein steriles Mikromesenterium vierter Ordnung. Gegen das ventrale Vermehrungsfach pflegen die Metamesenterien an Länge abzunehmen.

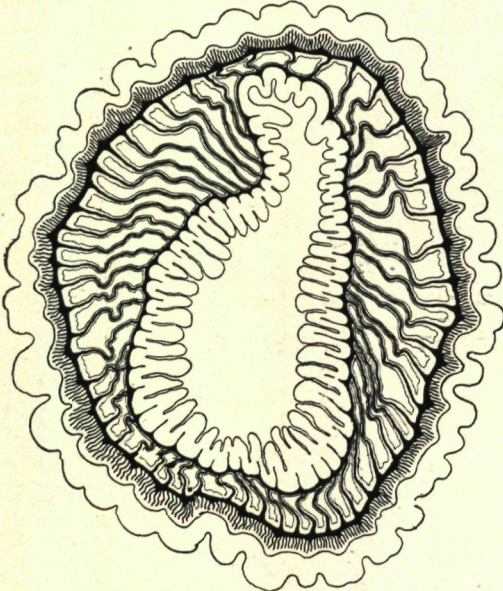


Fig. 5. Querschnitt durch *Cerianthus lloydi* in Schlundrohrhöhe. Die einzige Siphonoglyphe liegt dorsal. Die in großer Zahl auftretenden Mesenterien sind sämtlich vollständig und entbehren einer typischen Muskelfahne. Die ektodermale Längsmuskulatur der Körperwand ist außerordentlich kräftig entwickelt. — Nach F. PAX (1928).

Der histologische Bau der Filamente, die die freien Mesenterienränder umfassen, weist einen erheblichen Grad von Komplikation auf. In vertikaler Richtung gliedert sich das Cerianthariefilament in das oral gelegene Orthokraspedon, das die Mitte des Filaments bildende Plektokraspedon und das im aboralen Teile entwickelte Telokraspedon.

Das meist gerade oder nur wenig gekrümmte Orthokraspedon setzt sich aus einem medialen Drüsenspirozystenstreifen und zwei lateralen Flimmerstreifen zusammen. Abgesehen von den Richtungsmesenterien, die in der Regel der Filamente entbehren, finden wir das Orthokraspedon in der oralen Region aller Mesenterien entwickelt, wenn auch in wechselnder Ausbildung. An den Protomesenterien II und den Metamesenterien 1, 3, 5 usw. erreicht es eine sehr beträchtliche Länge, während es an den Protomesenterien III und den Metamesenterien 2, 4, 6 usw. auffallend kurz ist. Bei dem vielfach in Windungen gelegten Plektokraspedon tritt an Stelle des Drüsenspirozystenstreifens ein histologisch und hinsichtlich seiner Färbbarkeit scharf differenzierter Drüsenknidenstreifen, der besonders durch das Erscheinen zahlreicher dickwandiger Nesselkapseln charakterisiert ist. Laterale Flimmerstreifen fehlen dem Plektokraspedon. Das Telokraspedon besteht nur aus einem Drüsenspirozystenstreifen ohne die seitliche Einfassung der Flimmerstreifen. Für manche Species gilt als Regel, daß die mit einem Plektokraspedon ausgestatteten Mesenterien des Telokraspedons entbehren und umgekehrt; doch kennen wir auch Fälle, in denen beide Regionen des Filaments an einem und demselben Mesenterium entwickelt sind. Ein-

fache oder verzweigte, aus einem aufsteigenden und einem absteigenden Aste bestehende Mesenterialfäden nennt man *Kraspedoneme*. Sie treten häufig zur Bildung von Mesenterialbüscheln zusammen. Wohl am häufigsten finden sie sich im Bereiche des Orthokraspedons, kommen aber auch am Plektokraspedon und Telokraspedon vor. Als besondere Differenzierungen des Telokraspedons, die eine erhebliche systematische Bedeutung besitzen (vergl. hierzu S. III. e 5), sind noch die *Akontioide* zu erwähnen. Trotz ihrer habituellen Ähnlichkeit sind sie keineswegs homolog den Akontien der Actinarien, von denen sie sich auch funktionell unterscheiden. Es sind zweifellos keine Nesselorgane, sondern Schleim sezernierende Apparate, die wohl aus modifizierten Mesenterialfäden hervorgegangen sind. Nichts anderes als umgebildete Kraspedoneme sind wohl auch die *Botrukniden* (s. S. III. e 5). Diese merkwürdigen Organe haben die Gestalt von Weintrauben, die vom freien Rande des Mesenterialfilaments herabhängen. Die Größe der einzelnen Beeren, in die sich die Weintraube gliedert und die man als *Knidorhagen* bezeichnet, schwankt nach dem Alter der Tiere.

Da die Nesselzellen der Ceriantharien (Fig. 6) niemals an Mauerblatt oder Tentakeln zu spezifischen Nesselorganen zusammentreten, anderseits

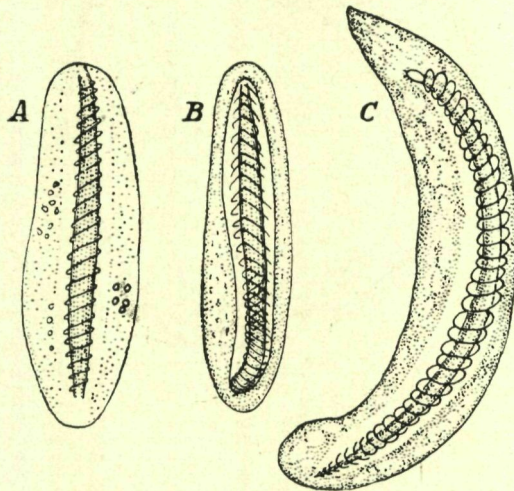


Fig. 6. Nematozysten von *Arachnactis albida*, in 1040facher Vergrößerung *A* aus einem Akontioid, *B* aus dem Drüsenknidenstreifen, *C* aus dem Entoderm eines fertilen Mesenteriums. — Nach G. C. BOURNE (1920).

die weitgehende Differenzierung der Mesenterien vorzügliche Merkmale zur Unterscheidung der Familien und Gattungen liefert, hat man dem Bau und der Verteilung der Nematozysten bisher im allgemeinen wenig Beachtung geschenkt. Es ist aber wahrscheinlich, daß ein eingehendes Studium ihre Brauchbarkeit für Zwecke der Klassifikation erweisen würde. Anhangsweise sei hier hervorgehoben, daß Wirkungen des Nesselgiftes der Ceriantharien auf den Menschen bisher nicht beobachtet worden sind.

Vorkommen und Verbreitung

1. *Örtlichkeit (Biotop)*. — Als Tiere mit grabender Lebensweise sind die Ceriantharien an weichen Grund gebunden. Mit Schlack vermischter und von zertrümmerten Molluskenschalen durchsetzter Sand wird von ihnen als Wohnplatz

bevorzugt. Steingrund und Felsboden, die ihnen keine Ansiedlungsmöglichkeiten bieten, werden von ihnen gemieden. Aber auch reine Schlammböden sagen ihnen nicht zu. Daß die Ceriantharien an der felsigen O-Küste Schottlands offenbar sehr wenige Standorte besitzen und im deutschen Wattenmeer ganz fehlen, hängt mit ihren ökologischen Bedürfnissen zusammen. Im Gullmar-Fjord (W-Küste Schwedens) ist *Cerianthus lloydi* ein charakteristischer Bestandteil der *Virgularia*-Assoziation. Im allgemeinen sind die Zylinderrosen als stenohalin zu bezeichnen; sie fehlen daher in der Ostsee und im Mündungsgebiet der großen Ströme (Elbe, Weser, Rhein, Maas, Themse). Gegen leichte bis mäßige Verunreinigungen des Seewassers sind sie nicht empfindlich, wie ein Teil ihrer in Küstennähe liegender Standorte beweist. Die Larven leben planktisch.

2. Horizontale Verbreitung. — Die Ansprüche, welche die Ceriantharien an ihren Wohnplatz stellen, und eine gewisse Neigung zu geselligem Leben bedingen ihre diskontinuierliche Verbreitung. Beträchtliche Ortsdichte bei geringer Flächendichte ist für ihre räumliche Verteilung charakteristisch. So sind anscheinend weite Gebiete der Nordsee ceriantharienfrei, während an gewissen eng umgrenzten Standorten die Zylinderrosen in bemerkenswerter Zahl auftreten.

Cerianthus lloydi ist eine boreale Art, deren Areal sich von Grönland, Spitzbergen und dem Karischen Meer bis zum Englischen Kanal erstreckt. Wie weit die Art nach S reicht, ist nicht genau bekannt. Trotz ihres zerstreuten Vorkommens dürfte sie in der Nordsee eine beträchtliche Zahl von Standorten besitzen. Man kennt sie von der norwegischen Küste (Bergen, Hardanger-, Oslo-Fjord), aus dem Skagerak, Kattegat und der Umgebung von Helgoland. An der O-Küste Schottlands kommt sie bei St. Andrews vor. Ein schon lange bekannter Standort liegt vor der Wester-Schelde, W von Vlissingen. Verhältnismäßig dicht besiedelt sind die der belgischen Küste vorgelagerten Bänke (Feuerschiff Wandelaar, Thornton-Bank, Feuerschiff West-Hinder) NW von Blankenberghe und Ostende. An der französischen Küste dringt *C. lloydi* bis zum Cap Gris Nez vor und bewohnt auch die Umgebung der Kanal-Inseln (Guernsey). Übrigens kommt sie auch in der Irischen See und im St. Georgs-Kanal vor. Die unter dem Namen *Synarachnactis bournei* beschriebene Larve von *C. lloydi* kennt man aus dem zentralen Teile der Nordsee, aus Skagerak, Kattegat, der Umgebung von Helgoland, von der O-Küste Schottlands und Englands, der belgischen und französischen Küste, aus dem Englischen Kanal und der Irischen See.

Pachycerianthus multiplicatus ist bisher nur im Trondhjemsfjord und im Kattegat gefunden worden, wahrscheinlich aber in der Norwegischen Rinne weiter verbreitet. Die Larve dieser Zylinderrose ist nicht bekannt.

Arachnanthus sarsi und *Botrucnidifer norvegicus* sind bisher nur von der norwegischen Küste (Trondhjemsfjord) nachgewiesen worden. Wenn sie trotzdem in die Bestimmungstabellen aufgenommen wurden, so war hierfür die Überzeugung maßgebend, daß ihr Vorkommen in

der Norwegischen Rinne und im Kattegat keinesfalls unwahrscheinlich ist. *Arachnactis albida* ist eine Ceriantharienlarve, deren Hauptverbreitungsgebiet zwischen den Färøer, den Hebriden und Shetlands liegt. In der Nordsee erstreckt sich ihr Areal (Fig. 7) von den Ork-

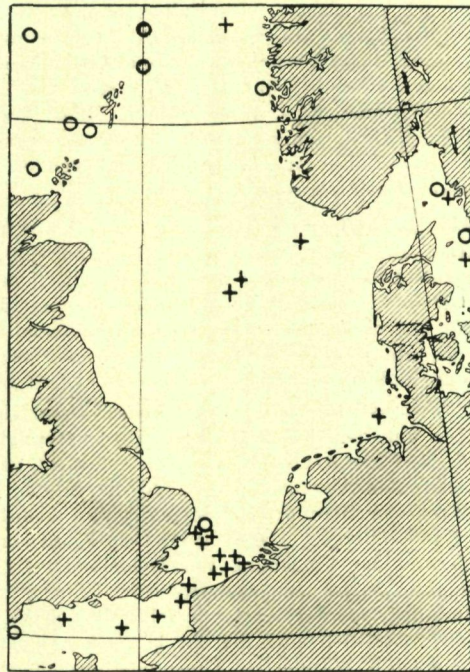


Fig. 7. Ceriantharienlarven im Plankton der Nordsee: ○ *Arachnactis albida*,
+ *Synarachnactis bournei*. — Original.

neys und Shetlands längs der norwegischen Küste zum Skagerak und Kattegat. Im II. werden vereinzelte Exemplare durch eine von N kommende Strömung, die der englischen Küste entlang läuft, bis an den Eingang des Pas de Calais geführt. Eine morphologisch und biologisch etwas abweichende Form (var. *hibernica* Bourne) bewohnt ein kleines Gebiet SW von Irland. (Bezüglich der systematischen Stellung von *Arachnactis albida* M. Sars sei auf S. III. e 8 verwiesen.)

3. Vertikale Verbreitung. — Die erwachsenen Ceriantharien leben unterhalb der Gezeitenzone. An der belgischen Küste liegen die Standorte von *Cerianthus lloydii* in 24 bis 39 m, im Gullmar-Fjord in 18 bis 20 m Tiefe. Doch kommt die Art im Skagerak noch in 680 bis 720 m Tiefe vor. Über die vertikale Verbreitung von *Pachycerianthus multiplicatus* im Kattegat liegen keine Angaben vor. (Die vertikalen Wanderungen der Larven werden auf S. III. e 18 behandelt.)

4. **Wohnröhren.** — Die Ceriantharien leben in selbst gebildeten, in den Meeresboden eingesenkten Wohnröhren, die bisweilen eine Länge von fast 1 m erreichen können. Stets sind die Röhren erheblich weiter als der Durchmesser des Körpers, so daß das Tier sich bei Gefahr rasch zurückziehen, aber auch leicht aus ihnen herausschlüpfen kann, wenn es seinen bisherigen Standort verlassen will. Im allgemeinen ist ein solcher Standortwechsel freilich selten. Vielmehr wird unter optimalen Bedingungen eine und dieselbe Wohnröhre oft jahrelang benützt. Die Bildung der Röhre erfolgt in der Weise, daß das von zahlreichen Drüsen der Körperwand (Fig. 4; S. III. e 10) abgesonderte Sekret zu einer \pm festen Membran erstarrt. Anfänglich ist die Hülle von schleimiger Beschaffenheit und durchsichtig, sehr bald nimmt sie aber ein milchiges Aussehen an, und schon nach wenigen Stunden verwandelt sie sich durch Einlagerung von Schlickteilchen, Sandkörnern und verbrauchten Nesselkapseln in ein undurchsichtiges, durch eine erhebliche Zugfestigkeit ausgezeichnetes Futteral. Die entfaltete Tentakelkronen befindet sich meist nur wenige cm über dem Meeresgrunde. Bei der Annäherung einer Dredge zieht sich die Zylinderrose tief in den Boden zurück, wo sie nur von tief pflügenden Schleppnetzen erfaßt wird.

Ernährung

Über die Nahrung der Ceriantharien liegen nur wenige Beobachtungen vor. Die planktischen Larven scheinen sich überwiegend, einzelne Arten sogar ausschließlich von Kopepoden zu nähren. Die erwachsenen Zylinderrosen wird man wohl als Plankton- und Detritusfresser bezeichnen dürfen. (Bezüglich der Ernährung der Ceriantharien in der Gefangenschaft sei auf S. III. e 22 verwiesen.)

Sinnesleben

Lichtreize mäßiger Intensität lösen bei *Cerianthus* einen positiven, solche sehr hoher Intensität einen negativen Phototropismus aus. Bei mittlerer Helligkeit wird die Tentakelkronen der Lichtquelle zugekehrt, und zwar ist der Neigungswinkel proportional dem Logarithmus der Lichtintensität (MOORE 1927). Die Reaktionszeit beträgt 10 bis 12 sec. Die wirksamste Zone des Spektrums liegt zwischen 510 und 570 μ .

Die normale Lage einer Zylinderrose im Meeresboden wird in erster Linie durch die Schwerkraft bestimmt. Setzt man einen *Cerianthus*, wie es LOEB zuerst getan hat, in ein mit Seewasser gefülltes, senkrecht stehendes Reagenzglas, so daß sich das orale Ende des Tieres unten, das aborale oben befindet, so beginnt schon nach einigen *min* das aborale Ende sich nach abwärts zu krümmen. Allmählich richtet sich das Tier ganz auf (Fig. 8), und nach Verlauf einer Stunde nimmt es wieder seine normale Stellung ein. Legt man einen *Cerianthus* horizontal auf ein weitmaschiges Drahtnetz, so beginnt sich gleichfalls nach wenigen *min* das aborale Ende des Tieres nach abwärts zu krümmen und sich durch eine Masche des Drahtnetzes durchzubohren. Am oralen Pol tritt dabei zunächst keine andere Veränderung ein, als daß die Tentakel sich dicht zusammenlegen, so daß sie aussehen wie die Borsten eines Pinsels, dessen Stiel von dem Körper der Zylinderrose

gebildet wird. Allmählich zwingt sich das Tier immer weiter durch die Masche, bis es nach etwa 30 *min* die vertikale Stellung erreicht hat (Fig. 9). Dieser Versuch beweist, daß die Umdrehreaktion auch in dem oben beschriebenen Versuche durch die Schwerkraft und nicht

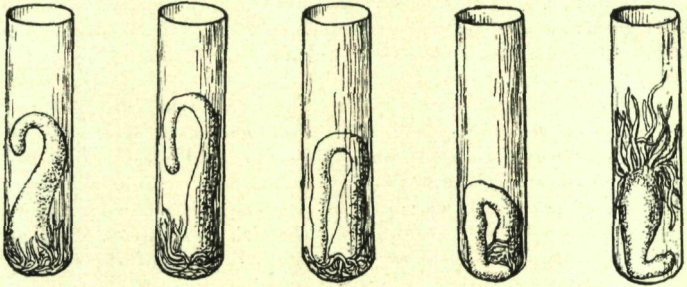


Fig. 8. Ein in ein Reagenzglas umgekehrt gesetzter *Cerianthus* gewinnt binnen einer Stunde seine normale Lage wieder. — Nach J. LOEB (1891).

etwa durch einen Berührungsreiz der Wand des Reagenzglases ausgelöst wird. Kehrt man, sobald die Zylinderrose die in Fig. 9 wieder-

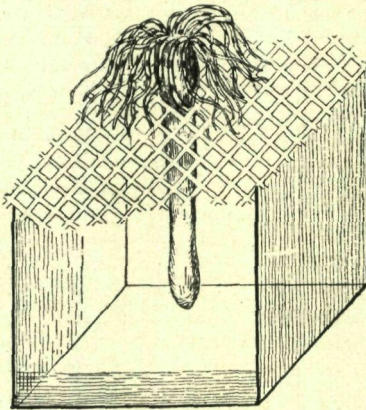


Fig. 9.
Ein *Cerianthus*, der horizontal auf ein Drahtnetz gelegt wird, zwingt sich durch die Maschen hindurch und erreicht im Laufe einer Stunde seine normale Vertikalstellung.
Nach J. LOEB (1891).

Körperende nunmehr nach oben gerichtet ist, so wird dieses nicht etwa aus der Masche herausgezogen, sondern das Hinterende beginnt sich wieder abwärts zu krümmen und sich durch eine Masche des Netzes hindurchzu-

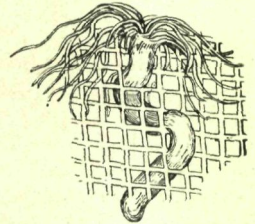


Fig. 10.
Ein *Cerianthus*, der sich bei wiederholtem Umdrehen eines Drahtnetzes durch dieses hindurchwindet.
Nach J. LOEB (1891).

zwingen. Wird das Drahtnetz noch einmal um 180° gedreht, so wiederholt sich der Vorgang von neuem. Man kann so nur mit Hilfe der Schwerkraft das Tier zwingen, sich mehrfach durch die Maschen des Drahtnetzes durchzuwinden. Fig. 10 stellt einen *Ceri-*

anthus dar, der auf diese Weise dreimal durch die Maschen des Drahtnetzes hindurchgekrochen ist.

Damit eine Zylinderrose ruhig in ihrer Stellung verharret, müssen außer ihrer Einstellung in der Richtung der Schwerkraft noch mehrere andere Bedingungen erfüllt sein. Die Tentakelkrone muß sich frei entfalten und der Körper sich vollkommen ausstrecken können. Außerdem muß das ganze Mauerblatt sich mit der Umgebung in Kontakt befinden. Auch darf die Nahrungszufuhr nicht für längere Zeit unterbrochen werden. Bleiben diese Bedingungen in weitem Maße unerfüllt, so wird das Tier unruhig und beginnt umherzukriechen, um sich einen neuen Wohnplatz zu suchen. Vorübergehend kann jedoch eine dieser Reizquellen ausgeschaltet werden. So behält das Tier im Drahtnetz etwa einen Tag lang seine Stellung (Fig. 9) bei, auch wenn seine Körperoberfläche sich nicht in Kontakt befindet. Ebenso verharret es geraume Zeit in einer horizontal liegenden Glasröhre, in der es keine Möglichkeit hat, sich in der Richtung der Schwerkraft einzustellen.

Fortpflanzung

Die geschlechtliche Fortpflanzung der Ceriantharien ist noch in völliges Dunkel gehüllt. Wahrscheinlich sind alle Angehörigen dieser Anthozoengruppe Zwitter, und zwar dürfte bei ihnen Protandrie die Regel bilden. Fälle von Brutpflege sind bei den Zylinderrosen bisher nicht beobachtet worden. Während bei den meisten Korallentieren die ungeschlechtliche Fortpflanzung eine große Rolle spielt, kommt diese Art der Vermehrung bei den Ceriantharien nur ausnahmsweise vor.

Entwicklungsgeschichte

1. Embryonalentwicklung. — Die Befruchtung der Ceriantharia ist bisher noch nicht beobachtet worden. Die ersten entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge scheinen bei den Zylinderrosen in ähnlicher Weise wie bei den Seeanemonen zu verlaufen. Totale, inäquale Furchung soll durch Beobachtung festgestellt sein. Das Entoderm entsteht durch Invagination einer Coeloblastula. Die spätere Entwicklung der Ceriantharien zeigt eine große Mannigfaltigkeit von pelagisch lebenden Larvenformen, die aber alle ein gemeinsames Stadium, das *Cerinula*-Stadium, durchlaufen.

Die *Cerinula* ist durch den Besitz von 6 Mesenterien gekennzeichnet, die wie die Protomesenterien der Aktiniarien in Form von Zwillingmesenterien entstehen. Sie bleiben bei dem erwachsenen Tier an der Dorsalseite erhalten. Alle nach dem *Cerinula*-Stadium gebildeten Mesenterien entstehen in einem ventralen Vermehrungsfach (Fig. 1). Bei den Ceriantharien persistiert also diejenige Form des Mesenterienzuwachses, die bei den Aktiniarien nur die ersten Entwicklungsstadien beherrscht.

2. Larvenformen. — Die jüngsten Stadien von *Arachnactis albida*, die zu Beginn des Sommers meist in Schwärmen im Oberflächenplankton der Nordsee auftreten, besitzen 4 große und 2 kleinere Marginaltentakel und lassen auch schon deutlich die Anlage von 2 Paar Labialtentakeln erkennen. Von inneren Organen schimmern 4 Paar Zwillingmesenterien durch die dünne Körperwand hindurch. Die

Larven haben also das Stadium der *Ceriniula* überschritten, indem sich außer den 6 Protomesenterien bereits 2 Metamesenterien entwickelt haben. Der Körper dieser Jugendformen erscheint halbkugelig, das aborale Ende in eine stumpfe Hervorwölbung ausgezogen. *A. albida* wächst außerordentlich rasch, so daß sie bereits zu Beginn des Herbstes

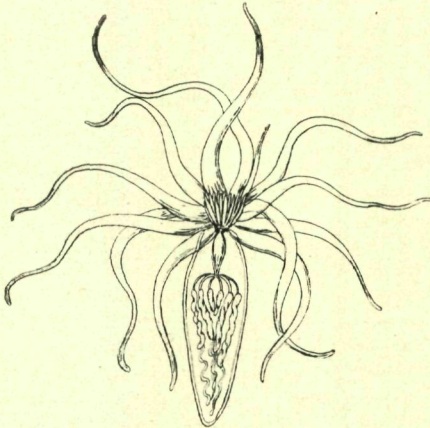


Fig. 11. *Arochnactis albida*.
Nach E. VANHÖFFEN (1895).

ihre volle Größe (Körperlänge 15 mm, Länge der Marginaltentakel 35 bis 40 mm) erreicht hat. Um diese Zeit trifft man im Plankton Individuen, die 15 bis 18 Marginal- und 10 bis 12 Labialtentakel sowie 20 bis 21 Mesenterien aufweisen. Sie erscheinen dem an Deck stehenden Seefahrer nach VANHÖFFENS Zeugnis als kleine, weiße Sterne in der blauen Flut. In der beträchtlichen Dicke der Körperwand, insbesondere der kräftigen Entwicklung der ektodermalen Längsmuskel- und Ganglienschicht stimmen diese im Herbst erbeuteten Larven mit erwachsenen Ceriantharien überein.

Am aboralen Körperende entsteht ein schon bei schwacher Vergrößerung deutlich erkennbarer Porus, und die Gonaden nähern sich der Reife. Je mehr die Jahreszeit vorrückt, desto seltener tritt *A. albida* im Oberflächenplankton auf, während gleichzeitig ihre Häufigkeit in mesoplanktischen Fängen zunimmt. Diese Verschiebung in der Frequenz des Auftretens bezeichnet den Beginn einer vertikalen Wanderung, die alljährlich den gesamten Bestand von *A. albida* in die Tiefe führt. Zu Anfang des Winters ist die Larve aus dem Oberflächenplankton der Nordsee verschwunden und wird in den atlantischen Tiefen von 800 bis 1000 m schwebend angetroffen. Die langen Marginaltentakel, die sich während des pelagischen Lebens in den oberflächlichen Wasserschichten als ein vorzüglicher Schwimmapparat erwiesen haben, sind inzwischen durch Autotomie verloren gegangen. Wahrscheinlich verbringt *A. albida* den Winter nach Art anderer Ceriantharien sessil, in den Meeresboden eingegraben. Daß wir das geschlechtsreife Stadium noch nicht kennen, wurde bereits S. III. e 8 erwähnt. Jedenfalls erscheinen im Frühsommer wieder die ersten jungen Larven im Oberflächenplankton, und damit ist der Entwicklungszyklus der Art geschlossen.

Außerhalb des Hauptverbreitungsgebietes der an der schokoladenbraunen Färbung ihrer Labialtentakel leicht kenntlichen *A. albida* tritt in einem scharf umschriebenen Areal SW von Irland eine Form (var. *hibernica* Bourne) auf, die sich von der typischen *albida* der Nordsee

durch geringere Größe (Körperlänge 9 mm, Länge der Marginaltentakel 22 mm) und weiße Färbung der Labialtentakel unterscheidet. Diese irische Form scheint niemals zur sessilen Lebensweise überzugehen, sondern auch im geschlechtsreifen Zustande dauernd dem Mesoplankton anzugehören.

Synarachnactis bournei tritt im Gegensatz zu *Arachnactis albida* nicht in Schwärmen, sondern mehr vereinzelt im Nordseep plankton auf (Fig. 12).

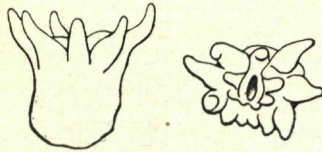


Fig. 12.

3. Phänologisches. — Bezüglich der Periodizität des Auftretens von Ceriantharientarven im Plankton lassen sich im Schrifttum manche Widersprüche feststellen. Sie sind offenbar darauf zurückzuführen, daß die Fänge verschiedenen Tiefen entstammen, daß Berichte über Massenaufreten und Meldungen über Einzelvorkommen als gleichwertig behandelt wurden und daß schließlich die Beobachtungen in verschiedenen Teilen der Nordsee und in verschiedenen Jahren angestellt worden sind. Zweifellos sind die Wanderungen der Ceriantharientarven in hohem Maße von hydrographischen Verhältnissen abhängig. Nach CARLGREN (Nord. Plankton, **11**, p. 72; 1906) fällt die Schwärmzeit von *Arachnactis albida* in die Monate VII. bis XII. In Plymouth ist die Larve im IV. häufig (Jl. Mar. Biol. Assoc., **7**, 2, p. 203; 1904), und bei Helgoland tritt sie vom Ende des III. bis Anfang des VII. auf (HAGMEIER, in: ABDERHALDENS Hdb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. IX, **5**, 4, p. 570; 1930). OSTENFELD & WESENBERG-LUND (Publ. circonstance, 33 u. 48, Kopenhagen 1906, 1909) berichten dagegen, daß *Arachnactis albida* in der Nordsee mit großer Regelmäßigkeit im V. und VIII. erscheine. *Synarachnactis bournei* tritt nach CARLGREN (Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., **19**, 8, p. 369; 1924) vom I. bis VIII. auf, mit Maxima der Frequenz in den Monaten III., V. und VIII. LELOUP (Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, **7**, 2, p. 3; 1931) beobachtete die Art in Blankenberghe vom III. bis VIII.

4. Wachstum. — Über das Wachstum der Ceriantharientarven liegen noch keinerlei planmäßige Untersuchungen vor. Ein im Jahre 1882 im Aquarium der Zoologischen Station zu Neapel lebender *Cerianthus* wies eine Körperhöhe von 4 cm und einen Körperdurchmesser von 6 mm auf. Im Jahre 1908 hatte dasselbe Tier eine Körperhöhe von 40 cm und einen Körperdurchmesser von 6 cm erreicht. In 26 Jahren betrug also das Längenwachstum 36 cm, das Dickenwachstum 5.4 cm. Daraus ergibt sich ein durchschnittliches Längenwachstum im Jahr von 1.38 cm und ein durchschnittliches Dickenwachstum im Jahr von 2 mm. Nach HAGMEIER (a. a. O., p. 570) erreicht *Cerianthus lloydi* im Aquarium bei guter Fütterung und nicht zu starkem Besatz des Beckens nach einem Jahr dieselbe Größe, die die meisten im Freien gefundenen Exemplare aufweisen.

Die Körpergewichte der etwa 88% Wasser enthaltenden Tiere sind

gering. Konservierte Exemplare von *Cerianthus* wiegen (nach Entfernung der Haftflüssigkeit) 16 bis 32 g. Die Larvengewichte sind nicht bekannt.

5. Lebensalter. — Die Ceriantharien gehören mit den Seeanemonen zu den langlebigsten unter den wirbellosen Tieren. Häufig erwähnt wird in der Literatur ein im Aquarium der Neapler Station befindliches Exemplar von *Cerianthus membranaceus*, das schon von ANDRES (1883) abgebildet worden ist und heute auf ein Alter von mindestens 50 Jahren zurückblickt. Der häufig gemachte Einwand, daß derartige Angaben über maximale Lebenszeiten nur geringen Wert besäßen, weil sie die mittlere Lebensdauer der Species weit übersteigen können, ist, soweit wenigstens die Ceriantharien in Betracht kommen, unerheblich. In den Seewasseraquarien des Binnenlandes sind Ceriantharien von Liebhabern schon in so vielen Fällen jahrzehntelang gehalten worden, daß wir die mittlere Lebensdauer der Zylinderrosen mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit auf mehrere Decennien veranschlagen dürfen (Tabulae Biologicae, 6, p. 191; 1930).

6. Regeneration. — Die zahlreichen, besonders von CHILD angestellten Versuche mit künstlicher Regeneration haben zwar unsere Vermutungen von dem großen Regenerationsvermögen der Zylinderrosen im allgemeinen bestätigt, aber doch die übertriebenen Vorstellungen von der Minimalgröße regenerierender Stücke in bescheidenere Grenzen verwiesen. Die Dicke ringförmiger Körperquerschnitte muß mindestens $\frac{1}{20}$ der Körperlänge betragen, wenn ein Ersatz aller fehlenden Organe erfolgen soll. Im übrigen wird der Ablauf der Regeneration sehr wesentlich durch die Beschaffenheit des Ausgangsmaterials bestimmt. Die einzelnen Körperregionen weisen eine beträchtliche Verschiedenheit der regenerativen Potenzen auf. Gegen das aborale Körperende nimmt das Regenerationsvermögen merklich ab.

Außerordentlich leicht lassen sich bei *Cerianthus* regenerative Doppelbildungen hervorrufen. Wie durch Spaltung der Tentakelkrone „zweiköpfige“ Tiere entstehen, so kann man durch eine entsprechende Inzision am aboralen Körperpol Zylinderrosen mit doppeltem Hinterende erzielen. Durch einen seitlichen Einschnitt in das Mauerblatt entsteht eine Heteromorphose (Fig. 13). Wird die Wundheilung künstlich verhindert, dann bildet sich nach einigen Tagen eine Mundscheibe mit Tentakeln, der aber die Mundöffnung häufig fehlt. Die Heteromorphose erfolgt um so rascher und vollkommener, je näher dem oralen Ende der Einschnitt liegt. Im proximalen Teile des Mauerblattes ist die Operation erfolglos. Unter Umständen kann trotz der bereits eingetretenen Heteromorphose doch noch eine Wiederherstellung des Ganzen in annähernd normaler Form erfolgen. Indem nämlich der untere Tentakelkranz allmählich nach oben rückt (Fig. 14), die oberen Tentakel auseinanderweichen und zum Teil einer Rückbildung anheimfallen, kommen die beiden Tentakelkränze allmählich etwa in gleicher Höhe zu liegen. „Wenn schließlich noch die trennenden Partien zwischen den beiden Mundöffnungen schwinden und dadurch eine einheitliche Öffnung hergestellt wird, gewinnt das Tier trotz seiner vorherigen stark

abweichenden Beschaffenheit wieder ein ganz normales Aussehen“ (KORSCHULT 1927).

Beziehungen zur Umwelt Über das Zusammenleben der Ceriantharien mit anderen Organismen ist nichts bekannt. Zooxanthellen, die sich in den Geweben vieler Korallentiere finden, konnten in Zylinderrosen bisher niemals nachgewiesen werden. Der Lichtmangel in den tief in den Untergrund eingesenkten Wohnröhren der Ceriantharien

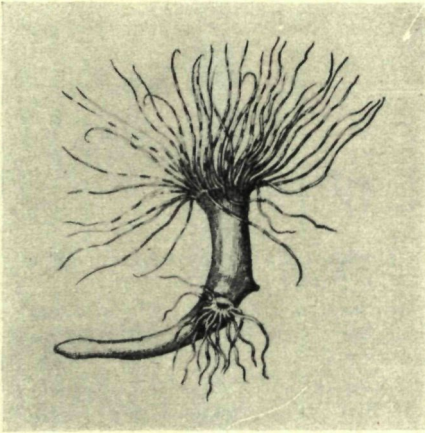


Fig. 13.

Heteromorphose bei *Cerianthus*: Durch einen seitlichen Einschnitt in die Körperwand ist eine zweite Mundscheibe mit Mundöffnung und Tentakelkranz erzeugt worden.

Nach J. LOEB (1891).

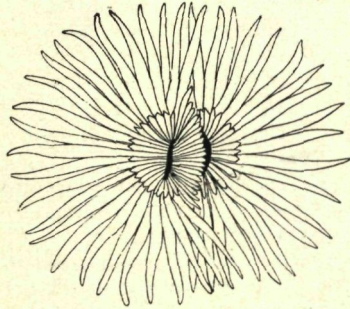


Fig. 14.

Cerianthus mit supplementärer Mundscheibe, von oben gesehen, 19 Tage nach der Operation.

Nach C. M. CHUBB (1904).

wässern häufig von *Phoronis* besiedelt. In der Nordsee sind solche Beobachtungen bisher noch nicht gemacht worden. Es empfiehlt sich aber, auch in unseren Meeren auf diese Erscheinung zu achten. Über die natürlichen Feinde und Parasiten der Zylinderrosen lassen sich bei dem Mangel an positiven Beobachtungen nicht einmal Vermutungen äußern,

Haltung im Aquarium

In der Staatl. Biologischen Anstalt zu Helgoland wird *Arachnactis albida* in Gläsern mit reinem Seewasser gehalten und mit Plankton gefüttert. Haben die Tiere das Stadium erreicht, in dem sie zur sessilen Lebensweise übergehen, so muß man sie in Gefäße bringen, deren Boden mit feinem, reinem Sand bedeckt ist. In diesen graben sich die jungen Zylinderrosen rasch ein. Ältere Tiere erhalten mit Schlick und Schill vermischten Sand. Während *Arachnactis albida* in stehendem Seewasser gut gedeiht, empfiehlt es sich, *Cerianthus lloydi* in fließendem Seewasser zu halten. Bei Planktonmangel werden die Zylinderrosen in Helgoland mit Enchyträen ge-

füttert (Handb. biolog. Arbeitsmeth. Abt. IX Tl. 5 Heft 4, 1930, S. 570). In den Seewasser-Aquarien des Binnenlandes gedeiht *Cerianthus* bei Fütterung mit rohem Rind- oder Fischfleisch, Miesmuscheln, Daphnien, Zyklopiden, Mückenlarven, Regenwürmern, *Tubifex*, Enchyträen oder Piscidin.

Literatur

Beachte auch S. III. e 3.

- BOURNE, G. C.: Observations on *Arachnactis albida* M. Sars; in: Quart. Jl. of micr. Sci., **64**, 1, p. 27—65, Taf. 3—5; 1919.
- CARLGRÉN, O.: Die Actinien-Larven; in: Nordisch. Plankton, Teil XI, p. 65—89, 10 Fig.; 1906.
- Ceriantharia; in: The Danish Ingolf-Exped., **5**, 3, 78 S., 5 Taf., 16 Textfig.; 1912.
- On some Ceriantharia; in: Ark. för Zoologi, **23**, A. 2, p. 1—10, 7 Fig.; 1931.
- Die Larven der Ceriantharien, Zoantharien und Actiniarien; in: Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exped., **19**, p. 341—476, taf. 33—38, 54 fig.; 1924.
- CHILD, C. M.: Form regulation in *Cerianthus*. 1. The typical course of regeneration; in: Biol. Bull., **5**, p. 239—260, 31 fig.; 1903.
- LELOUP, E.: Sur la présence de l'*Arachnactis albida* Sars dans le sud de la mer du Nord; in: Annal. Soc. Roy. Zool. Belgique, **40**, p. 22 bis 23; 1929.
- Contribution à la repartition des Cerianthaires dans le Sud de la mer du Nord; in: Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, **7**, 2, p. 1—10, 1 Kte.; 1931.
- LOEB, J.: Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. 1. Über Heteromorphose. — Würzburg 1891.
- MOORE, M. M.: The reactions of *Cerianthus* to light; in: Jl. of gen. physiol., **8**, p. 509—518; 1927.
- SCOTT, A.: The Vestlet Anemone, *Cerianthus lloydii*; in: Proc. Transact. Liverpool Biol. Soc., **36**, p. 46—48; 1922.
- VANHÖFFEN, E.: Untersuchungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Arachnactis albida* Sars; in: Bibliotheca zoologica, **8**, 20, p. 1—22, taf. 1; 1895.

2. Ordnung: Antipatharia.

Charakteristik

Die Antipatharien oder Dörnchenkorallen sind auf dem Meeresgrunde festgewachsene, selten frei im Boden steckende, koloniebildende Hexakorallen. Das ungliederte, auf dem Querschnitt kreisrunde, aus konzentrischen Lamellen zusammengesetzte Achsenskelett ist stets bedornt, dunkelbraun bis schwarz gefärbt, zeigt Horn- oder Pechglanz und ebenen bis muscheligen Bruch. Seine Härte beträgt 3, sein spez. Gewicht 1.459. Es ist optisch doppelbrechend, kalkfrei und besteht aus Gorgonin. Die bilateral-symmetrischen Polypen, deren Symmetrieebene auf der Skelettachse senkrecht steht, haben 6 ungefiederte oder 8 gefiederte Tentakel und 2 histologisch nicht differenzierte Schlundrinnen. Von den 6 primären Mesenterien (Protomesenterien) übertreffen 2 transversal gelegene die übrigen

an Größe und sind in der Regel allein mit Geschlechtsorganen und Filamenten ausgestattet. Außerdem können noch 4 oder 6 sekundäre Mesenterien (Metamesenterien) auftreten, so daß die Gesamtzahl der Mesenterien 6, 10 oder 12 beträgt. Alle Mesenterien sind vollständig. Die Retraktoren sind niemals in Form von Muskelfahnen entwickelt; ein Sphincter fehlt. Die Geschlechtsverteilung ist ausschließlich diözisch. Im Ektoderm treten die Spirokniden zur Bildung knospenähnlicher Nesselorgane (Nematosore) zusammen, die von einem Drüsenmantel umgeben sind. Die nur in Form einer dünnen Lamelle entwickelte Mesogloea enthält sternförmige Bindegewebszellen.

Die Dörnchenkorallen sind überwiegend Bewohner der Tropen und Subtropen, fehlen aber auch den Polargebieten nicht ganz. Der größte Artenreichtum gehört den Wasserschichten von 10 bis 1000 m an. Im Brackwasser kommen keine Antipatharien vor. Im Gegensatz zum Verhalten anderer Anthozoengruppen sind anscheinend nur sehr wenige Arten mit Zooxanthellen vergesellschaftet.

Systematik

Da eindeutige fossile Reste fehlen und die Embryologie der Antipatharien (S. III. e 35) unbekannt ist, gründen sich unsere Anschauungen über die systematische Stellung der Dörnchenkorallen nur auf den morphologischen Vergleich mit anderen Korallengruppen. Während v. KOCH (1878) und seine Anhänger die mit 12 Mesenterien ausgestatteten (dodekameronen) Antipatharien mit der Halcampula-Larve der Seeanemonen homologisierten und in den Dörnchenkorallen rückgebildete Formen erblickten, die durch eine Reduktion der Mesenterienzahl eine sekundäre Vereinfachung ihres Körperbaues erfahren haben, halten fast alle neueren Anthozoenforscher sie für primitive, auf früher Entwicklungsstufe stehengebliebene Typen. Der Mangel einer histologischen Abgrenzung der Schlundrinnen, die einfache Anordnung der Tentakel und Mesenterien, die schwache Entwicklung der Muskulatur, die geringe Differenzierung der Mesogloea und die große Einförmigkeit der Nesselorgane sprechen zugunsten dieser Auffassung. ROULE (1904) stellte daher die Antipatharien zusammen mit den Ceriantharien und den fossilen Rugosen als Protanthozoa allen übrigen Korallentieren gegenüber. In der Anordnung der Mesenterien und der Ausbildung einer ektodermalen Längsmuskelschicht stimmen die Dörnchenkorallen mit einem Entwicklungsstadium der Ceriantharien, der Cerinula-Larve (S. III. e 17), überein. Dieser Umstand veranlaßte VAN BENEDEEN (1897), Ceriantharien und Antipatharien in einer einzigen Ordnung (Ceriantipatharia) zu vereinigen, ein Vorgehen, dem sich auch manche Lehrbücher der Zoologie (CLAUS-GROBEN) angeschlossen haben. Wenn ich hier dem Vorschlage VAN BENEDEENs nicht folge, sondern Antipatharien und Ceriantharien als eigene Ordnungen behandle, so soll damit nicht bestritten werden, daß die Antipatharien als letzte überlebende Reste einer sehr alten Korallengruppe vielleicht von Cerinula-ähnlichen Vorfahren abstammen und daß Koloniebildung und Abscheidung eines Achsenskeletts möglicherweise von ihnen erst sekundär erworbene Eigenschaften darstellen. Eine klassifikatorische Vereinigung der beiden Ordnungen scheint mir

auch deshalb nicht angebracht zu sein, weil die Dörnchenkorallen — abgesehen von den Kennzeichen der Koloniebildung und des Achsen skeletts — noch eine Reihe weiterer Merkmale aufweisen, die wir bei den Ceriantharien vermissen, so das Vorhandensein einer, wenn auch dürftig entwickelten Längsmuskulatur an den Mesenterien, die reichliche Pigmentierung des Schlundrohrs sowie das Auftreten sternförmiger Bindegewebszellen in der Mesogloea.

Bis zum Ausgange des XIX. Jahrhunderts stützten sich die Systematiker bei ihren klassifikatorischen Versuchen ausschließlich auf Größe, Form und Verzweigung des Skeletts, eine Methode, die deshalb bedenklich erscheinen muß, weil sie nicht genügend das Vorkommen von Standortmodifikationen berücksichtigt, die wahrscheinlich durch Strömungsverhältnisse bedingt sind. Auch ist in Betracht zu ziehen, daß die Jugendformen mancher verzweigter Antipatharien vermutlich unverzweigt sind. Es bedeutete daher einen wesentlichen Fortschritt der Systematik, als man dazu überging, neben der Form und Anordnung der Skelettdornen auch die innere Organisation der Polypen klassifikatorisch auszuwerten (BROOK 1889). Eine Zeitlang ist zweifellos die Bedeutung der Mesenterienzahl für die Systematik überschätzt worden (SCHULTZE 1897). Heutzutage ist man von dieser Auffassung abgekommen. Gegenwärtig beruht die Einteilung der Antipatharien ebenso auf äußerlich leicht erkennbaren Merkmalen des Skeletts wie gewissen, nur auf Mikrotomschnitten festzustellenden anatomischen Tatsachen. Die neueste Phase der Systematik wird durch den Versuch gekennzeichnet, innerhalb der Dörnchenkorallen geographisch bedingte Rassenkreise zu unterscheiden (PAX 1932) und die Nesselkapseln als differentialdiagnostisches Merkmal bei der Unterscheidung der Arten zu benützen.

Bestimmungsschlüssel Sämtliche für den nördlichen Teil des Atlantik in Betracht kommende Antipatharien gehören zur Unterordnung der *Holodactyla*, deren Polypen mit 6 unverzweigten, nicht retraktilen Tentakeln ausgestattet sind und deren Achsen skelett einen Zentralkanal aufweist, und innerhalb dieser Unterordnung zur Familienreihe *Pleimerota*, die außer den 6 primären Mesenterien (Protomesenterien) auch noch sekundäre Mesenterien (Metamesenterien) besitzt.

Bestimmungsschlüssel der Familien.

1. Peristom mit zwei kurzen Falten zipfelförmig in den Gastralraum ragend; Fragmentation der Polypen sehr deutlich
Schizopathidae (s. unten).
2. Peristomfalten fehlen; Polypen einheitlich oder fragmentiert
Antipathidae (s. S. III. e 26).

★

1. Familie *Schizopathidae*.

Die einzige nordatlantische Schizopathide gehört zur Gattung *Bathypathes* Brook, die (im Gegensatz zu *Schizopathes* Brook) mit der Basis der Kolonie auf dem Substrat festgewachsen ist. Von *Taxipathes* Brook unterscheidet sie sich durch die große Regelmäßigkeit ihrer Verzweigung (Fig. 16) und den Besitz kurzer, dreikantiger Skelettdornen.

Gattung *Bathypathes* Brook.

Im nördlichen Teile des Atlantik kommt eine einzige Art vor:

B. arctica (Lütken) (Fig. 15). — Farbe des lebenden Stockes nicht bekannt. — Kolonie von buschigem Wuchs, fast so breit oder breiter als hoch, sehr regelmäßig

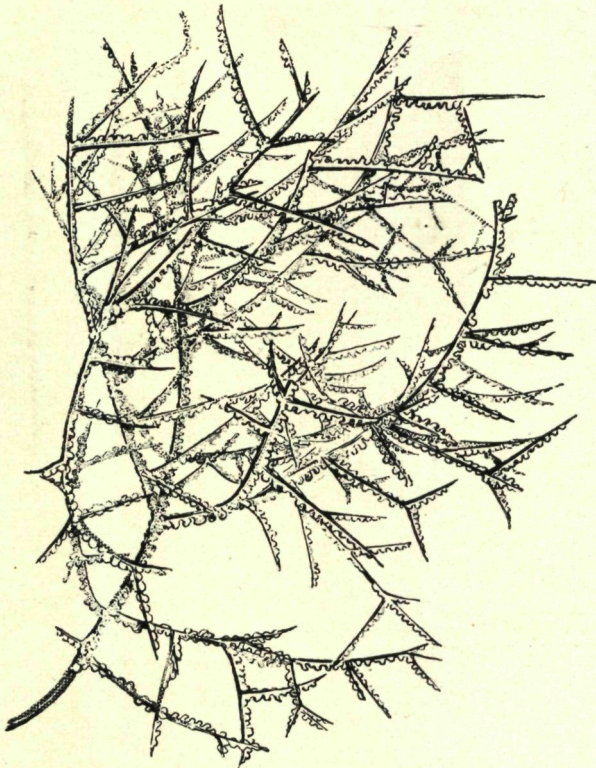


Fig. 15. Kolonie von *Bathypathes arctica*. — In $\frac{1}{2}$ natürl. Größe.
Nach F. PAX (1932).

verzweigt. An der S-förmig gekrümmten Hauptachse entspringen unter Winkeln von 70° und in Abständen von etwa 10 mm jederseits 12 akropetal gebogene, in einer Ebene liegende Achsen II. Ordnung, unter denen die mittleren am längsten sind. Je 2 opponierte Achsen II. Ordnung bilden einen Scheinquirl, der einen Winkel von 90° einschließt. Auch die Achsen III. und IV. Ordnung stehen in zweigliedrigen Scheinquirlen anterolateral in Bezug auf ihre Mutterachse, und die übereinanderstehenden Zweige einer Seite liegen wieder in einer und derselben Ebene (Fig. 16). Achsen V. Ordnung sind nicht entwickelt. Mit steigender Ordnung nehmen Zahl und Länge der Achsen ab; gleichzeitig werden die Achsenwinkel und die Fiederwinkel spitzer. Konkreszenzen benachbarter Zweige kommen nur selten vor. — Dornen glatt, seitlich etwas komprimiert, 50 bis $100\ \mu$ hoch, in 6 bis 8 Orthostichen (Fig. 17) mit interspinalen Spatien von 250 bis $450\ \mu$. — Polypen uniserial und unilateral angeordnet, in der Richtung der Skelettachse einen Durchmesser von 6 bis 7 mm erreichend. Die interpolyparen Spatien sind kaum größer als die Abstände zwischen den Tentakelpaaren eines und desselben Individuums. — Spirokniden in den Nesselbatterien (Nematosen) der Tentakel 21 bis $24\ \mu$ lang. — Keine Zooxanthellen.

2. Familie *Antipathidae*.

Bestimmungsschlüssel der Gattungen.

- 1) Kolonie unverzweigt; Polypen nur an den älteren Teilen der Achse oder überall in mehreren Reihen angeordnet; Tentakel in einem Kreise stehend *Cirripathes* Blainv. (s. unten).

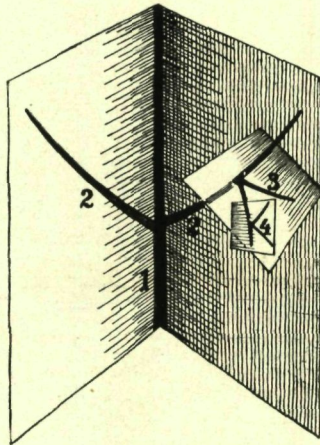


Fig. 16.
Schematische Darstellung der Stellung der Achsen 1. bis 4. Ordnung bei *Bathypathes arctica*.
Nach F. PAX (1932).

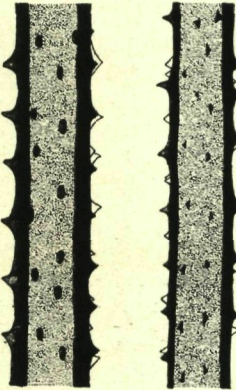


Fig. 17.
Bedornung im distalen und medialen Teile des Achsen-skeletts von *Bathypathes arctica*, in 18facher Vergrößerung.
Nach F. PAX (1932).

- 2) Kolonie verzweigt, niemals krustenförmig Fremdkörper überziehend; Polypen in der Richtung der Skelettachse verlängert; Tentakel in drei Paaren angeordnet *Parantipathes* Brook (s. unten).

1. Gattung *Cirripathes* de Blainville.

Für das Gebiet des nördlichen Atlantik kommt nur eine Species in Betracht:

C. spiralis (de Blainville). — Farbe der Polypen bleigrau bis gelblich-grau, Tentakelspitzen heller als der übrige Körper, Mundkegel weiß, mit 10 bleigrauen oder bräunlichen Vertikalstreifen. — Achse unverzweigt, in einer links gewundenen Spirale wachsend. — Dornen an der Spitze mit Papillen besetzt, auf einander gegenüberliegenden Seiten der Achse von ungleicher Länge (durchschnittlich 300 μ und 100 μ hoch), in 6 bis 9 Orthostichen mit interspinalen Spatien von etwa 500 μ . — Polypen in 1 bis 3 Reihen angeordnet. Interpolypare Spatien 1 bis 2 mm. — *Zooxanthellen* (bisweilen?) vorhanden.

2. Gattung *Parantipathes* Brook.

Während bei den Schizopathiden Fragmentation der Polypen die Regel bildet (S. III. e 24), weist unter den Antipathiden nur *Parantipathes* Polypen auf, die in der Richtung der Skelettachse verlängert und deren Tentakel in 3 Paaren angeordnet sind (Fig. 18). — Auch diese Gattung ist im nördlichen Atlantik nur durch eine Art vertreten:

P. larix (Linnaeus) (Fig. 18). — Polypen farblos, durchscheinend, Mauerblatt und Tentakel mit Warzen bedeckt, nur die Umgebung des Mundes warzenlos; Farbe des Skeletts glänzend schwarz. — Die bis über 2 m hohe, am proximalen Ende einen maximalen Durchmesser von 1 cm erreichende Achse ist mit einer halbkugel-

förmigen bis konischen, scharf vom Stamm abgesetzten Basalplatte auf dem Untergrunde befestigt. Achse gerade und meist unverzweigt; nur bisweilen gabelt sie sich in eine kleine Anzahl gleichmäßig entwickelter Achsen II. Ordnung (Standortsmodifikation?). Die Achse trägt 6 Vertikalreihen biegsamer Pinnulae (Fig. 26), die auf der Achse senkrecht stehen und zwischen sich einen Winkel von 60° einschließen. Der Abstand zwischen den aufeinanderfolgenden Pinnulae einer Vertikalreihe beträgt 2 bis 4 mm. In der Mitte des Stockes sind die Pinnulae am längsten (12 cm), am proximalen und distalen Ende kürzer (5 bis 8 cm). — Dornen glatt, subkonisch, 60 bis 90 μ hoch,

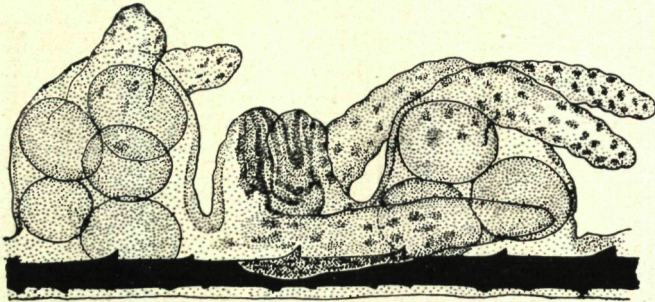


Fig. 18. Weiblicher Polyp von *Parantipathes larix*, mit deutlicher Fragmentation. Die reifen Eier schimmern durch die Körperwand hindurch. Die warzenähnlichen Gebilde auf den Tentakeln sind Nesselbatterien (Nematosore).
Nach J. L. DANTAN (1920).

in 3 bis 4 Orthostichen mit interspinalen Spatien von 150 bis 300 μ^1 . — Polypen uniserial und unilateral angeordnet mit interpolyparen Spatien von mehr als 2 mm. Auf 10 cm einer Pinnula entfallen 36 bis 42 Polypen. Die Transversalachse der Polypen erreicht das 3- bis 4 fache der Sagittalachse. — Spirokniden in den Nesselbatterien (Nematosore) der Tentakel durchschnittlich 27 μ lang. — Keine Zooxanthellen.

Da Chromosomenzahlen von Anthozoen fast gar nicht bekannt sind, sei hier anhangsweise erwähnt, daß *P. larix* 6 Chromosome besitzt.

Technik der Untersuchung

Nur die jüngsten Teile des hornartigen Achsenskeletts sind so weich, daß sie dem Mikrotommesser keinen erheblichen Widerstand entgegensetzen; dagegen scheidert der Versuch, Serienschnitte durch ältere Teile der Kolonie zu erhalten, meist an der Härte und Brüchigkeit der Achse. Es bleibt daher nichts übrig, als diejenigen Teile der Polypen oder des Zönenchyms, die man in Schnitte zerlegen will, sorgfältig abzulösen, ein Verfahren, das indessen bei Arten mit reichlicher und kräftiger Bedornung unvermeidlich zu Zerreißungen von Geweben führt. Struktur und Anordnung der Dornen lassen sich oft nur nach vollständiger Entfernung der Weichteile erkennen. Da Kalilauge die Skelettsubstanz angreift, wird die Korrosion des Zönenchyms und der Polypen am besten mit Eau de Javelle oder Eau de Labarraque vorgenommen. Um die Zahl der Dornenreihen und etwa vorhandene Größenunterschiede exakt zu bestimmen, ist es bisweilen ratsam, Rasiermesserschnitte durch die zwischen Kork eingeklemmte Achse anzufertigen.

¹⁾ Für das schon erwähnte Antipatharienskelett von den Færøern, das THOMSON für *Parantipathes larix* hält und das PAX zu *Bathypathes arctica* ziehen möchte, gibt THOMSON interspinale Spatien von 500 bis 750 μ an.

Eidonomie Alle Antipatharien bilden Stöcke mit einer hornartigen Achse, die außen von einer weichen, die Polypen (Zooide) enthaltenden Rinde (Zönenchym) überzogen wird. Unter günstigen Bedingungen können die Stöcke eine Höhe von fast 3 m erreichen. Im N-Teile des Atlantik kommen freilich keine Dörnchenkorallen von so beträchtlicher Höhe vor. Ein toter, an den Færøer gefischter Antipathariestock, den THOMSON (1908) beschrieben hat, erreichte eine Höhe von etwa 1 m. Die verbreiterte Basis des Achsenskeletts dient der Befestigung der Kolonie auf dem Untergrunde. Nur die Arten der (im N-Teile des Atlantik nicht vertretenen) Gattung *Schizopathes* sind nicht festgewachsen, sondern stecken mit ihrem freien Ende wie Seefedern im Meeresboden. Die Skelettachse ist nur selten ganz gerade. Häufig ist sie S-förmig oder unregelmäßig gebogen, mitunter auch spiralg gedreht. Mit Ausnahme der beiden Antipathidengattungen *Cirripathes* und *Stichopathes*, die durch unverzweigte Stöcke ausgezeichnet sind, bilden alle Antipatharien verzweigte Kolonien. Die Form der Verzweigung erinnert in hohem Maße an gewisse im Pflanzenreiche verbreitete Typen, eine Erscheinung, an die z. B. der in der Gattung *Parantipathes* vorkommende Artname *larix* anknüpft (S. III. e 26).

Wie am Pflanzenkörper können wir auch an der Antipatharienkolonie eine wirtelförmige und eine zerstreute Stellung der Seitenäste unterscheiden. Bei zerstreuter Stellung der Seitenachsen kommt eine spirale Anordnung verhältnismäßig selten vor. Meist entbehrt die Divergenz der Achsen jeder Gesetzmäßigkeit. Unter den monopodialen Verzweigungssystemen ist der razemöse Typus selten, die meisten Kolonien sind zymös und pleochasial. Nicht selten beobachtet man unter den Antipatharien eine Verknüpfung monopodialer und dichotomischer Verzweigung. So kennen wir Formen, die im wesentlichen zymös gebaut sind, bei denen aber einige der Achsen höchster Ordnung dichotomisch verzweigt sind. Häufig findet bei den Dörnchenkorallen eine Verschmelzung benachbarter Zweige statt. Auf diese Weise kann ein unregelmäßiges Netz- oder Maschenwerk entstehen, so daß eine einwandfreie Bestimmung der Verzweigung ausgeschlossen ist. Bisweilen ist sogar die Unterscheidung von Haupt- und Nebenachsen unmöglich, und hier ist der Punkt, an dem der Vergleich mit dem Pflanzenkörper aufhört. Nur unter den Thallophyten kennt die Botanik ähnliche, schwer in ein System zu bringende Wuchsformen. Sehr eigentümlich ist das Verhalten der Gattungen *Savagiopsis* und *Terpidopathes*, die krustenförmig Fremdkörper überziehen und sich nur mit ihren Endverzweigungen frei erheben.

Bei vielen Antipatharien tritt eine Differenzierung in Langzweige und Kurzweige ein. Regelmäßig angeordnete Kurzweige in Fiederstellung werden als *Pinnulae* bezeichnet. Reduzierte Kurzweige sind vermutlich auch die Dornen, die schon bei oberflächlicher Betrachtung des Antipatharienskeletts auffallen. Sie sind im allgemeinen von kegelförmiger Gestalt und völlig glatt, seltener ist ihre Spitze mit Papillen besetzt oder verzweigt. In den mittleren Teilen des Antipathariestockes sind die Dornen gewöhnlich am regelmäßigsten entwickelt

(Fig. 19). Nicht selten sind auch die Dornen auf einander gegenüberliegenden Seiten der Achse, wie bei *Cirripathes spiralis* (S. III. e 26), von ungleicher Größe. Die längsten Dornen finden sich dann meist auf der polypentragenden Seite der Achse. In der Regel sind die Abstände zwischen benachbarten Dornen (interspinale Spatien) gleich, und infolgedessen ist die quinkunziale Stellung bei weitem der häufigste Typus. Bei quinkunzialer Stellung lassen sich stets sowohl Längsreihen parallel zur Skelettachse (Orthostichen) als auch Spiralen erkennen, welche die Basis der aufeinander folgenden Dornen verbinden. Diese Grundspirale kann an einer Achse höherer Ordnung in demselben Sinne verlaufen wie an ihrer Mutterachse (homodrome Grundspirale) oder auch die umgekehrte Richtung einschlagen (antidrome Grundspirale). Ob die Orthostichen oder die Spiralen schärfer ausgeprägt sind, hängt meist von der Dichte der Anordnung der Dornen ab. Die Zahl der Orthostichen pflegt mit dem Umfange des Stammes zu wachsen.

Mitunter sind die Polypen, deren Durchmesser niemals 1 cm

erreicht, regellos über die Skelettachse zerstreut. In anderen Fällen sind sie in Vertikalreihen oder spiralgig, also multilateral, aber uniserial angeordnet. Bisweilen sind sie nur auf einer Zweigseite (uniserial und uniserial) entwickelt. Der einzelne Polyp ist fast stets so orientiert, daß die durch die Längsrichtung des abgeplatteten Schlundrohrs bestimmte Symmetrieebene auf der Skelettachse senkrecht steht. Die Transversalachse des Polypen verläuft dann in der Richtung der Skelettachse. Der gegenseitige Abstand der Polypen (interpolypares Spatium) wechselt bei den verschiedenen Arten außerordentlich, zeigt aber bei einer und derselben Species eine gewisse Konstanz. Die Polypen ragen im allgemeinen nur wenig über das Zönenchym empor. Auswüchse und Anhänge der Körperwand kommen nicht vor, auch fehlt eine scharfe Grenze zwischen Körperwand und Mundscheibe.

Die Tentakel, deren Zahl bei allen Holodactyla 6 beträgt, sind unverzweigt und nicht retraktile. Nur die zur Unterordnung der Dendroactyla gehörende Gattung *Dendrobrachia* hat 8 unregelmäßig gefiederte und retraktile Tentakel. Während bei *Cirripathes spiralis* die Polypen kreisrund und auch die Tentakel in einem einzigen Kreise angeordnet sind, kommt es bei *Bathypathes arctica* und *Parantipathes larix* im Zusammenhange mit der kräftigen Entwicklung der beiden fertilen Mesenterien zu einer starken Verlängerung der Polypen in transversaler Richtung (Fig. 18). Der Tentakelkranz erscheint in 3 Tentakelpaare auseinandergezogen, und das Ergebnis ist eine Fragmen-

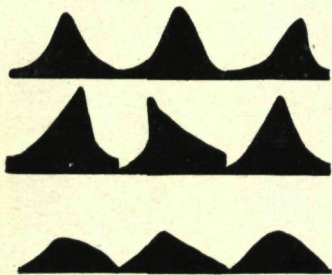


Fig. 19.
Gestalt der Dornen in der distalen, medialen und proximalen Region der Skelettachse von *Bathypathes arctica* (Lützk.) bei 123facher Vergrößerung.
Nach F. PAX (1932).

tation (Fig. 18) des Polypen. Die spaltförmige Mundöffnung liegt auf einer kegelförmigen Erhebung (Mundkegel).

Anatomie Im Ektoderm der Körperwand, insbesondere in demjenigen der Tentakel, fallen schon bei oberflächlicher Betrachtung warzenartige Bildungen (Fig. 18) auf. Für diese allen Dörnchenkorallen eigentümlichen Nesselorgane hat PAX die Bezeichnung Nematossore vorgeschlagen. Wie Fig. 20 zeigt, handelt es sich um knosp-

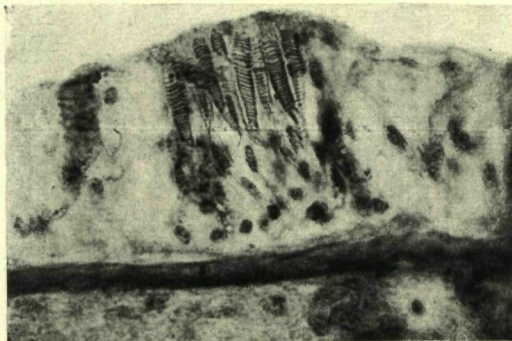


Fig. 20. Querschnitt durch ein aus dünnwandigen Nesselkapseln (Spirokniden) zusammengesetztes Nesselorgan (Nematossore) von *Parantipathes larix* bei etwa 800 facher Vergrößerung. — Nach F. Pax (1914).

ähnliche Hervorwölbungen von kreisrundem oder elliptischem Umriß. Ihr Inneres wird von Spirozysten erfüllt, zwischen die sich einzelne Sinneszellen einschieben. Den peripheren Teil des Nesselorgans bildet ein Drüsenmantel. Unmittelbar unter dem Nematossore kommt es innerhalb der subepithelialen Nervenfaserschicht zu einer Anhäufung von multipolaren Ganglienzellen. Außer den Spirozysten treten bei den Antipatharien regelmäßig noch 2 andere Arten von Nesselkapseln auf: große, fuchsinophile Nematozysten (Fig. 21) mit einem kurzen, stäbchenförmigen Achsenkörper („cnidoblastes à corps axial en forme de bâtonnet“), und kleinere, mit einem mit Widerhaken versehenem Achsenkörper („cnidoblastes à corps axial en forme de dard acéré“). Daneben sind bei einzelnen Arten auch noch Nesselkapseln ohne Achsenkörper („cnidoblastes sans corps axial“) beobachtet worden. Im Gegensatz zu den Spirozysten treten die übrigen bei Antipatharien vorkommenden Nesselkapseln niemals zur Bildung von Nesselorganen zusammen. Größe und Verteilung der Nematozysten sind die Unterscheidung der Arten von differentialdiagnostischer Bedeutung. Für die Auslösung des Explosionsvorganges ist es natürlich nicht unwesentlich, daß die Nesselkapseln der Antipatharien eines Knidozils entbehren.

Pigment findet sich sowohl im Entoderm des Mauerblattes und der Tentakel als auch im Epithel des Schlundrohrs und der Mesenterialfilamente.

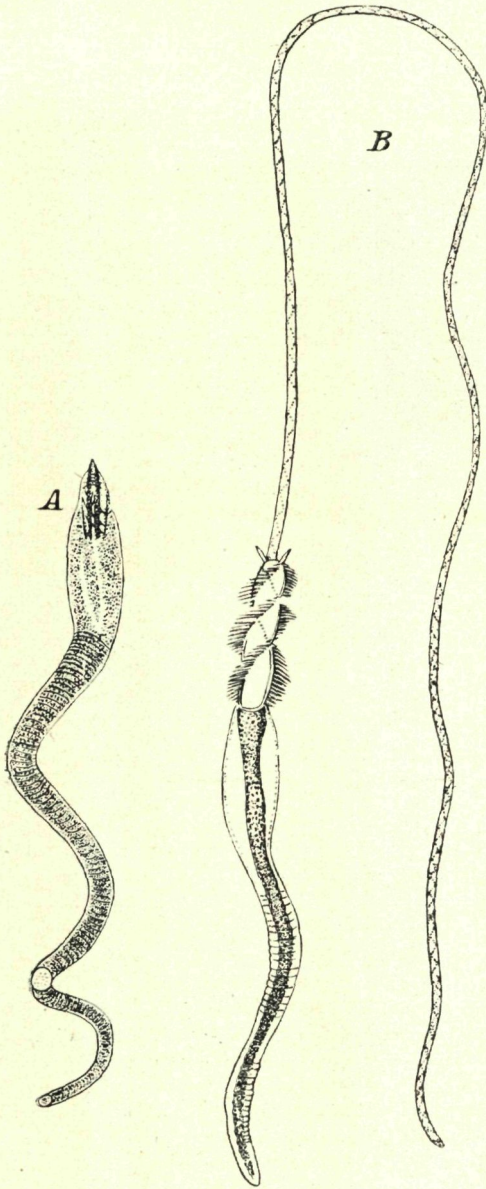


Fig. 21. Fuchsinophile Nematozyste mit stäbchenförmigem Achsenkörper aus dem Ektoderm von *Parantipathes larix*; A vor der Explosion, B nach der Explosion. Nach J. L. DANTAN (1920).

Die *Mesogloea* stellt eine homogene Lamelle dar, die in keinem Teil des Körpers zu größerer Mächtigkeit anschwillt und nur spärliche zellige Einschlüsse enthält. Im Vergleich zu dem abweichenden Verhalten anderer Anthozoen verdient dieses histologische Merkmal hervorgehoben zu werden.

Das Schlundrohr ist mit 2 symmetrisch gelegenen Schlundrinnen ausgestattet, die sich in ihrem histologischen Bau aber von den übrigen Teilen des Schlundrohres kaum unterscheiden. In dieser Beziehung stellen die Antipatharien einen recht ursprünglichen Zustand dar. Bisweilen ragt das Peristom in Form zweier kurzer Falten zipfelförmig in den Gastralraum hinein, ein Merkmal, das zur Unterscheidung der Familien *Antipathidae* und *Schizopathidae* benutzt wird (S. III. e 24).

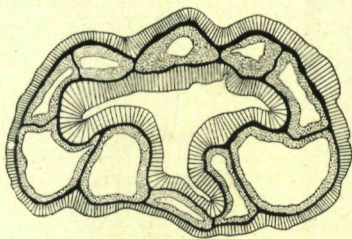


Fig. 22.

Querschnitt durch einen Polypen von *Bathypathes arctica* in Schlundrohrhöhe bei 30facher Vergrößerung.

Ektoderm schraffiert, Mesogloea schwarz, Entoderm punktiert. — Nach F. PAX (1932).

Alle Dörnchenkorallen weisen 6 primäre Mesenterien (Protomesenterien) auf, von denen 2 transversal gelegene die übrigen an Größe übertreffen und normalerweise allein mit Geschlechtsorganen und Filamenten ausgestattet sind. Dazu treten noch 4 (in einigen Fällen 6) sekundäre Mesenterien (Metamesenterien). Alle Mesenterien sind vollständig, d. h. sie reichen an das Schlundrohr heran. Während aber die Protomesenterien auch unterhalb des Schlundrohrs als dünne Lamellen in den Gastralraum vorspringen, sind die Metamesenterien im allgemeinen nur auf den distalen Teil der Schlundrohrregion beschränkt. Obwohl die Mesenterien nicht in Paaren angeordnet sind wie bei anderen Korallentieren und typische Längsmuskelpolster fehlen (Fig. 22), eine Unterscheidung zwischen Exozölen und Endozölen also nicht leicht durchführbar ist, hat man doch die beiden median gelegenen Mesenterienpaare als Richtungsmesenterien bezeichnet. Den freien Rand der fertilen Mesenterien faßt ein Mesenterialfilament ein. An den sterilen Mesenterien fehlen die Filamente, oder sie sind rudimentär.

Die Muskulatur der Antipatharien ist außerordentlich schwach entwickelt. Die ektodermale Längsmuskulatur tritt noch am deutlichsten in den Tentakeln hervor; ein Sphincter fehlt. Daß an den Mesenterien auch keine Muskelfahnen vorhanden sind, wurde schon erwähnt.

Abgesehen von der Schlundpforte ist der Gastralraum des Antipatharienpolypen vollkommen geschlossen. Es fehlen also hier alle Öffnungen der Körperwand, die bei anderen Anthozoen eine Verbindung des Gastralraumes mit der Außenwelt herstellen.

Die Gonaden liegen in den transversalen Protomesenterien und sind flächenständig. Sie schimmern am lebenden Tier deutlich durch die Körperwand hindurch (Fig. 18). Die Geschlechtsverteilung ist

streng diözisch. Für die im nördlichen Teile des Atlantik heimischen Arten gilt die Regel, daß die Polypen einer Kolonie gleichgeschlechtig sind. Im reifen Zustande sind die Gonaden von einer feinen, oft nur $1\ \mu$ dicken, mesoglöalen Hülle umgeben. Die Hodenfollikel erinnern außerordentlich an die gleichen Organe der Aktinarien und Zoantha-



Fig. 23. Querschnitt durch einen reifen Hoden von *Parantipathes larix*.
Nach F. PAX (1914).

rien. Auch hier sind die reifen Spermien reihenförmig angeordnet und rufen durch ihre gleichgerichteten Schwänze ein faseriges Aussehen des Follikelinhaltes hervor (Fig. 23). Die Eier, die sich in quergestellten Reihen anordnen, erreichen bei *Parantipathes larix* einen Durchmesser von $500\ \mu$.

An den Achsen aller Holodactyla (S. III. e 24) kann man eine aus zierlichen Lamellen aufgebaute Rindensubstanz von deutlichem Wabenbau und einen mit feinfaserigem Schwammgewebe angefüllten Zentralkanal unterscheiden. Die Dornen sind zwar Bildungen der Rinde, setzen sich aber mit einer Art Wurzel ins Innere fort. Diese Wurzeln (Fig. 24) entstehen dadurch, daß die Dornen der feinsten Äste im Verlaufe des Dickenwachstums der Achse allmählich eingeschlossen werden, während sie an der Spitze durch Ablagerung neuer Skelettsubstanz sich dauernd verlängern.

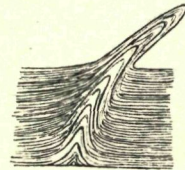


Fig. 24.
Längsschnitt durch einen
Dorn der
Antipatharienachse.
Nach G. v. KOCH (1886).

Vorkommen Über die Verbreitung der Dörnchenkorallen im nördlichen Atlantik ist wenig bekannt. Aus diesem Grunde mußten in den

Bestimmungsschlüssel alle Arten aufgenommen werden, auf deren Vorkommen in den Randgebieten der Nordsee mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit gerechnet werden kann.

Das Hauptverbreitungsgebiet von *Bathypathes arctica* liegt an der W-Küste Grönlands und in der Davis-Straße. Die Dichte des Vorkommens scheint gering zu sein. Ist doch in allen Fällen nur eine einzige Kolonie gefunden worden. Die Frage nach der Verbreitung von *B. arctica* außerhalb des nördlichen Polargebietes wurde durch eine Mitteilung THOMSONS (1908) aufgeworfen, der über die Auffindung eines toten, etwa 1 m hohen Antipathariensockles an den Færøer berichtete. Er identifizierte dieses Skelett, an dem sich keine Polypen befanden, nicht ohne Bedenken mit *Parantipathes larix*. Andere Forscher (VAN PESCH, DANTAN) schlossen sich seiner Auffassung an. PAX hat (1932) die Vermutung ausgesprochen, daß das Antipatharienskelett von den Færøern zu *B. arctica* gehöre. Wenn diese Deutung richtig ist, muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die Art auch in der Norwegischen Rinne vorkommt. Noch aus einem anderen Grunde sollte der Biologe, der sich mit der Fauna der Nordsee beschäftigt, sein Augenmerk auf diese Dörnchenkoralle richten. Sie ist bisher insgesamt erst 7 mal in den arktischen Gewässern angetroffen worden. Aber nur in 2 Fällen ist sie an ihrem Standort gesammelt worden, 4 mal hat man sie in den Mägen von Haifischen gefunden, und in einem Falle ist die Art der Erbeutung nicht angegeben. Bei Magenuntersuchungen von Bodenfischen sollte also auf die Anwesenheit von Skelettresten von *B. arctica* geachtet werden. Dies gilt besonders für die Norwegische Rinne und die NW-Randbezirke der Nordsee.

Parantipathes larix besitzt im nördlichen Teile des Atlantik eine weite Verbreitung. Sie wird aus Westindien (Martinique), dem Mittelmeer und der Biskaja angegeben und kommt, wenn die Bestimmung THOMSONS richtig ist, auch an den Færøer vor. Die „Siboga“-Expedition fand sie in der Sulu-See. Es ist eine eurybathe Art, die selten in weniger als 20 m Tiefe, aber noch in mehr als 1200 m Tiefe gedeiht. Bezüglich ihres Auftretens in den Randgebieten der Nordsee gilt das gleiche wie für *B. arctica*. Im Golf von Neapel soll *P. larix* in leicht bis mäßig verunreinigtem Wasser ihre bevorzugten Standorte haben.

Cirripathes spiralis ist nahezu weltweit verbreitet. Jedenfalls ist sie schon in den verschiedensten Teilen des Atlantik und Indopazifik gefunden worden. Sie wird auch aus Norwegen ohne genauere Bezeichnung des Standortes angegeben.

In der Ostsee kommen keine Antipatharien vor. Wie weit die N- und W-Randgebiete der Nordsee von ihnen besiedelt werden, ist nicht bekannt. Zweifellos nimmt ihre Zahl dort von O nach W zu. So kommen an der W-Küste Irlands 3 verschiedene, allerdings noch nicht genau bestimmte Arten vor.

Bewegung Alle Antipatharien sind sessil. An Stöcken von *Parantipathes larix*, die man im Aquarium kurze Zeit am Leben erhalten hat, konnte man beobachten, wie die Polypen langsam tastende Bewegungen ihrer Tentakel ausführten. Freilich handelte es sich hierbei

um Kolonien, die durch das grelle Tageslicht und wohl auch durch die hohe Wassertemperatur geschädigt waren.

Ernährung Wie bei anderen Korallentieren scheint auch bei den Antipatharien das Flimmerkleid des Ektoderms eine Rolle beim Nahrungserwerb zu spielen. Da die Zilien der Körperwand akropetal, diejenigen des Peristoms zentripetal schlagen, entsteht ein kontinuierlicher Wimperstrom, der durchaus geeignet ist, Nahrungspartikel, die auf irgendeinen Teil der Körperwand fallen, auch ohne Zuhilfenahme der Tentakel in die Mundöffnung zu befördern. Über die Bedingungen, unter denen eine Umkehr des Wimperschläges eintritt, ist nichts bekannt. Auch wissen wir nichts über die Art der Nahrung. Der Vorgang der Nahrungsaufnahme konnte am lebenden Tiere noch niemals beobachtet werden, und in allen Fällen, in denen konservierte Polypen untersucht wurden, erwies sich der Gastralraum als vollkommen leer. Wahrscheinlich wird die aufgenommene Nahrung herausgepreßt, wenn die Tiere sich bei der Fixierung kontrahieren. Übrigens spricht manches dafür, daß die Antipatharien hauptsächlich vegetabilische Nahrung (Phytoplankton) zu sich nehmen. Ob bei den Dörnchenkorallen intrazelluläre Verdauung vorkommt, muß nach den vorliegenden histologischen Untersuchungen bezweifelt werden.

Fortpflanzung Über die Fortpflanzung der Antipatharien ist sehr wenig bekannt. Von *Parantipathes larix* fand man im Golf von Neapel im V. weibliche Stöcke mit unreifen Eiern, im VII. und IX. männliche Kolonien der gleichen Art mit reifen Hoden. In diesem Meeresabschnitt scheint also die Fortpflanzung von *P. larix* in den Hochsommer zu fallen.

Entwicklungsgeschichte Untersuchungen über die Embryologie der Dörnchenkorallen liegen nicht vor. Man nimmt an, daß die Planula, nachdem sie sich festgesetzt hat, zunächst eine Basalplatte abscheidet. Später soll sich die Basis des jungen Polypen einstülpen, wobei gleichzeitig eine kuppelförmige Hornlamelle abgeschieden wird. Indem sich diese Abscheidung von Hornlamellen periodisch wiederholt, soll eine zylindrische Achse entstehen, die aus kuppelförmigen Kammern gebildet wird. Die Struktur der jüngsten Zweige mancher Antipatharien scheint zugunsten dieser Auffassung zu sprechen. Die anfangs hohlen Dornen sollen schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium eine solide Beschaffenheit annehmen.

Das Längenwachstum des Skeletts findet nur an den freien Enden der Zweige statt, während die der Achse aufsitzende Polypenreihe sich außer durch Spitzenwachstum auch dadurch vermehrt, daß zwischen die schon vorhandenen alten Polypen auf dem Wege der Knospung junge Polypen eingeschaltet werden. Die Transversalachse der Knospe fällt immer mit der des Mutterpolypen zusammen. Zuerst werden in der Knospe die lateralen Protomesenterien mit ihren Filamenten und das Schlundrohr angelegt. Dann erfolgt der Durchbruch der Mundöffnung und die Bildung der übrigen 4 Protomesen-

terien, die noch vor den Tentakeln erscheinen. Unter den Tentakeln eilen die Richtungstentakel den übrigen in der Entwicklung voraus.

In neuerer Zeit hat man auf Querschnitten durch Antipathariachsen eine Zonenbildung beobachtet, die sich zur Altersbestimmung verwenden läßt. Der in Fig. 25 wiedergegebene Querschnitt durch die Achse von *Parantipathes larix* dürfte einem 3jährigen Stocke entstammen. Auf Grund von Beobachtungen an tropischen Dörnchenkorallen hat man vermutet, daß die Antipatharienstecke regelmäßig

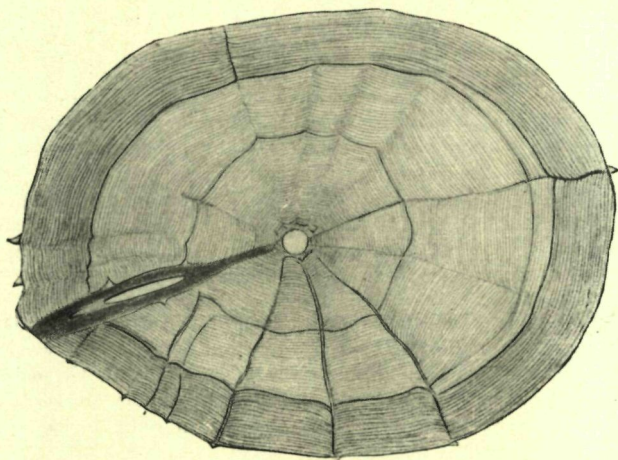


Fig. 25. Querschnitt durch die Achse einer vermutlich dreijährigen Kolonie von *Parantipathes larix*. — Nach J. L. DANTAN (1920).

nach vollzogener Fortpflanzung absterben. Bei ihrer beträchtlichen Größe, zu deren Erlangung sie eine erhebliche Zeit benötigen, müßte man also annehmen, daß sie erst im Alter von mehreren Jahren geschlechtsreif werden. Wahrscheinlich ist diese Auffassung aber mindestens in jener Verallgemeinerung nicht richtig. Hat man doch in Neapel an geschlechtsreifen Stöcken von *Parantipathes larix* niemals irgendwelche Degenerationserscheinungen bemerkt.

Beziehungen zur Umwelt

Als Schutzmittel gegen Tierfraß könnte man wohl außer den Nematosoren (S. III. e 30) der Körperwand und der Tentakel die starke Bedornung des Achsenskeletts deuten. Beide Schutzmittel erweisen sich aber als unwirksam gegenüber Raubfischen, wie die verhältnismäßig häufige Auffindung der unverdaulichen Skelette von *Bathypathes arctica* in den Mägen von Seelachiern (s. S. III. e 34) beweist.

Im Entoderm einiger Dörnchenkorallen treten als intrazelluläre Symbionten einzellige Algen von 7 bis 10 μ Durchmesser auf, die mit den aus anderen Anthozoen beschriebenen Zooxanthellen identisch sein dürften. Daneben finden sich bei gewissen Arten auch im Ekto-

dem Zooxanthellen mit einem Durchmesser von nur $3\ \mu$. *Bathypathes arctica* und *Parantipathes larix* sind stets zooxanthellenfrei. Das gleiche scheint für die aus dem Atlantik stammenden Exemplare von *Cirripathes spiralis* zu gelten. Doch kennt man von dieser Art eine im indomalaiischen Gebiet heimische Varietät (var. *striata* van Pesch), deren Entoderm Zooxanthellen enthält.

Parantipathes larix beherbergt in ihrem Gastralraum sehr häufig holotriche Ziliaten, deren systematische Bestimmung leider noch nicht erfolgt ist. Auch über die Biologie dieser K o m m e n s a l e n ist nichts bekannt.

Als Epizoen von Dörnchenkorallen werden seit langem Hydrozoen, Polychäten, Bryozoen, Mollusken und Zirripedien angegeben.

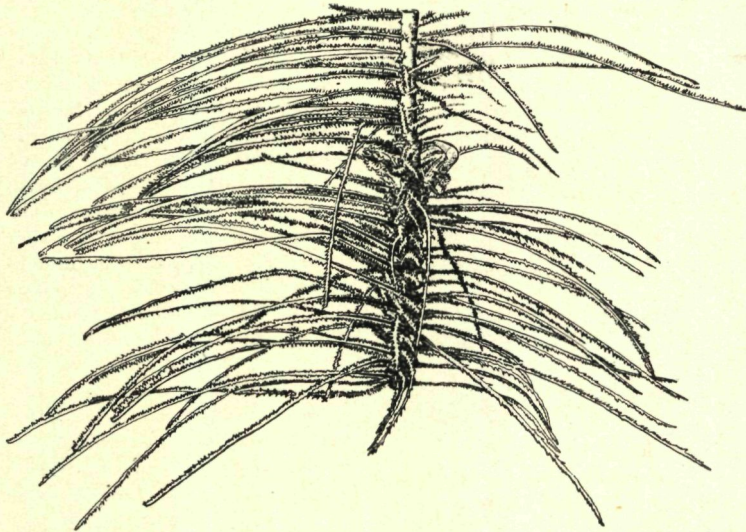


Fig. 26. Teil einer Kolonie von *Parantipathes larix* mit Galle.
Nach J. L. DANTAN (1920).

Diese Epizoen können allmählich von der Hornsubstanz des Achsen-skeletts eingehüllt werden und bilden dann den Kern einer „Galle“. Nach den hauptsächlich in Frage kommenden Erregern kann man Polychätengallen und Zirripediengallen unterscheiden. Im Atlantik bilden häufig die Eier des Katzenhaies (*Scyllium canicula* Cuv.), die an den Achsen von *Parantipathes larix* befestigt werden, die Veranlassung zur Bildung traumatischer Gallen (Fig. 26). Nach dem Ausschlüpfen der Haifischlarven siedeln sich nicht selten auf den erhalten gebliebenen Resten der Eihülle Kolonien von Bryozoen an, die dann zusammen mit jenen von der Hornsubstanz des Antipathariensstockes überzogen werden. Übrigens erweisen sich diese Gallen von *Parantipathes larix* keineswegs etwa als bloße Wucherungen der Skelettsubstanz, sondern

sind stets mit Wachstumsstörungen der Pinnulae und mit Mißbildungen der Polypen (Fig. 27) verbunden.

Unter den Antipatharien kennen wir einige wenige Fälle von Lumineszenz; ob auch die hier behandelten Dörnchenkorallen Leuchtvermögen besitzen, ist nicht bekannt.

Wirtschaftliche Bedeutung

Die im nördlichen Teile des Atlantik heimischen Antipatharien können natürlich wegen ihres spärlichen Auftretens keine praktische Verwendung finden.

Es sei hier aber daran erinnert, daß Dörnchenkorallen an den Bermudas und in Westindien gefischt wurden, wie sie auch im Roten Meer und im Malaisischen Archipel seit alter Zeit einen Gegenstand des Handels bilden. Aus den dunklen an Ebenholz erinnernden Skeletten dieser Anthozoen („Schwarze Korallen“) werden mannigfache Gebrauchsgegenstände und Schmucksachen hergestellt. Die in den letzten Jahren in Deutschland als Rheumatismusmittel empfohlenen Armringe aus polierten Achenskeletten der Gattung *Cirripathes* und anderer Dörnchenkorallen stammen nicht aus dem Atlantik, sondern werden aus Java eingeführt (vergl. hierzu F. PAX & W. ARNDT:

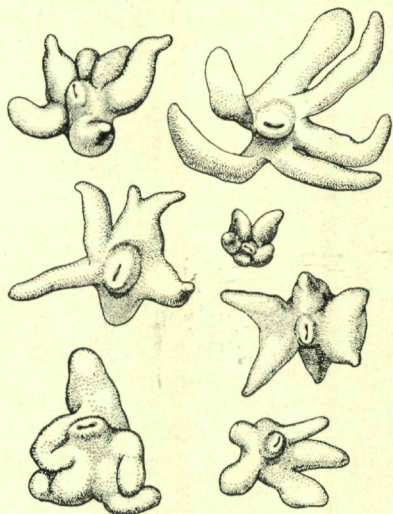


Fig. 27.
Deformierte Polypen aus Gallen von
Parantipathes larix (L.).
Nach J. L. DANTAN (1920).

Rohstoffe des Tierreichs, **1**, p. 75 ff.; 1928).

Literatur

1. Allgemeines.

DANTAN, J. L.: Recherches sur les Antipathaires; in: Archs. d'anat. comp., **17**, 2, p. 137—245, taf. 12—21; 1921.

PAX, F.: Die Antipatharien; in: Zoolog. Jahrb., (Syst.), **41**, p. 419 bis 478, 85 fig., taf. 4—6; 1918.

2. Antipatharien des nördlichen Atlantik.

HICKSON, S. J.: Remarkable Coelenterata from the West Coast of Ireland; in: Nature (London), **73**, p. 5; 1905.

PAX, F.: Die Antipatharien und Madreporarien des arktischen Gebietes; in: Fauna Arctica, **6**, 3, p. 267—280, 8 fig.; 1932.

THOMSON, J. A.: Note on a large Antipatharian from the Faeroes; in: Proc. Phys. Soc. Edinburgh, **17**, p. 188—194, taf. 11; 1907.

3. Ordnung: Zoantharia.

Charakteristik

Die *Zoantharia* oder Krustenanemonen sind solitär lebende oder koloniebildende Hexakorallien von geringer Körpergröße und meist unscheinbarer Färbung; ohne Lokomotionsvermögen; fast immer einer festen Unterlage organischer oder anorganischer Herkunft aufgewachsen, nur selten frei auf dem Meeresgrunde liegend oder im Boden steckend. Der Körper gliedert sich in einen proximalen, durch derbe Beschaffenheit seines Integuments ausgezeichneten Abschnitt (Scapus) und einen distalen, zarthäutigen Teil (Capitulum), der die unverzweigten, randständigen, in zwei alternierenden Kreisen angeordneten Tentakel trägt. Eine Fußscheibe fehlt allen Zoantharien. Die Mesogloea wird von einem komplizierten Kanalsystem durchsetzt. Ein Teil der vertikalen Kanäle in der Mesogloea der Körperwand greift auf die Mesenterien über; auf diese Weise entstehen die für die Krustenanemonen bezeichnenden Mesenterialkanäle. Das Schlundrohr ist mit einer einzigen, ventral gelegenen Schlundrinne ausgestattet; die stets in Paaren auftretenden Mesenterien sind bilateral-symmetrisch angeordnet. Die Mesenterienpaare bestehen aus einem fertilen, mit einem Filament ausgestatteten Eurymesenterium und einem sterilen, des Filaments entbehrenden Stenomesenterium (nur bei der in Nord- und Ostsee nicht heimischen Gattung *Palaeozoanthus* ist auch das Stenomesenterium fertil). Eine Ausnahme machen die beiden Richtungsmesenterienpaare, von denen das dorsale unvollständig, das ventrale vollständig ist, sowie das zweite Mesenterienpaar auf jeder Seite der dorsalen Richtungsmesenterien, das bisweilen (nämlich bei den eurykneminen Zoantharien) aus zwei Eurymesenterien besteht. Der Mesenterienzuwachs erfolgt ausschließlich in den sulkaren Exozölen. Die Muskulatur ist verhältnismäßig schwach entwickelt. Das gilt vor allem für die Retraktoren der Mesenterien, die niemals als Längsmuskelpolster hervortreten; Basilar-muskeln fehlen; der Ringmuskel ist entweder entodermal und diffus oder mesogläal. Zirkumskripte Sphinktere kommen unter den Zoantharien nicht vor. Autogene Skelettbildungen fehlen; dagegen kommt es häufig zur Bildung von Fremdkörperskeletten, deren Entstehung auf der Inkrustation des Scapus mit Hartgebilden organischer (Foraminiferenschalen, Schwammnadeln, Diatomeenschalen) oder anorganischer (Sandkörnchen, Kalkstückchen) Herkunft beruht. Die koloniebildenden Formen zeichnen sich durch den Besitz eines kräftig entwickelten Polsterzönenchyms oder eines zarten Lamellenzönenchyms aus, an dessen Stelle auch bandförmige Stolonen treten können. Geschlechtsverteilung monözisch oder diözisch. Zahlreiche Krustenanemonen sind mit Zooxanthellen vergesellschaftet.

Das Hauptentwicklungsgebiet der Zoantharien liegt in den Tropen und Subtropen. In den Polargebieten kommen nur Vertreter der beiden kosmopolitischen Gattungen *Epizoanthus* und *Isozoanthus* vor. Ihren größten Artenreichtum erreichen die Krustenanemonen im unteren Litoral, doch haben sie in beträchtlicher Zahl auch das Abyssal besiedelt. Im Brackwasser kommen keine Zoantharien vor; sie fehlen daher auch der Ostsee.

Systematik Da gewichtige Gründe dafür sprechen, daß das von CARLGREN (1895) beschriebene hornartige Achsenskelett der Gattung *Gerardia* von einer Gorgonarie stammt und von *Gerardia* lediglich als Unterlage benutzt wird, erscheint es zweckmäßig, *Gerardia* mit der Gattung *Parazoanthus* zu verschmelzen, mit der sie in allen wesentlichen Merkmalen des inneren Baues übereinstimmt. Diese Entscheidung hat zur Folge, daß auch die Gerardiiden mit den Zoanthiden vereinigt werden müssen. Die Ordnung Zoantharia umfaßt daher nur noch die einzige

Familie Zoanthidae.

Bestimmungsschlüssel der Unterfamilien.

- 1) Zoanthiden mit einem entodermalen Sphincter
Unterfamilie *Parazoanthinae*.
- 2) Zoanthiden mit einem mesoglöalen Sphincter
Unterfamilie *Zoanthinae*.

So eindeutig die Abgrenzung der hauptsächlich auf anatomische Merkmale gegründeten Unterfamilien und Gattungen der Zoanthiden ist, so groß sind die Schwierigkeiten, die sich einer Bestimmung der Species entgegenstellen. Die meisten bisher benutzten Merkmale haben sich als außerordentlich variabel und für Zwecke der Klassifikation nur in beschränktem Umfange als brauchbar erwiesen. Von Bedeutung sind in diesem Zusammenhange die Untersuchungen SEIFERTS (1928), der den Nachweis erbracht hat, daß bei den Zoantharien die Nesselkapseln differentialdiagnostisch verwertbar sind. In keinem Falle konnte eine vollständige Übereinstimmung zweier Arten hinsichtlich ihres Kapselbestandes festgestellt werden, wenn sich auch manche Species, besonders jene, die sich verwandtschaftlich nahe stehen, häufig nur in wenigen Punkten unterscheiden.

Bestimmungsschlüssel der Gattungen.

Unterfamilie *Parazoanthinae*.

- 1) Ohne Ringsinus in der Mesogloea der Körperwand
Isozoanthus Carlgr.
- 2) Ringsinus in der Mesogloea der Körperwand vorhanden
Parazoanthus Hadd. & Shackl.

Unterfamilie *Zoanthinae*.

- 1) Körperwand inkrustiert; Sphincter einfach . *Epizoanthus* Gray.
- 2) Körperwand nicht inkrustiert; Sphincter doppelt . *Zoanthus* Lam.

1. Gattung *Isozoanthus* Carlgren.

Parazoanthinen, die solitär leben oder lockere, durch ein dünnes Zönenchym verbundene Kolonien bilden; mit Fremdkörperskelett; Ektoderm stets kontinuierlich entwickelt; ohne Ringsinus in der Mesogloea der Körperwand; Mesenterien euryknemin; getrenntgeschlechtlich.

Die im nördlichen Teile des Atlantik und in den arktischen Gewässern in zahlreichen Arten entwickelte Gattung hat in der Nordsee nur einen Vertreter:

I. danicus Carlgren (Fig. 28). — Zönenchym und Scapus dunkelbraun, Capitulum hellbraun, Mundscheibe von gleicher Farbe, häufig mit weißen Radiärstreifen. Das Zönenchym bildet ein unregelmäßiges Netzwerk dünner Stränge, über die sich in unregelmäßigen Abständen die (in kontrahiertem Zustande) 4 mm hohen Polypen erheben. Das Fremdkörperskelett besteht aus Sandkörnern, Schwammnadeln und diatomeenreichem Detritus. Mesogloea mit außerordentlich spärlichen Zelleinschlüssen, fast homogen; Zahl der Mesenterien 18 bis 22; Gyrokniden des Ektoderms 22 bis 26 μ lang, 7 bis 10 μ breit; diejenigen des Katokraspedons 22 bis 26 μ lang, 7 μ breit; Entoderm zooxanthellenhaltig.

2. Gattung *Parazoanthus* Haddon & Shackleton.

Koloniebildende Parazoanthinen mit dünnem Zönenchym; mit Fremdkörperskelett; Ektoderm stets kontinuierlich entwickelt; *Ring-*

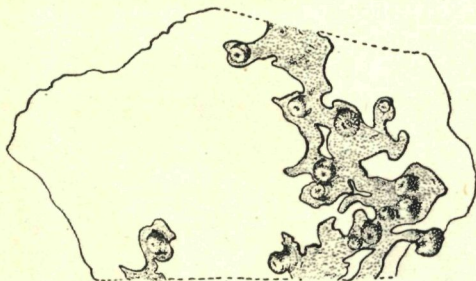


Fig. 28. *Isozoanthus danicus*, Habitusbild. Das Zönenchym bildet ein unregelmäßig begrenztes Netzwerk. — Nach O. CARLGREN (1913).

sinus in der Mesogloea der Körperwand vorhanden; Mesenterien euryknemin; getrenntgeschlechtig.

Die beiden in der Nordsee und ihren Nachbargebieten vorkommenden *Parazoanthus*-Arten lassen sich nur dann mit Sicherheit bestimmen, wenn gut konserviertes Material in ausreichendem Maße zur Verfügung steht.

Bestimmungsschlüssel der Arten.

- a) Capitulum in kontrahiertem Zustande nicht oder nur ganz unbedeutend angeschwollen; Zahl der Mesenterien 36 bis 46. Lebt fast ausschließlich auf Schwämmen; bewohnt die Nordsee im engeren Sinne *P. haddoni* Carlgr.

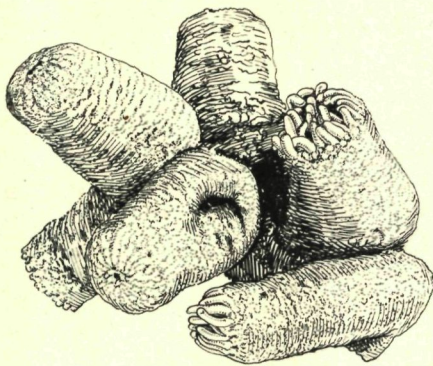


Fig. 29. *Parazoanthus haddoni*; kleine, nur aus wenigen Polypen bestehende Kolonie mit schwach entwickeltem Zönenchym. — Nach F. PAX (1928).

- b) Capitulum in kontrahiertem Zustande deutlich angeschwollen; Zahl der Mesenterien 36 bis 38; an kein bestimmtes Substrat gebunden. Nur im NW-Randbezirk der Nordsee (Shetland-Inseln) *P. anguicomus* (Norm.).

P. haddoni Carlgren (Fig. 29 u. 30). — Farbe des lebenden Tieres nicht bekannt; Körper doppelt so hoch wie breit; Capitulum in kontrahiertem Zustande nicht oder nur ganz unbedeutend angeschwollen, mit 18 bis 21 Radiärfurchen; 36 bis 46 Mesenterien;

Fremdkörperskelett überwiegend aus Sandkörnchen bestehend, daneben einen erheblichen Prozentsatz von Schwammnadeln und einige Foraminiferen aufweisend; Sphincter kräftiger als bei *P. anguicomus*; in den Mesenterialfilamenten Gyrokniden von 36 bis 43 μ und Kraspedokniden von 17 bis 22 μ Länge; keine Zooxanthellen. Ausschließlich auf lebenden Schwämmen vorkommend.

P. anguicomus (Norman). — Farbe des lebenden Tieres fleischfarben; Körper 3- bis 5 mal so hoch wie breit; Capitulum in kontrahiertem Zustande deutlich ange-

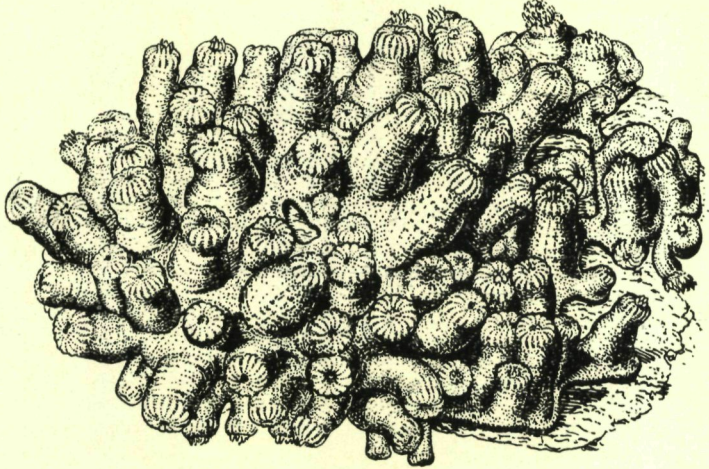


Fig. 30. *Parazoanthus haddoni*; große, aus zahlreichen Polypen bestehende Kolonie mit kräftig entwickeltem Zönenchym. — Nach O. CARLGRÉN (1913).

schwollen, mit 17 bis 19 Radiärfurchen; 36 bis 38 Mesenterien; Fremdkörperskelett überwiegend aus Sandkörnchen bestehend, mit einem erheblichen Prozentsatz von Schwammnadeln und Foraminiferen; Sphincter schwächer als bei *P. haddoni*. In den Mesenterialfilamenten Gyrokniden von 31 μ und Kraspedokniden von 26 bis 29 μ Länge; keine Zooxanthellen. In seinem Vorkommen nicht an lebende Schwämme gebunden.

3. Gattung *Epizoanthus* Gray.

Zoanthen mit einem einfachen Sphincter, eurykneminer Mesenterienstellung und Fremdkörperskelett; diözisch.

Bestimmungsschlüssel der Arten.

- a) Das Zönenchym bildet normalerweise ein Carcinocodium . *E. incrustatus* Düb. & Kor.
 — Das Zönenchym bildet niemals ein Carcinocodium b.
 b) Ektoderm der Körperwand sehr dick und vollgepfropft mit Nematozysten
 E. norvegicus (Kor. & Dan.).
 — Ektoderm der Körperwand sehr dünn und spärlich mit Nematozysten versehen . . . c.
 c) Fremdkörperskelett nur aus Sandkörnchen aufgebaut *E. couchii* Johnst.
 — Fremdkörperskelett nur aus Foraminiferenschalen bestehend
 E. macintoshi Hadd. & Shackl.

E. incrustatus Dübén & Koren (Fig. 31). — Polypen und Zönenchym sandfarben; das Zönenchym bildet Überzüge auf Schneckenschalen, die von Einsiedlerkrebsen bewohnt werden; Polypen nur auf der Dorsalseite des Carcinocodiums entwickelt; Kolonie meist aus 4 bis 10 Einzeltieren bestehend (in seltenen Fällen kann die Zahl der Individuen 30 erreichen); Polypen doppelt so hoch wie breit; 15 bis 22 Capitularfurchen; Körperwand stark inkrustiert; Fremdkörperskelett aus Sandkörnchen aufgebaut; Ektoderm der Körperwand kontinuierlich; Sphincter kurz, aber kräftig; Hyposulcus ebenso lang wie der Ösophagus; 32 bis 42 Mesenterien; Gyrokniden des Ektoderms 22 bis 24 μ lang, 8 bis 10 μ breit; in den Filamenten Gyrokniden von 22 μ Länge und 3 μ Breite und Kraspedokniden von 24 μ Länge und 7 bis 8 μ Breite; zooxanthellenfrei.

Bisweilen kommt *E. incrustatus* in einer frei lebenden Form (var. *barleei* Gray) vor, die kein Carcinocium bildet (Fig. 32). Derartige Kolonien bestehen aus 1 bis 6 Polypen. Das Capitulum ist etwas flacher, der Sphincter etwas länger und kräftiger als bei der typischen Form; zooxanthellenfrei.

E. norvegicus (Koren & Danielssen). — Grundfarbe der Polypen graugelb, Mundöffnung dunkelrosa gesäumt, Peristom mit feinen, weißen Radiärstreifen; das Zönenchym bildet dicke Polster auf allerhand Fremdkörpern; die Zahl der Einzeltiere in einer Kolonie kann 50 übersteigen; Polypen doppelt so hoch wie breit; 16 bis 24 Kapitularfurchen; Inkrustation der Körperwand schwächer als bei anderen Arten der Gattung; Fremdkörperskelett aus Sandkörnchen, Schwammnadeln und Foraminiferen bestehend; Ektoderm der Körperwand diskontinuierlich, sehr dick und vollgepfropft mit Nematozysten; 24 bis 42 Mesenterien; Gyrokniden des Ektoderms der Körperwand 24 bis 29 μ lang, 12 μ breit; in den Filamenten Gyrokniden von 20 μ Länge; Kraspedokniden fehlend?; zooxanthellenfrei.

E. couchii Johnston. — Körperwand der Polypen und des Zönenchyms sandfarben bis gelbbraun, Mundscheibe rötlich-grau oder lederfarben, durchscheinend, Lippen weiß mit blassen Radiärstreifen, Tentakel nahezu farblos oder lederfarben, durchscheinend, mit weißer Spitze; Zönenchym dünn, bandförmige oder lamellenartige Überzüge auf Steinen oder Molluskenschalen bildend; Kolonie aus weniger als 10 Einzeltieren bestehend; Polypen etwa viermal so hoch wie breit; etwa 14 Kapitularfurchen; Fremdkörperskelett aus Sandkörnchen bestehend; Ektoderm der Körperwand kontinuierlich, aber sehr dünn und nur spärlich mit Nematozysten versehen; Zahl der Mesenterien?; zooxanthellenfrei.

E. macintoshii Haddon & Shackleton. — Polypen und Zönenchym grauweiß; Zönenchym dünn, bandförmig; Kolonie aus weniger als 10 Einzeltieren bestehend; Polypen

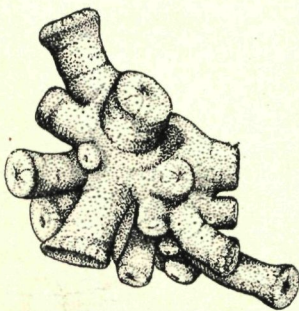


Fig. 31.
Epizoanthus incrustatus;
eine Carcinocium-bildende Krustenanemone der Nordsee.
Nach O. CARLIGREN (1913).

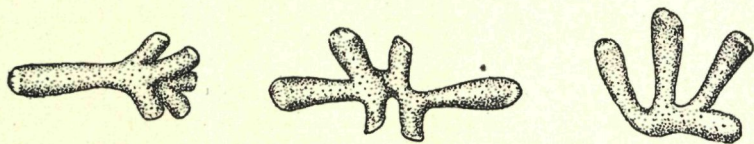


Fig. 32. Freilebende Formen von *Epizoanthus incrustatus*, die nicht auf dem Untergrunde festgewachsen sind (var. *barleei*).
Nach A. C. HADDON & A. M. SHACKLETON (1891).

ebenso hoch oder wenig höher als breit; 18 Kapitularfurchen; Fremdkörperskelett ausschließlich aus Foraminiferen bestehend; Ektoderm der Körperwand kontinuierlich, dünn und spärlich mit Nematozysten versehen; Zahl der Mesenterien?; zooxanthellenfrei.

Gattung *Zoanthus* Lamarck.

Zoanthinen mit einem doppelten, mesoglöalen Sphincter und stenokneminer Mesenterienstellung, ohne Fremdkörperskelett; monözisch oder diözisch.

Die sonst nur aus den Tropen und Subtropen bekannte Gattung ist in unserem Gebiet durch eine morphologisch und biologisch durchaus ungenügend bekannte Art vertreten. Mit großer Wahrscheinlichkeit darf angenommen werden, daß es sich um eine sehr schwach inkrustierte Species einer anderen Zoanthidengattung handelt. Sie wird hier nur der Vollständigkeit halber angeführt:

Zoanthus (?) *alderi* Gosse. — Farbe milchweiß, durchscheinend; Zönenchym dünn, ein unregelmäßiges Netzwerk bildend; Kolonie aus etwa einem Dutzend Einzeltieren bestehend; Polypen 4mal so hoch wie breit; Capitulum angeschwollen; etwa 20 Kapitularfurchen; Körperwand angeblich nicht inkrustiert; Anatomie unbekannt.

Technik Zur sicheren Unterscheidung der Arten ist die Anfertigung von Mikrotomschnitten erforderlich. Die Krustenanemonen, die ein Fremdkörperskelett besitzen (*Isozoanthus*, *Parazoanthus*, *Epizoanthus*).

müssen vor der Einbettung in Paraffin entkieselt und entkalkt werden. Als Entkieselungsflüssigkeit empfiehlt SEIFERT (1928) ein Gemisch von etwa 4 Teilen 85%igen Alkohols und einem Teil käuflicher Flußsäure. Die Objekte bleiben darin, je nach ihrer Größe und dem Grade ihrer Inkrustierung, 1 bis 4 Tage. Nachdem sie 2 bis 3 Stunden in fließendem Leitungswasser ausgewaschen worden sind, kommen sie in die Entkalkungsflüssigkeit (Salpetersäure nach ROMEIS), die häufig erneuert werden muß. „Nach 3 bis 4 Tagen ist das Ergebnis meist schon zufriedenstellend. Oft ist es von Vorteil, die Objekte nur nach kurzem Auswaschen in Wasser wieder in die Flußsäure zurückzubringen und dort 1 bis 2 Tage zu belassen. Dann kommen sie nach entsprechendem Auswaschen wieder in die Entkalkungsflüssigkeit zurück, wo sie

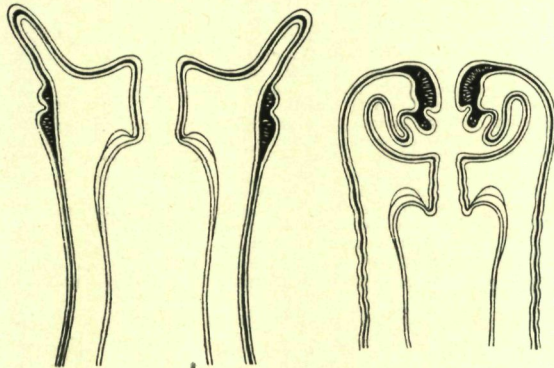


Fig. 33. Schematischer Längsschnitt durch einen Polypen der Gattung *Zoonthus* in ausgestrecktem und in kontrahiertem Zustande. — Nach R. SEIFERT (1928).

nach 2 Tagen weich und geschmeidig und nahezu völlig frei von Inkrustationen sind. Dann erst werden sie 2 bis 3 Stunden ausgewaschen. Zur Entfernung der beim Entkalkungsprozeß entstandenen Kohlensäure, die als feine Bläschen alle Hohlräume des Polypen erfüllt, erscheint es angebracht, die Objekte zum Schluß in Wasser zu geben, das einige Tropfen Ammoniak enthält“ (SEIFERT). *Die Vorbehandlung bis zur Einbettung nimmt meist 10 bis 15 Tage in Anspruch.* Sollen keine Übersichtsbilder gewonnen, sondern lediglich einzelne nicht inkrustierte Körperteile, wie das Schlundrohr oder die Tentakel, histologisch untersucht werden, so kann man diese Organe vorsichtig herauspräparieren und ohne vorherige Entkieselung und Entkalkung schneiden.

Unter konserviertem Material findet man (im Gegensatz zu den Erfahrungen bei Antipatharien und Ceriantharien) nur in den seltensten Fällen ausgestreckte Tiere. Meist kommt es infolge der Kontraktion des Sphincters zu einer beträchtlichen Verlagerung einzelner Körperteile in der distalen Region des Polypen (Fig. 33). Der Randwulst, der den Sphincter trägt, zieht sich über den Tentakeln zusammen. Diese verkürzen sich stark, erfahren dabei aber gleichzeitig insofern eine

Lageveränderung, als sie ihre Spitze nunmehr dem aboralen Körperpol und ihre periphere Seite dem Zentrum zuwenden. Mit Recht macht SEIFERT darauf aufmerksam, daß dies für die Beurteilung eines Querschnittes durch die Tentakelregion von erheblicher Bedeutung ist. Dadurch, daß das Schlundrohr infolge der Kontraktion des Polypen in der Längsrichtung etwas tiefer in den Gastralraum einsinkt, kommt es schließlich auch zu einer Verlagerung der Ansatzstelle der Mesenterialfilamente.

Eidonomie Die in der Nordsee heimischen Zoantharien zeichnen sich durch geringe Körpergröße aus. Die zylindrischen Polypen erreichen eine Höhe von $\frac{1}{2}$ bis reichlich 2 cm, bleiben also weit zurück hinter dem längsten bisher bekannt gewordenen Zoanthiden, dem solitär lebenden *Isozoanthus gigantus* Carlgren der Agulhas-Bank, der fast 20 cm lang wird. Lockere, nur aus wenigen Individuen bestehende Kolonien sind unter den Krustenanemonen der Nordsee vorherrschend. Verbände, die mehr als 50 Einzeltiere umfassen, bilden eine Ausnahme (vergl. hierzu S. III. e 43). Im Vergleich zu anderen Zoanthiden erscheinen diese Individuenzahlen der in der Nordsee vorkommenden Arten als außerordentlich klein. So bildet der von H. TISCHBIEREK beschriebene *Epizoanthus cnidosus* Tischb. der japanischen Gewässer Stöcke, die schätzungsweise aus 3500 Einzeltieren bestehen.

Im allgemeinen bildet ein dünnes, lamellöses oder strangförmiges Zönenchym den gemeinsamen Sockel, auf dem sich bei unseren einheimischen Arten die Einzeltiere erheben. Ein polsterförmiges Zönenchym, wie es für viele tropische Zoantharien charakteristisch ist, findet sich nur bei *Epizoanthus norvegicus*. Wenn wir von der S. III. e 43 bereits erwähnten var. *barleei* des *E. incrustatus* absehen, bei der das Zönenchym reduziert ist und die kleine, frei auf dem Meeresgrunde liegende Kolonien bildet (Fig. 32), sind alle Krustenanemonen der Nordsee auf dem Boden festgewachsen.

Der Polypenkörper gliedert sich in einen proximal gelegenen, durch derbe Beschaffenheit seines Integuments ausgezeichneten Abschnitt, den Scapus, und einen distalen, zarthäutigen Teil, das Capitulum, das die Tentakelkrone trägt. Eine Fußscheibe ist niemals entwickelt. In konserviertem Zustande zeigen unsere einheimischen Zoanthiden eine graue, gelbliche oder bräunliche Färbung; doch scheinen sie auch im Leben, wenn wir nach den spärlichen bisher vorliegenden Beobachtungen urteilen dürfen, wenig auffällige Farben zu besitzen. Nur selten gelingt es einmal, die Tiere in entfaltetem Zustande zu beobachten. Die durch das Schleppnetz erbeuteten Zoantharien sind fast stets stark kontrahiert (vgl. S. III. e 44). Das Capitulum erscheint in diesem Zustande \pm angeschwollen und trägt eine wechselnde Zahl radiärer Furchen (Kapitularfurchen). Die Furchen zwischen den Furchen setzen sich oft als zipfelförmige Auswüchse über den distalen Rand des Capitulum fort. Derartige Bildungen, die HOLDSWORTH (1858) schon von *Epizoanthus couchii* beschrieben hat, bezeichnet man nach dem Vorschlage FAUROT'S als Brakteen. Bei der Kontraktion des Polypen legen sich

die Brakteen in ihrer Gesamtheit deckelartig über die Mundöffnung, so daß man ihnen wohl die Funktion von Schutzorganen zuschreiben darf.

Sehr bezeichnend für die Arten der Gattungen *Isozoanthus*, *Parazoanthus* und *Epizoanthus* ist der Besitz eines Fremdkörper skeletts, zu dessen Aufbau Sandkörnchen, Foraminiferen, Schwammnadeln und Diatomeen verwendet werden. Entweder besteht die Inkrustation des Polypenkörpers und des Zönenchymus aus einem Gemisch dieser Substanzen, oder das Fremdkörperskelett zeigt eine ganz homogene Struktur. Die auffällige Konstanz in der Zusammensetzung dieser Bildungen hängt offenbar mit der Vorliebe der einzelnen Arten für bestimmte Standorte zusammen.

Anatomie

Das Integument der Zoantharien knüpft insofern an niedrigere Entwicklungszustände an, als es nirgends zu selbständigen Organbildungen kommt. Drüsenapparate und Nesselorgane, die der Körperwand gewisser Korallentiere so häufig ein absonderliches Aussehen verleihen, begegnen uns unter den Krustenanemonen nicht. Noch in anderer Beziehung weist die Körperwand strukturelle Besonderheiten auf. Ihr Ektoderm bildet in vielen Fällen keine zusammenhängende Decke, sondern ist diskontinuierlich entwickelt, indem es durch Gewebsbrücken, die von der Mesogloea zur Cuticula ziehen, in eine Anzahl Platten oder inselförmige Flecke zerlegt wird.

Die Mesogloea der Zoantharien erinnert durch ihren Reichtum an zelligen Einschlüssen und die Ausbildung eines überwiegend ektodermalen Kanalsystems unverkennbar an die mittlere Körperschicht der Alcyonaria. Bei manchen Formen zeigen die Kanäle einen unregelmäßigen Verlauf; bei anderen kommt es zur Sonderung in einen dem Entoderm sich anschmiegenden Ringsinus und eine Anzahl vom Ektoderm ausstrahlender Radiärkanäle. Ein Teil der vertikalen Kanäle greift auf die Mesenterien über und tritt uns hier in Form der sogenannten Mesenterialkanäle entgegen.

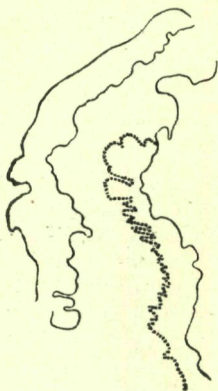


Fig. 34.
Querschnitt durch den entodermalen, diffusen Sphincter von *Parazoanthus haddoni*.
Nach O. CARLGRÉN (1913).

Die Muskulatur der Krustenanemonen ist im Vergleich zu derjenigen der Actiniaria und Ceriantharia schwach entwickelt. Basilar-muskeln fehlen vollständig, die Parietobasilar-muskeln sind rudimentär, und die Retraktoren der Mesenterien sind, wenn sie nicht gleichfalls der Rückbildung anheimfallen, diffus. Der Sphincter der Körperwand ist dagegen gut ausgebildet. Die Unterfamilie *Parazoanthinae* hat einen diffusen, entodermalen Ringmuskel (Fig. 34), während bei den Zoanthinen der Sphincter in die Mesogloea eingebettet ist (vergl. hierzu S. III. e 43).

Über das Nervensystem der Zoantharien ist sehr wenig bekannt. Es ist diffus entwickelt, und besonders im Ektoderm der Mund-

scheibe lassen sich verhältnismäßig leicht Nervenfibrillen und Ganglienzellen einwandfrei nachweisen.

Die *Tentakel* nehmen nur den Rand der Mundscheibe ein. Sie sind sämtlich von gleicher Länge (isakmäisch), stets unverzweigt und ausnahmslos in zwei alternierenden Kreisen angeordnet. In der Mitte des ebenen oder konkaven Peristoms liegt, häufig auf einer konischen Erhebung, die spaltförmige *Mundöffnung*.

Das *Schlundrohr* ist plattgedrückt und mit einer einzigen, ventral gelegenen Siphonoglyphe ausgestattet. Der *Hyposulcus*, dessen relative Länge bisweilen als systematisches Merkmal verwendet wird, leitet sich, wie bei den Ceriantharia, von den Flimmerstreifen des Anokraspedons ab.

Die Zahl der *Mesenterien* ist nicht beträchtlich. Bei den in der Nordsee heimischen Arten schwankt ihre Zahl zwischen 18 und 46.

Bezüglich des anatomischen Baues der Mesenterien sei auf S. III. e 39 verwiesen. Statt der im Schrifttum meist angewandten Ausdrücke Makro- und Mikromesenterien habe ich dort die Bezeichnungen Eurymesenterium und Stenomesenterium eingeführt, weil in der Morphologie der Ceriantharia unter Macro- und Micromesenterium etwas ganz anderes verstanden wird als bei den Zoantharien. Die Gattungen *Isozoanthus*, *Parazoanthus* und *Epizoanthus* sind euryknemin, d. h. jederseits ist das 5. Mesenterium, von der dorsalen Seite aus gerechnet, vollständig (Fig. 35). Bei den stenoknemin Formen, zu denen die Gattung

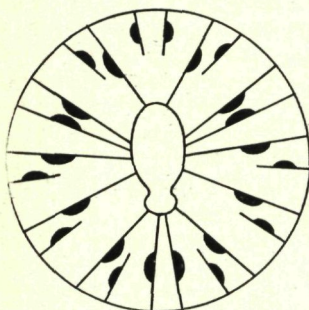


Fig. 35.
Schematischer Querschnitt durch eine Krustenanemone mit eurykneminer Mesenterienstellung.
Nach F. Pax (1928).

Zoanthus gehört, ist das 5. Mesenterium unvollständig.

Die *Mesenterialfilamente* gliedern sich wie bei den Seeanemonen in ein oral gelegenes Anokraspedon und ein aboral gelegenes Katokraspedon. Das Anokraspedon besteht aus einem Mittelstreifen, der die Fortsetzung der Schlundrohrfiste bildet, zwei intermediären und zwei Flimmerstreifen. Dem Katokraspedon fehlen die intermediären und die Flimmerstreifen. Der Mittelstreifen des Anokraspedons geht ohne scharfe Grenze in denjenigen des Katokraspedons über. Alle Teile des Zoantharienflements mit Ausnahme der intermediären Streifen des Anokraspedons, welche entodermaler Herkunft sind, entstammen dem Ektoderm.

Die *Nesselkapseln* der Krustenanemonen lassen sich nach SEIFERT (1928) auf 3 Grundtypen zurückführen:

1) *Gyrokneiden*, die den am weitesten verbreiteten und wandlungsfähigsten Typus darstellen. In einfachster Gestalt erscheinen sie als Ellipsoide mit abgestumpften Enden. Ihr Kapselinhalt ist mit Methylenblau nicht färbbar, der in unregelmäßigen Windungen auf-

gerollte Spiralfaden stets deutlich erkennbar („Nesselkapseln mit geschlängeltem Faden“ CARLGRENS). Bei einigen Zoanthiden lassen die Gyrokniden im Zentrum eine feine, oft nur schattenhafte Struktur erkennen, die auf das Vorhandensein eines feinen, stabförmigen Achsenkörpers schließen läßt. Eine höhere Entwicklungsstufe zeigen die Gyrokniden der (in der Nordsee nicht vertretenen) Gattung *Palythoa*. Sie färben sich ebenso intensiv mit Säurefuchsin wie mit Methylenblau; der Nesselkapsel ist in gleicher Weise aufgewunden wie bei den normalen Gyrokniden, der Achsenkörper kräftiger entwickelt. Da diese Gyrokniden sich durch eine beträchtliche Größe auszeichnen, nennt sie SEIFERT Makrokniden. Bei dem schon oben erwähnten *Epizoanthus cnidosus* der japanischen Gewässer erreichen die Makrokniden eine Länge von mehr als 50 μ . Der Polyp ist in ausgestrecktem Zustande etwa 3 mm lang, d. h. die Länge der Makrokniden beträgt hier den 60. Teil der Körperlänge.

2) Die Spirokniden zeigen bei allen untersuchten Arten eine übereinstimmende Struktur. Es handelt sich um Nesselkapseln, deren Faden in einer regelmäßigen Spirale liegt. Das Kapselsekret bleibt stets ungefärbt oder nimmt bei Anwendung von Säurefuchsin höchstens eine schwachrosa Tönung an. Dagegen färbt sich der Nesselkapsel mit Säurefuchsin leuchtend rot. Mitunter färben sich die Kapseln auch ganz leicht mit Methylenblau, doch ist dies kein typisches Verhalten.

3) Die Kraspedokniden zeigen keine ganz einheitliche Gestalt. Im allgemeinen sind sie schmal und langgestreckt, oft stabförmig, doch finden sich gelegentlich auch kleinere, gedrungene Formen. Im Innern ist stets ein deutlicher Achsenkörper erkennbar, während der Spiralfaden meist äußerst zart und dünn bleibt. Das Kapselsekret ist nicht färbbar; ebenso läßt der Faden keine distinkte Färbung erkennen. Dieser geringen Färbbarkeit ist es zuzuschreiben, daß die Kapseln im Gewebe leicht übersehen werden.

Die Gyrokniden der Zoantharia ähneln im hohem Grade den großen Nesselkapseln der Ceriantharia (S. III. e 12); ihre von SEIFERT als Makrokniden bezeichnete Modifikation erinnert an die dickwandigen Nesselkapseln der Aktinarien. Die Spirokniden sind homolog den dünnwandigen, fuchsinophilen Kapseln der Aktinarien (Klebkapseln WILLS; Spirozysten CARLGRENS). Die Homologie der Kraspedokniden ist noch nicht völlig geklärt.

Gyrokniden können in allen Geweben der Zoantharien vorkommen, mit Ausnahme des Entoderms der Körperwand und der Mundscheibe. Im allgemeinen sind sie die typischen Kapseln des Ektoderms der Körperwand. Dort liegen sie zerstreut im Gewebe, nach dem Capitulum zu meist etwas stärker gehäuft, bisweilen sogar in kleinen Gruppen zusammen. Nicht selten findet man in der Körperflüssigkeit der Zoantharien frei flottierende Gyrokniden. Sie treten nach SEIFERT sowohl im Kanalsystem der Mesogloea, im Lumen der Tentakel als auch in den Intermesenterialräumen auf. — Spirokniden sind auf das Ektoderm der Tentakel und der Mundscheibe beschränkt; dort liegen sie meist dichtgedrängt nebeneinander unmittelbar unter der Oberfläche, mit ihrer Längsachse senkrecht zu dieser. — Die Kraspedokniden gehören den Mesenterialfilamenten, insbesondere dem Katokraspedon, an; bisweilen finden sie sich auch im Schlundrohr.

Die Gonaden treten auf allen Makromesenterien, bei der in der Nordsee nicht heimischen Gattung *Palaeozoanthus* auch auf den Mikromesenterien, auf. Was die Verteilung der Gonaden anlangt, so sind die Gattungen *Isozoanthus*, *Parazoanthus* und *Epizoanthus* getrenntgeschlechtig, während z. B. *Zoanthus* neben diözischen Arten auch zahlreiche Zwitter enthält.

Vorkommen und Verbreitung

1. Örtlichkeit des Vorkommens. — Die Zoantharien leben in der Nordsee unterhalb der Gezeitenzone. Brackwasser vertragen sie nicht; daher fehlen sie an den Mündungen der großen Ströme (Themse, Schelde, Maas, Rhein, Weser, Elbe) und in Meeresteilen mit niedrigem Salzgehalt (Zuiderzee, Kattegat, Sund, Großer und Kleiner Belt, Ostsee). In keinem Teile der Nord-

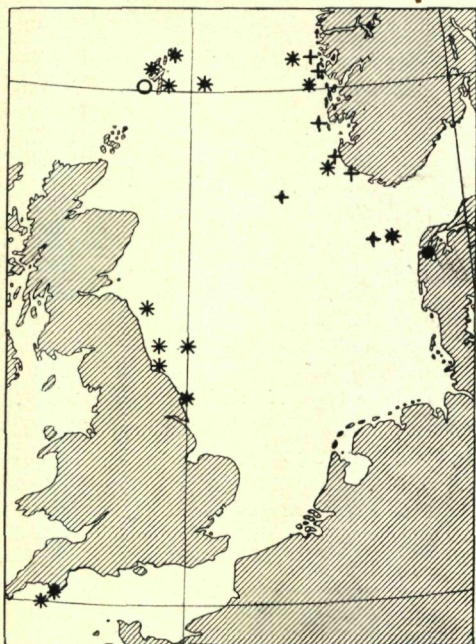


Fig. 36. Verbreitung einiger Krustenanemonen in der Nordsee: * *Epizoanthus incrustatus*, + *Parazoanthus haddoni*, ● *Isozoanthus danicus*, ○ *Parazoanthus anguicomus*. — Original.

see treten die Krustenanemonen in beträchtlicher Zahl auf; meist bringt das Schleppnetz nur eine oder wenige Kolonien an die Oberfläche. Die größte Dichte ihres Vorkommens dürften sie sowohl hinsichtlich der Individuen- wie der Artenzahl im Gebiet der Shetland-Inseln erreichen.

2. Horizontale Verbreitung. — Über die horizontale Verbreitung der Zoantharien in der Nordsee sind wir noch mangelhaft unterrichtet. *Epizoanthus incrustatus*, eine im nördlichen Atlantik von der O-Küste der Vereinigten Staaten bis zur W-Küste Europas verbreitete Art, bewohnt in unserem Gebiete (Fig. 36) die Shetlands (Saint Magnus Bay, Balta, Lerwick, Bressay Sound), die Norwegische Rinne von Bergen bis Jæderen, sowie die N-Abdachung der Jütland-Bank; an der O-Küste Englands kennt man sie von Northumberland, Shields und

Scarborough. Auch an der S-Küste Englands (Plymouth Sound, Eddy-stone) kommt sie vor. *Parazoanthus haddoni* scheint in seiner Verbreitung im wesentlichen auf die Nordsee beschränkt zu sein. Hier kommt er im nördlichen Teile der Jütland-Bank, an der N-Spitze der Großen Fischerbank und in der Norwegischen Rinne (Ekersund, Jaederens Riff, Haugesund, Bergen) vor. *Isozoanthus danicus* muß nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse als endemische Art des Limfjords bezeichnet werden.

Über die Verbreitung der übrigen Species in der Nordsee lassen sich zur Zeit noch keine genauen Angaben machen. Dies gilt besonders für *Parazoanthus anguicomus*, der im nördlichen Atlantik eine Anzahl Standorte besitzt. Außer von der W- und S-Küste Irlands ist sie von den Shetlands bekannt. Gleichfalls an diesen Inseln kommt *Epizoanthus couchii* vor, der auch von Northumberland angegeben wird, in neuerer Zeit dort aber nicht mehr gefunden worden ist. Er ist sonst noch an der S-Küste Englands (Devon, Cornwall), SW von Irland, an den Kanal-Inseln und an der W-Küste Frankreichs (Arcachon) verbreitet. Wohl nicht mehr zur Nordseefauna im engeren Sinne gehört *Epizoanthus norvegicus*, dessen Wohngebiet an der norwegischen Küste sich S-wärts etwa bis Bergen erstreckt. Da es aber nicht ausgeschlossen erscheint, daß diese Art in den Randbezirken der Nordsee gefunden wird, wurde sie in den Bestimmungsschlüssel (S. III. e 42) aufgenommen. Der problematische „*Zoanthus*“ *alderi* wird von GOSSE (1860) für Northumberland angegeben.

3. Vertikale Verbreitung. — Die Krustenanemonen sind in unseren Breiten im allgemeinen Bewohner der tieferen Wasserschichten. *Epizoanthus incrustatus* bewohnt in der Nordsee Tiefen von mehr als 50 m und reicht in der Norwegischen Rinne bis 280 m hinab. Die bisher bekannten Standorte von *Parazoanthus haddoni* liegen in Tiefen von 50 bis 400 m, die Hauptverbreitung der Art zwischen den Isobathen von 200 und 300 m. Der auf den Limfjord beschränkte *Isozoanthus danicus* kommt in weniger als 20 m Tiefe vor.

4. Wohnorte. — Feste Gegenstände auf Sand- und Schlammgrund bilden die Unterlage, auf der sich die Zoantharien unserer Meere ansiedeln. Insbesondere erweisen sich Schwämme, Molluskenschalen, Hydroiden, Aszidien und Hornkorallen, aber auch Wurmröhren und Steine als bevorzugte Standorte.

Bewegung Tastende Bewegungen der Tentakel und Kontraktionen des Körpers in der Längsrichtung sind die einzigen Bewegungen, die der Beschauer an lebenden Krustenanemonen wahrnimmt. Da die meisten Zoantharien auf dem Boden festgewachsen sind, fehlt ihnen die Fähigkeit der freien Ortsbewegung. Wie schon oben erwähnt wurde, tritt *Epizoanthus incrustatus* in zwei in ihrem ökologischen Verhalten stark abweichenden Formen auf. Die eine Form (Fig. 31) siedelt sich auf Schneckenhäusern an, die von Einsiedlerkrebsen bewohnt werden, und wird dadurch, obwohl selbst sessil, der Vorteile der vagilen Lebensweise teilhaftig. Die zweite Form bildet winzige, anfänglich nur aus zwei

Individuen bestehende Kolonien, die nicht auf der Unterlage festgewachsen sind, sondern frei auf dem Grunde des Meeres liegen (Fig. 32). Eine nennenswerte Ortsbewegung kommt dieser freilebenden Form nicht zu.

Ernährung

Über die Ernährung der Zoantharien ist nichts bekannt. Es wäre eine dankbare Aufgabe, diese Lücke unseres Wissens zunächst einmal durch Beobachtungen lebender Tiere im Aquarium, sodann aber auch durch experimentelle Beeinflussung ihres Stoffwechsels auszufüllen.

Fortpflanzung

Alle Arten der Gattungen *Epizoanthus*, *Parazoanthus* und *Isozoanthus* sind, wie bereits S. III. e 48 erwähnt, getrenntgeschlechtlich. Die reifen Geschlechtsprodukte werden in die Gastrovaskularhöhle entleert, die Befruchtung der Eier erfolgt im mütterlichen Körper. Die Brutpflege dürfte sich bis zu einem Stadium mit 12 Protomesenterien, vielleicht auch bis zur Anlage der ersten Metamesenterien erstrecken, doch muß betont werden, daß über die Fortpflanzungsbiologie der in der Nordsee heimischen Arten bisher keinerlei Beobachtungen vorliegen.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung bildet bei den Krustenanemonen die Grundlage der Koloniebildung. Wie bei den Alcyonaria gehen auch hier die neuen Polypen vielfach nicht direkt aus den älteren, bereits vorhandenen hervor, sondern entstehen als Knospen an strangförmigen Ausläufern, welche die Basis der Primärpolypen entsendet. Bei *Epizoanthus incrustatus* scheint die Koloniebildung häufig so zu verlaufen, daß der Primärpolyp sich an der Spitze einer Schnecken- oder Muschelschale befindet, die selbst allseitig vom Zönenchym überzogen wird. Der zweite Polyp entsteht nahe der Mündung der Schnecken- oder Muschelschale, der dritte zwischen den beiden zuerst gebildeten. Dann entwickelt sich eine marginale Polypenreihe, und schließlich schaltet sich zwischen die beiden ersten Polypenreihen eine dritte Reihe ein. Die wechselnde Beschaffenheit der Unterlage bedingt freilich mannigfache Abweichungen von dieser Regel. In jedem Falle lassen die Polypen einer erwachsenen Kolonie niemals mehr eine solche lineare Anordnung erkennen. Neben diesen zur Koloniebildung führenden Knospungserscheinungen kommt auch eine am oralen Pol beginnende Längsteilung vor. HADDON & SHACKLETON haben diesen Vorgang bei *Epizoanthus incrustatus* beobachtet, CARLGREN hat Längsteilung von *Epizoanthus norvegicus* beschrieben. Ein und derselbe Polyp kann sich nach HADDON & SHACKLETON wiederholt teilen.

Entwicklungsgeschichte

Unsere Kenntnisse von der Entwicklungsgeschichte der Krustenanemonen sind außerordentlich dürftig. Im Hochseep plankton der Tropen treten zahlreiche Zoantharienlarven auf, die mit einem ringförmig um den ganzen Körper verlaufenden oder nur auf der Ventralseite entwickelten Geißelband und mit 12 stenoknemin gestellten Mesenterien ausgerüstet sind (SEMPERsche Larven). Die euryknemin Zoantharien der Nordsee durchlaufen kein pelagisches Stadium. Ihre Entwicklung vollzieht sich im mütterlichen Körper, und

daher sind diese Larven nicht bewimpert, sondern mit einer glatten Cuticula bedeckt. Sowohl bei den pelagisch lebenden SEMPERschen Larven wie bei den Arten mit Brutpflege treten zuerst 12 Protomesenterien auf. Die Metamesenterien entwickeln sich ausschließlich in den sul-karen Exozölen zu beiden Seiten des ventralen Richtungsmesenterien-paares.

Beziehungen zur Umwelt

Auch über die Beziehungen der Krusten-anemonen zu anderen Lebewesen ist nicht viel bekannt. *Epizoanthus*

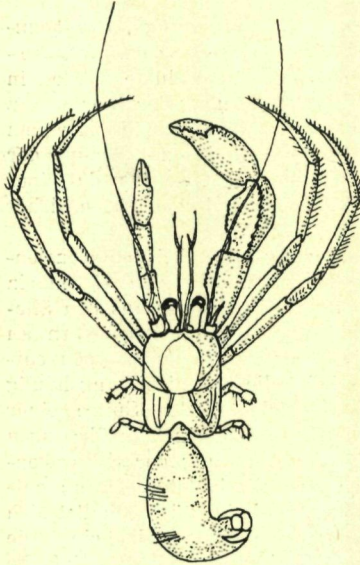


Fig. 37. *Anapagurus laevis*, ein Einsiedlerkreb, mit dem in der Nordsee *Epizoanthus incrustatus* vergesellschaftet lebt. Die Krustenanemone löst das Schneckengehäuse, in dem der Krebs seinen Hinterleib birgt, auf und ersetzt es durch ihr Zönenchym. Auf diese Weise erhält der Krebs ein neues Wohnhaus (Carcinocidium).

Nach H. BALSS (1926).

incrustedatus lebt in unserem Gebiete hauptsächlich mit *Anapagurus laevis* (Th.) (Fig. 37), aber auch mit *Eupagurus bernhardus* (L.), *E. pubescens* (Kröy.) und *E. variabilis* Milne-Edw. & Haime in Symbiose. In anderen Teilen seines Verbreitungsgebietes findet man ihn mit *Eupagurus excavatus* (Herbst), *E. kröyeri* (St.), *E. politus* (Smith), *Catapagurus sharreri* (A. M. - E.) und *Parapagurus pictus* (Smith) vergesellschaftet. Das Zönenchym dieser Zoanthide umwächst die Schnecken- schale, in welcher der Einsiedlerkreb lebt, und löst sie allmählich in bisher noch nicht bekannter Weise teilweise oder vollständig auf, so daß der Krebs sich schließlich in einem Zönenchym- gehäuse (Carcinocidium) befindet.

BLOHMS Angabe (Decapoden der Nord- und Ostsee; Inaug.-Diss. Kiel 1913, p. 27), daß *Anapagurus laevis* in der Nordsee mit Zoanthiden der Gattung *Palythoa* vergesellschaftet auf- trete, beruht auf einem Irrtum.

Wie manche tropischen und sub- tropischen Zoanthiden in ihrem Vorkommen an Wurmröhren oder an Kieselschwämme gebunden sind,

so kommt der *Parazoanthus haddoni* der Nordsee so gut wie ausnahms- los auf lebenden Schwämmen vor. Nur ein einziges Mal ist eine Kolonie auf einer Aszidie gefunden worden. Um welche Schwammarten es sich hierbei handelt, bedarf noch der Feststellung¹⁾. *Epizoanthus nor- wegicus* scheint an der norwegischen Küste eine gewisse Vorliebe für

¹⁾ BOWERBANK bildet in seiner Monographie der britischen Schwämme (3, 1874, Taf. 81, fig. 1) eine *Thenea muricata* ab, die mit 4 Zoanthiden besetzt ist. Wahrscheinlich handelt es sich um *Parazoanthus haddoni*. Wie mir Herr Prof. W. ARNDT (Berlin) mitteilt, ist *Thenea muricata* sonst von diesen Epöken frei.

die Hornkorallen *Primnoa resedaeformis* (Gunn.) und *Paragorgia arborea* (L.) zu bekunden.

Während in der Flachsee der Tropen zahlreiche Zoantharien mit Zooxanthellen besetzt sind, ist dies in unseren Meeren im allgemeinen nicht der Fall. Unter den Krustenanemonen der Nordsee ist nur *Isozoanthus danicus* mit Algen infiziert. Alle übrigen Arten sind algenfrei.

Über die natürlichen Feinde der Zoantharien wissen wir fast nichts. In den Mesenterien von *Epizoanthus macintoshi* lebt ein parasitischer Krebs, dessen systematische Stellung bisher noch nicht ermittelt werden konnte.

Literatur

1. Schriften allgemeinen Inhalts.

- CARLGRÉN, O.: Die Larven der Ceriantharien, Zoantharien und Actinarien mit einem Anhang zu der [!] Zoantharia; in: Wiss. Ergebn. Deutsch. Tiefsee-Exp., **19**, 8, p. 341—476, 54 fig., Taf. 23—28; 1924.
- DUERDEN, J. E.: Relationships of the Rugosa (Tetracoralla) to the living Zoantheae; in: Johns Hopkins Univ. Circul., **21**, p. 19—25; 1902.
- West Indian sponge-incrusting Actinians; in: Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **19**, p. 495—503, Taf. 44—47; 1903.
- The antiquity of the Zoanthid Actinians; in: **6**. Ann. Rep. Michigan Acad. Sci., p. 195—198; 1904.
- LWOWSKY, F.: Revision der Gattung *Sidisia* Gray (*Epizoanthus* auct.). Ein Beitrag zur Kenntnis der Zoanthiden; in: Zool. Jahrb., (Syst.), **34**, 5/6, p. 557—614, Taf. 19, 14 fig., 1 Karte; 1913.
- SEIFERT, R.: Die Nesselkapseln der Zoantharien und ihre differentialdiagnostische Bedeutung; in: Zool. Jahrb., (Syst.), **55**, p. 419—500, 12 fig., Taf. 11; 1928.
- TISCHBIEREK, H.: Eine neue *Epizoanthus*-Art aus den japanischen Gewässern (*Epizoanthus cnidosus* n. sp.); in: Zool. Anz., **85**, 1/2, p. 28—33, 3 fig.; 1929.
- Zoanthiden auf Wurmröhren; in: Zool. Anz., **91**, 1/4, p. 91—95, 3 fig.; 1930.

2. Schriften über die Zoantharien der Nordsee.

- CARLGRÉN, O.: Zoantharia; in: Danish Ingolf-Exped., **5**, 4; Kopenhagen 1913.
- HADDON, A. C., & A. M. SHACKLETON: A revision of the British Actiniae. Part. 2. The Zoantheae; in: Sci. Transact. Roy. Dublin Soc., (2), **4**, p. 609—672, 1 fig., Taf. 58—60; 1891.

4. Ordnung: Madreporaria

Charakteristik

Die *Madreporaria* oder Steinkorallen sind koloniebildende, seltener solitär lebende Hexakorallen, die fast immer einer harten Unterlage organischer oder anorganischer Herkunft aufgewachsen, nur selten in den weichen Untergrund eingebettet sind oder frei auf dem Meeresboden liegen. Sie besitzen ein \pm kompaktes Skelett von meist weißer Farbe und strahlig-faseriger Struktur. Seine Härte beträgt 4, sein spezifisches Gewicht 2.76 bis 2.82. Auf minera-

lische Bestandteile entfallen 91 bis 98%, darunter mindestens 88% auf Aragonit. Wie jedes Individuum ein kompliziertes, aus zahlreichen Elementen zusammengesetztes Skelett bildet, so scheidet auch das die einzelnen Polypen einer Kolonie verbindende Zönenchym eine Kalkmasse von bisweilen sehr erheblichen Dimensionen ab. Das Gesamtskelett einer Madreporarienkolonie setzt sich demnach aus einer Summe von Einzelskeletten (Koralliten) und einem Zwischenskelett (Coenosteum) zusammen. Die Polypen sind nicht in Scapus und Capitulum gegliedert und weisen keine spezifischen Nesselorgane im Mauerblatt auf.

Ein Kanalsystem der Mesogloea ist nicht entwickelt. Basilar-muskeln fehlen, und die Parietobasilarmuskeln sind rudimentär. Der Ringmuskel ist entweder diffus oder fehlt. Zirkumskripte Sphinktere kommen unter den Madreporarien nicht vor. Das kurze Schlundrohr entbehrt deutlich differenzierter Schlundrinnen. Die häutigen Scheidewände (Mesenterien) sind paarweise angeordnet, wobei die Glieder eines Paares ihre Retraktoren einander zukehren. Eine Ausnahme von dieser Regel machen die (im Gegensatz zu den Zoantharien) stets vollständigen Richtungsmesenterien, die die Längsmuskeln an ihrer Außenseite, d. h. einander abgewendet tragen. Die seitliche Kompression des Schlundrohrs und seine Verbindung mit 2 Paar Richtungsmesenterien bedingt die Entwicklung einer zweistrahligem Symmetrie. In der Anordnung der Mesenterien überwiegt unter den Steinkorallen der hexamere Typus. In manchen Familien haben die Polypen insgesamt nur 12 Mesenterien. Dort, wo zahlreiche Mesenterien auftreten, sind häufig nur die der ersten beiden Zyklen normal entwickelt. In solchen Fällen entspricht die Mesenterienanordnung der Formel $6 + 6 + x$, wobei x jede Zahl zwischen 1 und 12 sein kann. Häufig findet man Mesenterienpaare, deren Glieder von ungleicher Größe sind, die also aus einem Eury- und einem Stenomesenterium bestehen. Flimmerstreifen scheinen den Mesenterialfilamenten der Madreporarien immer zu fehlen. Der Mesenterienzuwachs erfolgt im allgemeinen in allen Exozölen. Zwischen die Mesenterien schieben sich bei allen Steinkorallen radiäre Kalklamellen (Septen) ein, die nicht paarweise, sondern einzeln in den Exo- und Endozölen entstehen. Da die Mesenterien meist hexamer angeordnet sind, so folgen auch die Septen dieser Regel. Die Geschlechtsverteilung ist monözisch oder diözisch. Ungeschlechtliche Fortpflanzung spielt bei den Madreporarien (im Gegensatz zu dem Verhalten der Ceriantharia) eine große Rolle.

Die Ordnung der Madreporarien ist weltweit verbreitet. Wenn Steinkorallen auch den Polargebieten nicht ganz fehlen, so sind sie doch überwiegend Bewohner der Tropen. Dort entwickeln sie ihren größten Artenreichtum in Tiefen von 5 bis 50 m. Die erwachsenen Tiere gehören dem Benthos, ihre Larven, die eine nur kurze Schwärmzeit haben, der Schwebefauuna an. Im Brackwasser kommen keine Steinkorallen vor; sie fehlen daher auch der Ostsee. Die meisten Madreporarien beherbergen in ihren Geweben Zooxanthellen.

Systematik

Die Systematik der Steinkorallen liegt noch sehr im argen, da nicht nur alle fossilen Arten, sondern auch die meisten re-

zenten lediglich nach Merkmalen des Skeletts ohne Berücksichtigung der übrigen Organsysteme aufgestellt worden sind. Andererseits hat die anatomische Untersuchung des Weichkörpers bisher erst wenige klassifikatorisch verwertbare Ergebnisse geliefert. Die Abgrenzung der Familien ist in manchen Fällen sehr problematisch, wie schon ein Blick auf die Diagnosen in ZITTELS „Handbuch der Paläontologie“ zeigt, dessen System bisher die weiteste Verbreitung gefunden hat. Bezüglich der Einteilung der Madreporarien in Unterordnungen herrscht insofern Übereinstimmung, als allgemein anerkannt wird, daß weder die Unterscheidung nach der Herkunft der Skelettbildungen im Mauerblatte (*Euthecalia*, *Pseudotheocalia*, *Atheocalia*) noch nach der dichten oder porösen Struktur der Wand (*Aporosa*, *Perforata*) noch nach der Entwicklung der Mesenterien (*Entocnemaria*, *Cyclocnemaria*) ein auch nur einigermaßen befriedigendes Resultat geliefert hat. Da für die Nordsee und ihre Nachbargebiete nur 2 Familien mit insgesamt 7 Arten in Frage kommen, so treten diese klassifikatorischen Schwierigkeiten in den folgenden Bestimmungsschlüsseln nicht besonders hervor.

Bestimmungsschlüssel der Familien.

1. Fast stets Einzelkorallen, nur ausnahmsweise aus frühzeitig abfallenden Knospen bestehende Stöcke bildend; mit zahlreichen Septen; ohne Coenosteum . . . Fam. *Turbinoliidae* (s. unten).
2. Stets koloniebildend, durch laterale Knospung sich vermehrend; Septen wenig zahlreich; Einzelkelche durch Coenosteum miteinander verbunden; Coenosteum unmittelbar mit der Theca verschmolzen Fam. *Oculinidae* (s. S. III. e 58).

1. Familie *Turbinoliidae* (Kreiselkorallen).

Bezüglich der Einteilung der Kreiselkorallen in Unterfamilien, die schon wegen des großen Formenreichtums dieser Familie eine praktische Notwendigkeit ist, gehen die Meinungen der Forscher auseinander. BROUÏ (1924) stellt die für uns in Betracht kommenden Gattungen *Caryophyllia* und *Paracyathus* in Übereinstimmung mit M. OGIWIE (1897) zur Unterfamilie *Trochocyathinae*, die in seinem System durch Kelche von kreisrundem Querschnitt und den Besitz von Pali charakterisiert wird. Die Gattung *Flabellum* wird von ihm in die Unterfamilie *Trochosmittinae* eingereiht, deren Angehörige an Kelchen von elliptischem oder verlängertem Querschnitt und an dem Fehlen von Pali zu erkennen sind. FELIX (1925) hingegen rechnet alle 3 Gattungen zur Unterfamilie *Turbinoliinae*, die er wiederum in 2 Tribus gliedert: die *Caryophylliaceae* umfassen Kreiselkorallen mit oder ohne Columella, aber mit Pali (Gattungen *Caryophyllia* und *Paracyathus*), die *Turbinoliaceae* hingegen Turbinoliden mit Columella¹⁾, aber ohne Pali (Gattung *Flabellum*). Die in beiden Einteilungen deutlich erkennbare Sonderstellung von *Flabellum* wird von manchen Autoren noch dadurch stärker betont, daß sie für diese Gattung eine besondere Familie *Flabellidae* errichten (vergl. hierzu PAX 1925, p. 853). Da in vorliegendem Werke nur wenige Formen zu berücksichtigen sind und durch die Annahme der FELIXschen Einteilung eine wesentliche Vereinfachung der Bestimmungsschlüssel erzielt wird, wollen wir hier seinem Vorschlage folgen.

Unterfamilie *Turbinoliinae*.

Bestimmungsschlüssel der Gattungen.

1. Kelch von kreisrundem oder elliptischem Querschnitt; Pali stets vorhanden 2.

¹⁾ Bei *Flabellum* ist nun freilich keine echte Columella, d. h. ein selbständiges, von der Basis ausgehendes Skelettelement, vorhanden. Was früher bei *Flabellum* als Columella bezeichnet wurde und was auch FELIX darunter versteht, sind miteinander in Verbindung tretende Fortsätze der Septenränder, die aus vergrößerten Granula hervorgegangen sind: eine *Pseudocolumella* (vergl. hierzu S. III. e 66). Bei Arten mit feiner und spärlicher Granulation, wie *Flabellum deludens*, kann auch die *Pseudocolumella* fehlen.

— Kelch von verlängertem Querschnitt; Pali fehlen

Flabellum Less. (s. S. III. e 57).

2. Epitheca vorhanden; Septenfläche glatt, Pali in einem einzigen Kreise angeordnet und deutlich von der Columella getrennt

Caryophyllia Lam. (s. unten).

— Epitheca fehlend; Septenfläche granuliert, Pali in wenigstens 2 Kreisen angeordnet und unmerklich in die Columella übergehend

Paracyathus Milne-Edwards & Haime (s. S. III. e 57).

1. Gattung *Caryophyllia* Lamarck.

Das unter dem Namen Nelkenkoralle bekannte, durch den Besitz einer Epitheca ausgezeichnete Genus *Caryophyllia* umfaßt becherförmige Turbinoliinen, die mit breiter Basis auf dem Untergrund festgewachsen sind. Ihre Columella ist warzig und deutlich getrennt von den in einem einzigen Kreise angeordneten Pali, die Fläche der Septen vollkommen glatt, nicht granuliert. In der Kreide und besonders im Tertiär in zahlreichen Arten entwickelt, ist die Gattung heutzutage weltweit verbreitet. Für unser Gebiet kommt nur eine einzige Art in Betracht, die Becherkoralle („cup coral“) der englischen Aquarienliebhaber:

C. smithi Stokes (Fig. 38). — Basis von elliptischem Umriß, breiter als der distale Durchmesser des Skeletts; medialer Durchmesser oft nur die Hälfte des distalen er-

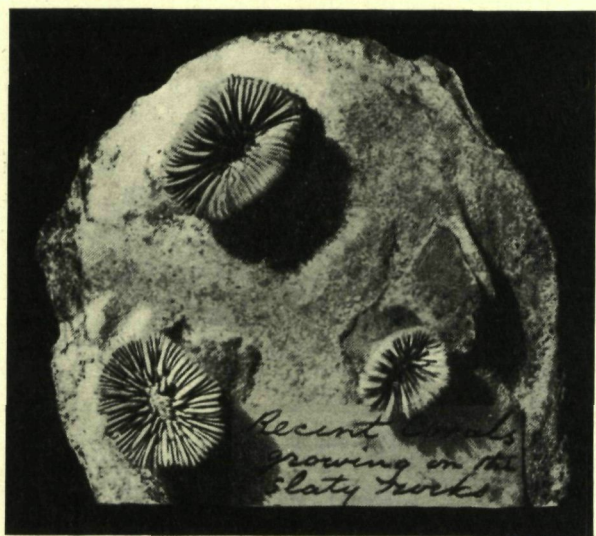


Fig. 38. Drei Exemplare von *Caryophyllia smithi* aus dem Flachwasser der englischen Küste in natürlicher Größe. — Nach S. J. HICKSON (1924).

reichend. Skelett etwa 2 cm hoch, nicht höher als der basale Durchmesser; Septen in 5 Zyklen angeordnet; Columella aus 12 bis 20 Stäbchen zusammengesetzt; Farbe des Skeletts weiß, bisweilen mit einem Stich ins Rötliche. Der Weichkörper erhebt sich (in ausgestrecktem Zustande) etwa 2 cm über den oberen Rand des Kelches. Etwa

50 Tentakel in 3 alternierenden Kreisen angeordnet, durchscheinend, mit zahlreichen Nematosoren (s. S. III. e 30) von elliptischem Umriß. Zooxanthellenfrei.

Die Art begegnet uns in 3 verschiedenen Trachten, die in ihrem Vorkommen weder geographisch noch ökologisch bedingt zu sein scheinen:

1) var. *castanea* Gosse. Mauerblatt rehfarben mit kastanienbraunen Längsstreifen; Peristom durchscheinend weiß, mit einem breiten, perioralen Bande von brauner Farbe; Mundöffnung weiß; Tentakel farblos mit kastanienbraunen Warzen, Akrosphären perlgrau, bisweilen leicht rosa gefärbt.

2) var. *esmeralda* Gosse. Mauerblatt mit grünen Längsstreifen auf braunem Grunde; Peristom durchscheinend weiß, mit breitem perioralen Bande von blaßroter Färbung; Tentakel farblos, mit grünen Warzen.

3) var. *clara* Gosse. Körper des Tieres durchscheinend weiß.

Der in *C. smithi* enthaltene Farbstoff ist nach LÖNNBERG (1931) Carotin-ähnlich.

Manche Autoren halten *Caryophyllia smithi* für identisch mit der seit dem Miozän bekannten, heute fast weltweit verbreiteten *Caryophyllia clavus* Scacchi. Bezüglich der Unterscheidung der beiden Arten sei auf DE LACAZE-DUTHIERS (1897, p. 63 ff.) verwiesen. Jugendformen dieser Species lassen sich nicht bestimmen.

2. Gattung *Paracyathus* Milne-Edwards & Haime.

Das Genus umfaßt Turbinoliinen, deren Skelett die Gestalt eines Kegelstumpfes hat und mit breiter Basis dem Untergrunde aufgewachsen ist. Nach den oben (S. III. e 56) angegebenen Merkmalen wird die sichere Erkennung der Gattung auch dem Nichtspezialisten keinerlei Schwierigkeiten bereiten. Um so schwieriger gestaltet sich die Unterscheidung der Arten. Gerade die für uns in Betracht kommenden Species sind nur nach dem Skelett bekannt, das übrigens in keinem Falle die Höhe von 1 cm überschreitet; ihr Weichkörper ist noch niemals untersucht worden. Daß alle *Paracyathus*-Arten der Nordsee zooxanthellenfrei sind, darf nach der Wassertiefe, in der sie leben, mit Sicherheit angenommen werden. Über die Variabilität der bisher nur in wenigen Stücken bekannt gewordenen Arten wissen wir nichts. Es kann daher hier nur im Anschluß an GOSSE (1860) für sie ein Bestimmungsschlüssel ohne Hinzufügung von Diagnosen gegeben werden.

1. Kelch von elliptischem Umriß; Septen in 5 Zyklen; Costae im distalen Teile gekerbt, im proximalen gekörnt *P. taxilianus* Gosse.
- Kelch von kreisrundem Umriß; Septen in 4 Zyklen 2.
2. Höhe des Kelchs gleich der Hälfte des Durchmessers; Costae im proximalen Teile undeutlich *P. thulensis* Gosse.
- Höhe des Kelchs geringer als die Hälfte des Durchmessers; Costae stark vorspringend, im proximalen Teile sich flügelartig verbreiternd
P. pteropus Gosse.

Nach GOSSE (1860) steht *P. taxilianus* dem ezänen *P. crassus* Milne-Edw. & Haime nahe, unterscheidet sich aber von ihm deutlich durch die Konkreszenz der Pali und die Beschaffenheit der Costae.

3. Gattung *Flabellum* Lesson.

Fast stets lateral komprimierte Turbinoliinen von keilförmiger Gestalt, die frei auf dem Meeresboden liegen, selten auf dem Untergrunde festgewachsen sind; Außenseite des Kelchs niemals vom Weichkörper bedeckt, daher häufig von Epöken besiedelt; Wand von einer Epithea gebildet; zahlreiche Septen. — In den Randbezirken der Nordsee nur eine Art:

F. deludens v. Marenzeller (Fig. 39). — Körper scharlachrot, innere Tentakel ein wenig heller; Lippenfurchen blutrot. Tentakelkrone deutlich entakmäisch; etwa 140 in 4 Kreisen angeordnete Tentakel. 40 bis 65 tiefe Lippenfurchen. Durchmesser

des Kelches 4 cm, Höhe etwas geringer; Kelch zart, gebrechlich, mit einem feinen Stiele auf dem Untergrunde festgewachsen; Kelchrand gezackt; annähernd 80 Septen; Nematocyten des Ektoderms 20 bis 24 μ und 38 bis 40 μ lang. Zooxanthellenfrei.

Die Synonymie dieses von M. Sars (1851) als *Ulocyathus arcticus* beschriebenen, in der skandinavischen Literatur und in

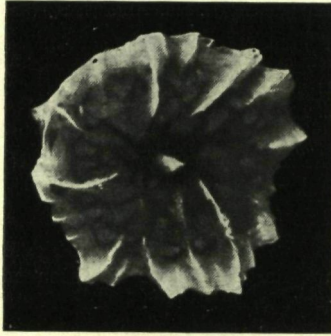


Fig. 39.
Flabellum deludens, von oben gesehen.
Original.

genommenen Untersuchung von Material von *Ulocyathus arcticus* aus dem Kopenhagener Museum festgestellt wurden. Dieses Verfahren bietet den Vorteil, daß die Diagnose bestimmt auf alle Tiere paßt, die etwa in den Randbezirken der Nordsee angetroffen werden. Wer von der Identität von *Ulocyathus arcticus* und *Flabellum deludens* nicht überzeugt ist, braucht also an Bestimmungstabelle, Diagnose und Abbildung (Fig. 39) keine Änderung vorzunehmen, sondern lediglich den Artnamen *deludens* v. Marenz. durch *mc andrewi* Gray zu ersetzen.

den nordischen Museen meist unter diesem Namen bekannten Steinkoralle ist einigermaßen verwickelt. Nachdem aus Prioritätsgründen der Sars'sche Name durch den um ein Jahr älteren (1850) Gray'schen Namen *Flabellum mc andrewi* ersetzt worden war und sich im zoologischen Schrifttum einzubürgern begann, griffen die Paläontologen auf den für ein Fossil begründeten, noch älteren Namen (PHILIPPI 1841) *Phyllodes laciniatum* zurück. 1904 hat nun E. v. MARENZELLER ein *Flabellum deludens* beschrieben (1904, p. 269), das er selbst zwar mit dem unvollständig bekannten *Ph. laciniatum* identifiziert, aber für eine von *Ulocyathus arcticus* durch den Umriß der Kelchform, die geringere Gesamtzahl der Septen, die Größe der Septen 3. Ordnung und das Vorhandensein einer Pseudocolumella unterscheidbare Art hält. J. FELIX (1929, p. 591) behandelt dagegen *Ulocyathus arcticus* als Synonym von *Flabellum deludens*, und ihm hat sich PAX (1932, p. 277) angeschlossen. Bei dieser Sachlage schien es richtig, in die obige Diagnose von *F. deludens* nur solche Merkmale aufzunehmen, die entweder in der Beschreibung von Sars enthalten sind oder bei einer von mir vor-

2. Familie *Oculinidae* (Augenkorallen).

Die Gattungen *Lophohelia* und *Amphihelia* werden von den einzelnen Autoren klassifikatorisch durchaus verschieden bewertet. So stellt BROILI (1924) *Lophohelia* zu den *Amphistraeidae*, *Amphihelia* dagegen zu den *Oculinidae*. Maßgebend für diese Zuteilung der beiden Genera zu verschiedenen Familien ist vor allem die Tatsache, daß bei *Lophohelia* Dissepimente und Tabulae vorkommen, die der Gattung *Amphihelia* fehlen. Wir folgen hier M. OGILVIE (1897), HICKSON (1924) und FELIX (1929), die beide Gattungen zu den *Oculinidae* ziehen.

Bestimmungsschlüssel der Gattungen.

1. Tiefe Kelche, deren Boden nicht sichtbar ist; Oberfläche glatt, höchstens mit einigen schwach angedeuteten Längsrippen, die den Septen entsprechen; Columella fehlt; Septalapparat unregelmäßig entwickelt; Glieder des 1. Zyklus von ungleicher Größe, kein konstanter Größenunterschied zwischen den Septen des 1. und 2. Zyklus; Coenosteum reichlich vorhanden; Richtungsmesenterien fehlen

Lophohelia Milne-Edw. & Haime (s. S. III. e 59).

- Flache Kelche, deren Boden sichtbar ist; Oberfläche granuliert, mit feinen, gewundenen Längsstreifen, die nicht den Septen entsprechen; Columella vorhanden; Septalapparat regelmäßig entwickelt; mit steigender Ordnung nehmen die Septen an Größe ab, alle Glieder eines Zyklus von gleicher Größe; Coenosteum spärlich; Richtungsmesenterien vorhanden. *Amphihelia* Milne-Edw. & Haime (s. S. III. e 59).

Gattung *Lophohelia* Milne-Edwards & Haime.

Hierher nur eine Art:

L. prolifera Pallas (Fig. 40). — Die Buschkoralle („tuft coral“) der Engländer bildet reichlich verzweigte, baumförmige Kolonien, die eine Höhe von mehr als $\frac{1}{2}$ m erreichen. Normalerweise ist die Verzweigung zymös und sympodial, ohne ausgesprochene Neigung zur Anordnung der Kelche in einer Ebene. Durch Inkrustation von Fremdkörpern und Verschmelzung benachbarter Zweige wird die Verzweigung oft ganz unregelmäßig. Polypen fast durchsichtig, elfenbeifarben oder hellorange;

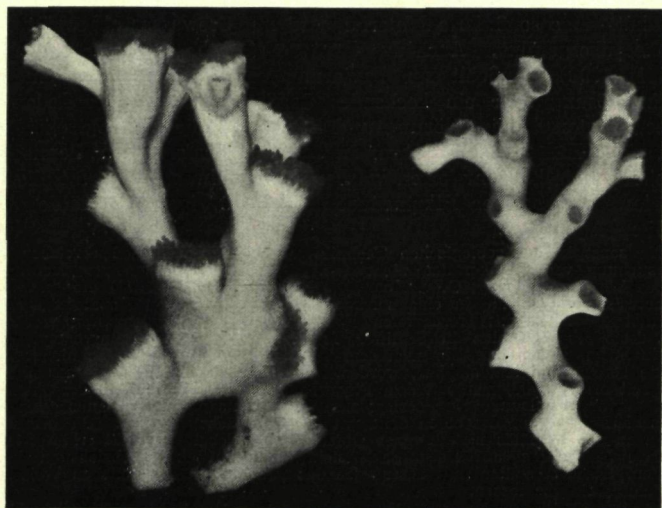


Fig. 40. *Lophohelia prolifera* (links) und *Amphihelia oculata* (rechts) in etwa natürlicher Größe. — Original.

Tentakel blaßgelb mit weißen Nematosen und weißer Akrosphäre; Peristom dunkler gelb. Die dickwandigen Kelche sind 1 bis 2 cm breit und ebenso hoch; Gyrokniden des Ektoderms durchschnittlich 40 μ lang und 13 μ breit; Spirokniden 22 μ lang und 5 μ breit. Zooxanthellenfrei.

Gattung *Amphihelia* Milne-Edwards & Haime.

In unserem Gebiete wiederum nur eine Art:

A. oculata (L.) (Fig. 40). — Annähernd in einer Ebene, zymös und sympodial verzweigte Kolonie, deren Seitenachsen an der Mutterachse unter Winkeln von 80 bis 95° entspringen. Durch Inkrustation von Fremdkörpern und Verschmelzung benachbarter Zweige entstehen unregelmäßige Wuchsformen. Polypen durchsichtig, blaßgelb bis orangefarben; Tentakel mit weißen Nematosen und weißer Akrosphäre; Skelett schneeweiß²⁾. Die dünnwandigen Kelche erreichen einen Durchmesser von 3 bis 4 mm, die Zweige einen solchen von 4 bis 5 mm. Der Längsdurchmesser der Mundöffnung steht immer parallel zur Längsachse der Zweige. Die längsten Tentakel sind länger als der Durchmesser der Kelche. Zooxanthellenfrei.

Technik der Untersuchung Einwandfrei konservierte Madreporarien gehören zu den größten Seltenheiten unserer Sammlungen. Nicht nur die starke Kontraktilität der Polypen erschwert eine gute Fixierung, sondern vor allem auch die Tatsache, daß Betäubungsmittel, die bei an-

²⁾ Dies gilt im allgemeinen nur für lebende Stücke; an toten Kolonien ist häufig eine graue oder bräunliche Verfärbung der Skeletsubstanz zu beobachten.

deren Anthozoen sich durchaus bewährt haben, bei den Steinkorallen im allgemeinen versagen. So bleibt nichts anderes übrig, als die Tiere ohne vorherige Betäubung möglichst schnell mit einer rasch eindringenden Fixierungsflüssigkeit allseitig in Berührung zu bringen. BRAUN (Zool. Anz., 9, p. 459; 1890) übergießt lebende Steinkorallen mit einer konzentrierten Lösung von Sublimat in Seewasser, die er vorher bis zum Sieden erhitzt und mit 4 bis 5 Tropfen einer 1%igen Osmiumsäurelösung versetzt hat. Das so fixierte Material wird mit Seewasser abgespült und in Alkohol übergeführt. Auch LO BIANCO (Mith. Zool. Stat. Neapel, 9, p. 451; 1890) empfiehlt zur Fixierung von Madreporarien eine heiße Sublimatlösung oder ein kochendes Gemisch aus gleichen Teilen einer konzentrierten Sublimatlösung und Eisessig. Für histologische Zwecke verwendet BROCH seit Jahren mit gutem Erfolge ein Gemisch aus 2 Teilen einer konzentrierten wässrigen Sublimatlösung, 2 Teilen konzentrierter wässriger Pikrinsäure, 1 Teil 40%igem Formaldehyd und 2 Teilen Aqua dest.

Die sonst in der zoologischen Technik gebräuchlichen Methoden reichen für die Untersuchung von Steinkorallen nicht aus. Zum Schleifen von Madreporarien mit den Weichteilen bringt G. v. Koch (Zool. Anz., 1, p. 37; 1878) die gefärbten und gut entwässerten Objekte in eine stark verdünnte Lösung von Kopal in Chloroform und läßt die Flüssigkeit verdampfen. Je langsamer die Abdampfung vorgenommen wird, desto besser werden die Schriffe. Ist die Lösung so weit eingedampft, daß sie sich in Fäden ziehen läßt, die nach dem Erkalten brüchig werden, so nimmt man die Objekte heraus und läßt sie hart werden. Nach einigen Tagen haben sie eine solche Festigkeit erlangt, daß man mit dem Fingernagel keinen Eindruck in der Einbettungsmasse hervorrufen kann. Nun zerlegt man die Objekte mit einer Laubsäge in Platten und schleift diese auf der einen Seite mit einem Abziehstein eben. Die ebene Fläche kittet man mit Kopalösung auf einen Objektträger. Sobald der Kitt erhärtet ist, wird die freie Fläche erst auf einem Schleifstein, dann auf einem Abziehstein dünn geschliffen. Nach Abspülen in Wasser wird das Präparat in der üblichen Weise in Kanadabalsam eingeschlossen.

In allen Fällen, in denen es darauf ankommt, mehr als bloße Übersichtsbilder zu erhalten, wird man das v. Kochsche Verfahren nicht anwenden und sich für eine getrennte Untersuchung von Weichkörper und Skelett entscheiden. Reine Mineralsäuren sind für die Entkalkung von Steinkorallen im allgemeinen nicht günstig, weil durch sie fast immer auch die Weichteile ± stark angegriffen werden. Das hatte schon v. HEIDER (1881, p. 12) erkannt, als er zur Entkalkung von Madreporarien eine Mischung von Salzsäure und wässriger Chlornatriumlösung empfahl; freilich ruft auch diese Flüssigkeit Veränderungen in den zarten Geweben des Polypenkörpers hervor. Die besten Wirkungen erzielte v. HEIDER mit Zitronensäure. Ihre Anwendung schließt nur einen einzigen Nachteil in sich: Die Objekte, die in ihr entkalkt werden sollen, müssen in ununterbrochener Bewegung gehalten werden, da sich sonst auf ihnen ein sehr schwer löslicher Niederschlag von zitronensaurem Kalke bildet, der ihnen die weitere Entkalkung mindestens stark verzögert, wenn nicht ganz verhindert. PAX (1910, p. 71) hat mit der HAUGSchen Flüssigkeit bei der Entkalkung von Steinkorallen gute Erfahrungen gemacht. Kleine Madreporarien von höchstens 2 cm³ Inhalt bettet ROUSSEAU (Zs. f. wiss. Mikroskop., 14, p. 207; 1897) vor dem Entkalken in Zelloidin ein und entkalkt sie dann in einem Gemisch von Salpetersäure und Alkohol. Die Entsäuerung der Objekte erfolgt in Alkohol unter Zusatz von präzipitiertem Kalziumkarbonat. Sollen nur einzelne Organe histologisch untersucht werden, so kann man diese vorsichtig herauspräparieren und ohne Entkalkung einbetten und schneiden.

Schriffe durch Madreporarienskelette ohne Weichteile fertigt man am zweckmäßigsten nach der Methode EHRENBÄUMS (Zs. f. wiss. Mikroskop., 1, p. 414; 1884) an. Hierbei werden die Objekte mit einem Gemisch von 10 Teilen Kolophonium und 1 Teil Wachs durchtränkt und dann geschliffen. Das Ausziehen des Einbettungsmaterials erfolgt erst durch Terpentin, dann durch Chloroform. Bisweilen lassen Schriffe durch Steinkorallen weder die Strahlen des sichtbaren Spektrums noch Ultraviolett hindurch. Solche Objekte untersucht man zweckmäßigerweise in infrarotem Lichte (vergl. hierzu PAX; in: Zool. Anz., 106, p. 15; 1934).

Schöne Trockenpräparate von Skeletten erzielt man, wenn man die Meerfrisch entnommenen Steinkorallen mit Alkohol übergießt, dann in Wasser abspült und die Weichteile mit Eau de Javelle oder Eau de Labarraque entfernt.

Wie ENDERS neuerdings (1932) betont hat, ist die Kristallisationsform des kohlen-sauren Kalks im Skelett der Anthozoen ein erblich bedingter, an natürliche Verwandtschaftskreise gebundener Faktor. Während das Kalziumkarbonat bei den Gor-

gonarien nur in Form von Kalzit auftritt, bestehen die Skelette aller rezenten Madreporarien aus Aragonit^{*)}. Dies gilt also auch für die hier behandelten Steinkorallenarten. Obwohl Aragonit eine unbeständige Modifikation des kohlen-sauren Kalks darstellt, hat man an lebenden Madreporarien niemals eine Umwandlung von Aragonit in die stabile Phase des Kalziumkarbonats beobachtet. Offenbar hängt das damit zusammen, daß dieser Vorgang bei normaler Temperatur nur sehr langsam vonstatten geht. Bei der Fossilisation kann jedoch eine solche Umwandlung eintreten. So erklärt sich die bemerkenswerte Tatsache, daß Steinkorallen jüngerer Formationen (Miozän bis Quartär) aus Aragonit bestehen, sich in dieser Hinsicht also verhalten wie ihre lebenden Verwandten, Madreporarien aus älteren Ablagerungen (Trias bis Oligozän) dagegen Kalzitreaktion ergeben. Die Skelette der paläozoischen Tetrakorallen weisen ausnahmslos Kalzit auf. Die Feststellung, in welcher kristallinen Phase sich das Kalziumkarbonat im Skelett einer Koralle befindet, ist also nicht nur für die Unterscheidung von Gorgonarien und Madreporarien von Bedeutung, sondern kann auch unter Umständen bei der Altersbestimmung fossiler Steinkorallen von differentialdiagnostischem Werte sein. Dies gilt besonders für Fälle, in denen nur Bruchstücke eines Skeletts zur Untersuchung vorliegen. Der rhombische Aragonit und der rhomboëdrische Kalzit unterscheiden sich durch spezifisches Gewicht, Härte, Spaltbarkeit, optisches Verhalten, Löslichkeit und Stabilität bei hoher Temperatur voneinander. Am sichersten ist wohl die röntgenographische Analyse nach dem Verfahren von DEBYE-SCHERRER. Doch wird nicht jeder Zoologe in der Lage sein, sich dieser Methode zu bedienen. Auf Grund langjähriger Erfahrungen empfiehlt FAX eine Untersuchung vermittelst der MEIGENSCHEN Reaktion. Diese besteht darin, daß man die fein zerriebene Skelettsubstanz einige *min* in einer verdünnten Kobaltnitratlösung kocht. Aragonit liefert einen blauen Niederschlag von basischem Kobaltkarbonat, während Kalzit selbst bei längerem Kochen ganz weiß bleibt oder sich, besonders bei Anwesenheit organischer Substanz, höchstens schwach gelblich färbt (Ztrbl. f. Mineralog., 1901, p. 577).

Eidonomie Die solitären Madreporarien der Nordsee haben eine kegelförmige oder becherförmige Gestalt. Mit anderen Kaltwasserkorallen gehören sie zu den kleinsten Vertretern ihrer Ordnung; insbesondere erscheinen die Arten der Gattung *Paracyathus* (S. III. e 57) zwerghaft gegenüber gewissen einzellebenden Steinkorallen der Tropen, die einen Durchmesser von 25 *cm* erreichen können. Umgekehrt zeichnen sich unsere koloniebildenden Formen durch eine ansehnliche Größe ihrer Kelche aus. Wenn der Durchmesser der Individuen eines Madreporarienstockes im allgemeinen zwischen 1 *mm* und 3 *cm* schwankt, wird man die *Lophohelia prolifera* der skandinavischen Küste mit einem Kelchdurchmesser bis zu 2 *cm* gewiß als groß bezeichnen dürfen. Auch die Höhe ihrer Kolonien ist beträchtlich. *Lophohelia prolifera* kann 50 bis 60 *cm* hoch werden, und indem sie an manchen Standorten in dichten Beständen auftritt, bildet sie die Grundlage unserer nordischen Korallenbänke.

Einzeln stehende Kolonien von *Lophohelia prolifera* auf ebener Unterlage zeigen nach BROCH (1918) ein polsterförmiges Wachstum. Am häufigsten sind sparrige Wuchsformen (Fig. 41), wie sie schon der Trondhjemer Bischof GUNNERUS, ein Zeitgenosse LINNÉs, beobachtet hat. Durch Inkrustation von Fremdkörpern und Konkreszenz benachbarter Äste kann schließlich ein schwer zu entwirrendes Konglomerat von Zweigen entstehen, das jeden gesetzmäßigen Aufbau vermissen läßt. Unter

^{*)} Die beiden labilsten Modifikationen des kohlen-sauren Kalkes, das amorphe Kalziumkarbonatgel und der hexagonale Vaterit, die in den Skeletten anderer Invertebraten nachgewiesen worden sind, kommen bei Steinkorallen nicht vor (vergl. hierzu F. K. MAYER & E. WEINECK; in: Jena. Zs. f. Naturwiss., 66, p. 199–222; 1932). Im zoologischen Schrifttum wird häufig die Behauptung aufgestellt, daß die Skelette der Madreporarien aus einer besonderen Modifikation des kohlen-sauren Kalkes, dem sogenannten *Konchit*, bestehen, eine Auffassung, die auf A. KELLY zurückgeht (in: S.-B. math.-physik. Kl. Bayr. Akad. Wiss., 30, p. 187–194; 1900; in: Jena. Zs. f. Naturwiss., 35, p. 429–494. 1901). Alle späteren Nachprüfungen haben ergeben, daß Konchit mit Aragonit identisch ist (vergl. hierzu auch W. J. SCHMIDT: Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Lichte; Bonn 1924, p. 144).

den Kolonien von *Amphihelia oculata* herrscht sparriger Wuchs durchaus vor.

Gelb, Orange, Rot und Braun sind die Farben, die im Weich-



Fig. 41.

Abbildung von *Lophohelia prolifera* aus einer Abhandlung des Trondhjemer Bischofs J. E. GUNNERUS aus dem Jahre 1768. Die sparrige Wuchsform ist deutlich zu erkennen. Nach H. BROCH (1918).

schuhfinger nach innen gestülpt werden. Der bei manchen tropischen Steinkorallen auftritt, kommt bei unseren nordischen Kaltwasserkorallen nicht vor.

Anatomie Bei den Steinkorallen gewinnt das Skelett eine solche Bedeutung, daß man ihm in der deskriptiven Literatur die Gesamtheit aller übrigen Organsysteme als Weichkörper gegenüber zu stellen pflegt. Diese Präponderanz der skelettogenen Substanzen erreicht ihren Höhepunkt bei den koloniebildenden Formen.

körper unserer Nordsee-Madrepোরarien überwiegen. Mitunter ist die Färbung freilich so zart, daß sie überhaupt nur am kontrahierten Tier wahrzunehmen ist. Im ausgestreckten Zustande sind die Polypen dann durchscheinend und farblos. Das Skelett ist weiß, bisweilen mit einem Stich ins Rötliche. Auf die Verfärbung toter Stöcke ist schon (S. III. e 59) hingewiesen worden.

Die einzelnen Polypen sind im allgemeinen von zylindrischer Gestalt; ihr Mauerblatt ist glatt, ohne irgendwelche Anhänge und Papillen. Die Tentakel sind fast stets geknöpft (Fig. 42), d. h. wie die mancher Seenanemonen mit terminalen Nesselbatterien (Akrosphären) ausgestattet; sie können wie ein Hand-

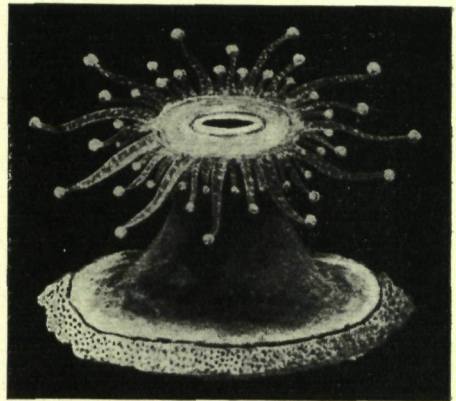


Fig. 42.

Polyp von *Caryophyllia smithi*, ganz ausgestreckt; die Tentakel sind geknöpft. Nach H. DE LACAZE-DUTHIERS (1897).

Schon bei unseren *Lophohelia*-Stöcken erscheinen die Polypen als ein zarter Überzug auf einer kompakten Kalkmasse. Noch eindrucksvoller tritt dieses Mißverhältnis bei manchen tropischen Formen hervor, bei denen das Skelett in Form meterhoher Blöcke entwickelt ist.

In histologischer Hinsicht erscheint die Tatsache durchaus bemerkenswert, daß Ektoderm und Entoderm der Madreporarien vielfach einen synzytialen Charakter tragen, ein Merkmal, das sie nach KÜENTHALS Feststellung mit vielen Alcyonaria teilen⁴⁾. Die Mesogloea ist bei den Stein-

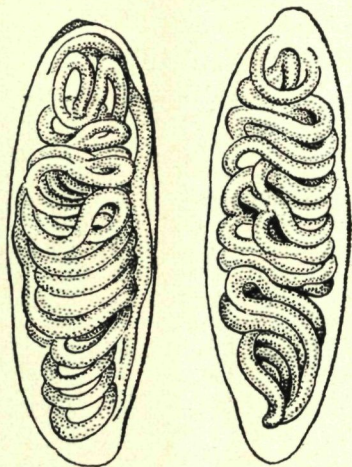


Fig. 43.
Gyrokniden (links)
und Spirokniden
(rechts) aus dem
Ektoderm der
Tentakel von
Lophohelia prolifera
bei 235facher
Vergrößerung.
Original.



Fig. 44.
Nesselkapsel aus dem
Mesenterialfilament von
Caryophyllia smithi.
Nach H. DE LACAZE-
DUTHIERS (1897).

korallen schwächer entwickelt als bei den Aktiniarien, und chondroides Bindegewebe, das bei manchen Seeanemonen nachgewiesen werden konnte, ist bei Madreporarien meines Wissens noch niemals beobachtet worden.

Im Ektoderm der Tentakel fallen schon bei oberflächlicher Betrachtung warzenähnliche Bildungen von kreisrundem oder elliptischem Umriss auf, die sich vielfach durch ihre Färbung scharf von ihrer Umgebung abheben. Es sind dies Nesselorgane, die in ihrem Bau mit den Nematosen

⁴⁾ Von einer Seite ist das häufige Vorkommen von Synzytien bei Steinkorallen bestritten worden. Demgegenüber darf ich hier vielleicht darauf hinweisen, daß das Resultat meiner eigenen Untersuchungen an Schnitten und Mazerationspräparaten durchaus mit den Ergebnissen anderer Anthozoenforscher übereinstimmt. Im Ektoderm und Entoderm von *Coenopsammia* konnte J. STANLEY GARDINER (in: WILLEY, Zool. Results, 4, p. 367, 372; 1900) kaum Zellgrenzen unterscheiden („cell outlines can seldom be distinguished“ und „I found it impossible in the hardened and preserved specimens to tease out separate cells from the endoderm“). In Bezug auf die Kalikoblastenschicht von *Flabellum* macht GARDINER (Marine Invest. South Africa, 2, p. 139; 1900) die Bemerkung: „I can only regard the layer as an enormous syncytium.“ MATTHAI (Trans. Linn. Soc. London, 17. 1, p. 6; 1914) berichtet in seiner Monographie der kolonialen Aasträden: „From an examination of sections of coral polyps I am led to think that the ectoderm and endoderm are not composed of definite units known as cells. The usual appearance presented by each layer is that of a sheet of protoplasm with nuclei either closely aggregated as in the ectoderm or some what scattered as in the endoderm; an extreme case is that of the stomodaeal ectoderm, in which the nuclei are so numerous and so closely packed together that it is difficult to see how there could be cell-limits . . . The only structures with definite boundaries which may be regarded as cells are, as suggested below, the nematocysts and reproductive elements. Whether the syncytial appearance of the body-layers is a secondary feature due to the fusion of cells or is the original condition persisting in the adult cannot at present be decided . . .“

der Antipatharien (S. III. e 30) insofern übereinstimmen, als ihr Inneres von Spirokniden erfüllt ist, zwischen die sich einzelne Sinneszellen einschließen. Dagegen scheint der Besitz eines peripheren Drüsenmantels ein Merkmal zu sein, das nur den Nematosoren der Dörnchenkorallen zukommt. Wie die Nesselwarzen der Steinkorallen bestehen auch ihre *Akrosphären* aus Spirokniden. Daneben treten noch im Ektoderm der Tentakel Nesselkapseln mit geschlängeltem Faden auf, die wohl mit den Gyrokniden der Zoantharien (S. III. e 47) zu homologisieren sind (Fig. 43). Eine dritte Art von Nematozysten hat schon DE LACAZE-DUTHIERS (1897) in den Mesenterialfilamenten nachgewiesen (Fig. 44).

Die Muskulatur der Madreporarien ist außerordentlich schwach entwickelt und zeigt nirgends die Tendenz einer Verlagerung in die Mesogloea. Basilarmuskeln fehlen, und die Parietobasilarmuskeln sind rudimentär. Die muskulöse Ausstattung des Mauerblattes ist dürftig. Wo ein Sphincter auftritt, ist er diffus. Das Nervensystem, dessen Bau noch nicht eingehend untersucht wurde, scheint im Vergleich zu dem der Seeanemonen sehr schwach entwickelt zu sein.

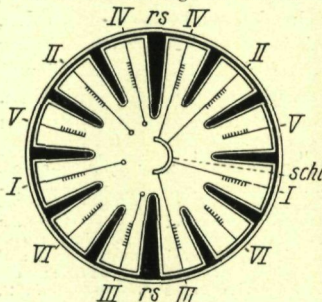
Das Schlundrohr ist meist kurz; allenthalben gleichmäßig bewimpert, weist es im allgemeinen keine Schlundrinnen auf. Allerdings wird angegeben, daß bei manchen Asträiden, also Angehörigen einer Familie, die in den Randgebieten der Nordsee nicht vertreten ist, 2 äußerst schwach differenzierte Schlundrinnen vorkämen. Die seitliche Kompression des Schlundrohrs und seine Verbindung mit zwei Paar Richtungsmesenterien bedingt bei vielen Madreporarien die Entwicklung einer zweistrahligten Symmetrie, die zweifellos ein Erbe der paläozoischen Tetra- korallien ist. Wo bei rezenten Steinkorallen eine radiale Symmetrie auftritt, handelt es sich offenbar um eine stammesgeschichtlich erst spät erworbene Eigenschaft.

In der Anordnung der Mesenterien schließen sich die Madreporarien, wie

schon früher (S. III. e 54) betont wurde, insofern eng an die Aktinarien an, als auch bei ihnen der hexamere Typus bei weitem überwiegt. Häufig sind nur die Mesenterien 1. und 2. Ordnung normal entwickelt, so daß die Mesenterienformel $6 + 6 + x$ lautet, wobei x jede Zahl zwischen 1 und 12 sein kann. Die Erscheinung, daß die zu einem Paar gehörigen Mesenterien ungleiche Größe aufweisen, ist, wie bei gewissen Seeanemonen, auch bei manchen Steinkorallen zu beobachten. Fig. 45 stellt einen Fall dar, in dem außer den Richtungsmesenterien nur 4 Protomesenterien das Schlundrohr erreichen, während die übrigen 4 Protomesenterien unvollständig und Metamesenterien gar nicht entwickelt sind. Solche Steinkorallen sind auf einem Stadium stehen geblieben, das in der Embryologie der Seeanemonen beim Übergange aus dem *Edwardsia*-Stadium ins *Halcampula*-Stadium auftritt. Den Mesenterialfilamenten der Madreporarien scheinen Flimmerstreifen stets zu fehlen; in dieser Beziehung stimmen die Steinkorallen mit den primitivsten Seeanemonen überein. Während das Mesenterialfilament der *Ceriantharia* (S. III. e 11) sich in Orthokraspedon, Plektokraspedon und Telokraspedon gliedert, an dem der Zoantharien (S. III. e 47) und der höher differenzierten

Querschnitt durch den Kelch einer solitären Steinkoralle. — Die dicken Linien entsprechen dem Skelett, die dünnen dem Weichkörper. I bis VI Protomesenterien, *rs* Richtungssepten, *schl* Schlundrohr, III bis IV Richtungsmesenterien. Auf der rechten Seite der Abbildung ist der Schnitt durch die Schlundrohrregion, auf der linken Seite unterhalb des Schlundrohrs gelegt.

Nach S. J. Hickson (1924).



Aktinarien ein Anokraspedon und Katokraspedon zu unterscheiden ist, besteht das Filament der Madreporarien nur aus dem flimmerstreifenfreien Isokraspedon. Das Plektokraspedon der Zylinderanemonen ist homolog dem Katokraspedon der Krustenanemonen und höher entwickelten Seeanemonen sowie dem Isokraspedon der primitiven Seeanemonen und Steinkorallen. Das Orthokraspedon der Ceriantharia findet sein Homologon im Anokraspedon der Zoantharien und höheren Actiniaria; das Telokraspedon ist eine auf die Ceriantharia beschränkte Bildung. Bei starker Reizung können die Mesenterialfilamente der Madreporarien nach außen geschleudert werden, wobei die Auswurföffnungen durch Ruptur jedesmal neu entstehen. Echte Akontien fehlen trotz gegenteiliger Behauptung mancher Autoren allen Steinkorallen.

Das Skelett der Steinkorallen ist nur genetisch zu verstehen. Zwischen dem Weichkörper und dem Substrat liegt, von der Kalikoblastenschicht des Ektoderms ausgeschieden, die Basalplatte, deren Ränder sich in vielen Fällen nach aufwärts biegen. So entsteht ein an die Form einer Untertasse erinnerndes Gebilde, das man als Prototheca bezeichnet und in dem der Weichkörper ruht (Fig. 46 A). Auf der Basalplatte erheben sich sodann radiäre Kalklamellen,

die faltenförmig in das Innere des Polypen vorspringen. Sie werden im Gegensatz zu den häutigen Mesenterien als Septen bezeichnet. Mesenterien treten ausnahmslos bei allen Korallen auf (vergl. S. III. e 1), der Besitz von Septen ist hingegen eine Eigentümlichkeit der Madreporarien (vergl. S. III. e 2). Mit der Vermehrung der Mesenterien steigt auch die Zahl der Septen; doch besteht

insofern ein wichtiger Unterschied, als die Septen nicht paarweise, sondern einzeln zwischen zwei Mesenterien entstehen. Da die Mesenterien meist hexamer angeordnet sind, so folgen auch die Septen dieser Regel.

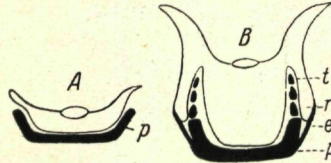


Fig. 46.
Schema einer solitären Steinkoralle.
A mit einfacher Prototheca (p);
B mit Theca (t), Epitheca (e) und
Prototheca (p); r Randplatte.
Nach S. J. Hickson (1922).

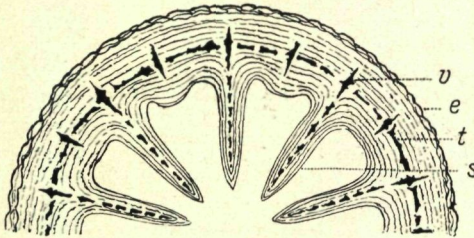


Fig. 47. Querschnitt durch eine Steinkoralle mit Theca (t) und Epitheca (e);
s Septum; v Verkalkungszentren. — Nach M. OGILVIE (1896).

Jedes neue Septum entsteht immer in der Mitte zwischen zwei älteren (Fig. 45), und die Septenzahl jedes in Entwicklung begriffenen Zyklus entspricht der Gesamtzahl der bereits vorhandenen Septen niederer Ordnung (v. KOCHSches Gesetz). Greift der Weichkörper auf die Außenseite der Prototheca über, so wird der weitere Aufbau der Wand zugleich von außen und innen fortgesetzt; es kommt zur Bildung einer Theca. Außerhalb der Theca entwickelt sich häufig auch noch eine Epitheca, deren Herkunft nicht ganz sicher ist, die aber wahrscheinlich von der Rand-

platte („edgezone“ der englischen Autoren) ausgeschieden wird (Fig. 46 B). Die Epitheca liegt als Deckschicht entweder unmittelbar auf der Theca (Fig. 47) oder wird von ihr durch Zwischenräume getrennt, falls nämlich an der Außenseite der Theca mit den Septen korrespondierende Längsrippen (Costae) auftreten.

Ein selbständiges, zentral gelegenes Skelettelement, das sich bei vielen Steinkorallen senkrecht auf der Basalplatte erhebt, wird als Columella bezeichnet. Sie ist entweder griffelförmig und kompakt oder setzt sich aus einem Bündel einzelner Kalkstengel zusammen; selten nimmt sie lamellenförmige Gestalt an. Durch Verschmelzung axialer Teile der Septen kann, wie bei manchen Arten der Gattung *Flabellum* (S. III. e 55), eine Pseudocolumella entstehen. — Als Pali (Fig. 48) bezeichnet man

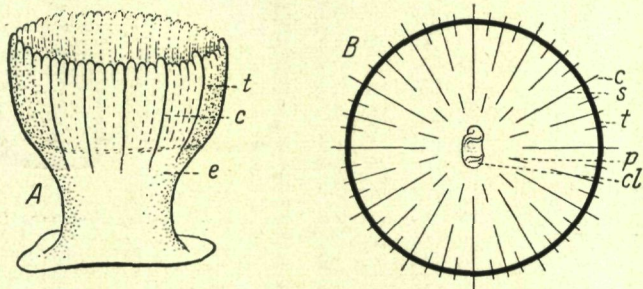


Fig. 48. Das Skelett von *Caryophyllia smithi*; A in Seitenansicht, B im Querschnitt. c Costa, cl Columella, e Epitheca, p Palus, s Septum, t Theca. Nach S. J. Hickson (1924).

vertikale Kalklamellen, die sich zwischen dem inneren Rande der Septen und der Columella einschalten. — Von basalen Skelettelementen haben wir bereits (S. III. e 58) die Tabulae erwähnt, die von dem Polypen am Ende einzelner Wachstumsperioden gebildet werden. Die Querblätter oder Dissepimente lassen sich als unvollständige Tabulae auffassen, die auf den marginalen Teil der Interseptalräume beschränkt sind.

Wie bei allen Antipatharien (S. III. e 28) und manchen Zoantharien (S. III. e 45) stehen auch bei den Madreporarien die einzelnen Polypen einer Kolonie durch ein Zönenchym miteinander in Verbindung; dieses scheidet ein als Coenosteum bezeichnetes Zwischenskelett von bisweilen erheblichen Dimensionen ab. Die Verbindung zwischen Weichkörper und Skelett wird durch keilförmige Gebilde hergestellt, die nach neuerer Auffassung nicht als Fortsätze besonderer Zellen (Desmozyten), sondern als plasmatische Differenzierungen der Kalikoblastenschicht zu betrachten sind, der das Skelett seine Entstehung verdankt. Im übrigen sind die Beziehungen zwischen Skelett und Weichkörper durchaus noch nicht vollkommen geklärt. Während man früher annahm, daß der Madreporarienpolyp sich periodisch von der Skelettsubstanz zurückziehe, die er an seiner Basis ausscheidet, deuten neuere Beobachtungen darauf hin, daß bei der Bildung der Tabulae und Dissepimente wohl stets Degenerationserscheinungen im proximalen Teile des Polypen auftreten. Doch

ist dieser Vorgang noch nicht so eingehend untersucht, daß es möglich wäre, schon jetzt ein sicheres Urteil abzugeben.

Vorkommen und Verbreitung

1. Örtlichkeit (Biotop). — Im Gegensatz zu den Ceriantharien, die nur auf weichem Grunde vorkommen (S. III. e 12), sind die Steinkorallen der Nordsee an harte Böden gebunden. Anstehender Fels, Steine und Molluskenschalen bilden ihre

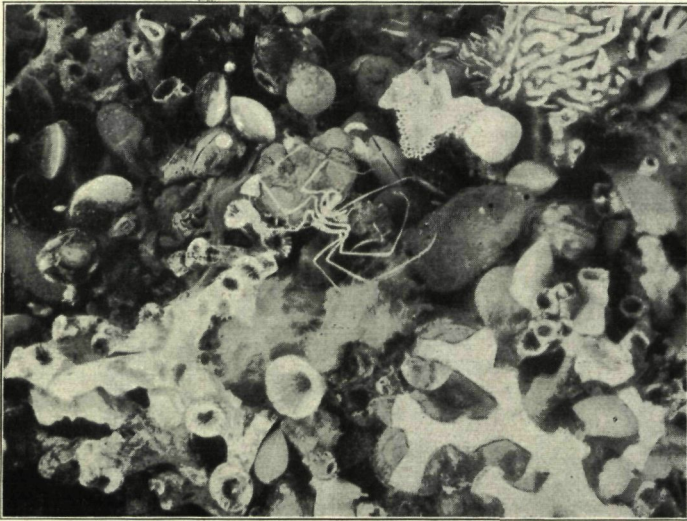


Fig. 49. Ergebnis eines Dredgezuges aus der Übergangszone zwischen sog. *Waldheimia*-Assoziation und *Lophohelia*-Assoziation (Koster-Inseln, W-Küste Schwedens).
Nach T. GISLÉN (1930).

Standorte. *Paracyathus taxilianus* und *P. pteropus* leben im Moray Firth auf den Schalen von *Cyprina islandica*. Nach den Untersuchungen von GISLÉN (1930) ist *Caryophyllia smithi* im Gullmar-Fjord (W-Küste Schwedens) ein bezeichnendes Element der *Alcyonium*-, *Stenogorgia*- und *Crania*-Assoziation (vergl. hierzu S. VII. c 141), doch häufig auch in der *Flustra*-, der *Ascidia obliqua*- und der *Chaetopterus*-Assoziation anzutreffen. Nur selten findet man die Art im oberen Aszidiengürtel. Meist tritt sie, besonders in den rock pools der englischen Küste, in Gruppen von 20 bis 30 Individuen auf. *Lophohelia prolifera* siedelt sich an der schwedischen W-Küste in der sogenannten *Waldheimia*-Assoziation (vergl. hierzu S. VII. c 145) an (Fig. 49); vor allem aber ist sie die Leitform der nach ihr benannten *Lophohelia*-Assoziation (vergl. hierzu S. III. e 75), die uns an der norwegischen Küste in Form typischer Korallenbänke⁵⁾ entgegentritt. Dort siedeln sich die Lopho-

⁵⁾ Korallenriffe, d. h. koralline Bildungen, die dicht unter dem Meeresspiegel liegen, sind im wesentlichen auf die Tropenzone beschränkt; Korallenbänke, d. h. von Korallen errichtete Bauten in Tiefen von mehr als 100 m, finden

hellen nach BROCHs Erfahrungen nur auf solchen Felsen an, die von starken Strömungen bestrichen werden, wobei sie sich nie in die Stromwirbel hinter Felszacken, sondern unmittelbar auf die Vorsprünge selbst oder auch auf ebene Felsen setzen, die von den Strömungen blankgescheuert werden. *Amphihelia oculata* bewohnt in den norwegischen Fjorden die *Lophohelia*-Bänke.

Im allgemeinen sind die Steinkorallen als stenohalin zu bezeichnen. Ihr Fehlen an den Küsten Belgiens, Hollands, Deutschlands und Dänemarks ist teils auf die weiche Beschaffenheit des Untergrundes, teils auf zu geringen Salzgehalt zurückzuführen.

2. Horizontale Verbreitung. — Die diskontinuierliche Verbreitung der Madreporarien in der Nordsee ist ökologisch bedingt. Nur an den Felsküsten Schwedens, Norwegens und Schottlands sind die für das Gedeihen von Steinkorallen unerläßlichen Bedingungen in ausreichendem Maße erfüllt.

Caryophyllia smithi scheint im nördlichen Teile des Atlantik weit verbreitet zu sein. In der Nordsee beschränkt sich ihr Vorkommen (Fig. 50) auf die O-Küste Schottlands (Moray Firth), die Shetlands, den Oslo-Fjord und den Gullmar-Fjord an der W-Küste Schwedens.

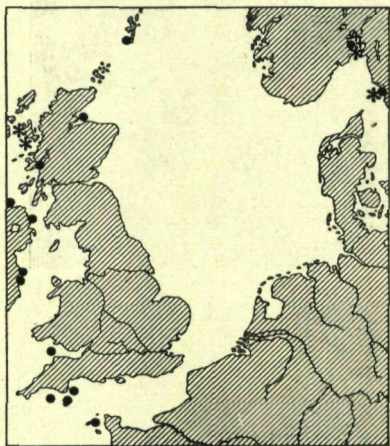


Fig. 50.
Verbreitung zweier Steinkorallen in der Nordsee und im Skagerak: ● *Caryophyllia smithi*; * lebende *Lophohelia*-Bänke; + fossile *Lophohelia*-Riffe. — Original.

lung mit *Zoanthus arcticus* M. Sars, einer Krustenanemone, die in diesem Falle mit *Epizoanthus lindahli* Carlgr. zu identifizieren ist (Fauna Arct., 6.3, p. 256; 1932). *F. deludens* bewohnt auch die Nachbarschaft der Shetlands und dringt in der Norwegischen Rinne S bis Bergen vor. Zweifellos gehört sie nicht mehr zur Fauna der Nordsee

Die drei auf S. III. e 57 genannten *Paracyathus*-Arten gibt GOSSE (1857) aus dem Moray Firth an. *Paracyathus thulensis* kommt nach diesem Autor auch an den Shetlands vor. Über die sonstige Verbreitung der 3 Species ist nichts bekannt.

Flabellum deludens ist weltweit verbreitet. An der norwegischen Küste kommt es noch nördlich des Polarkreises vor. Die Angabe NORDGÅRDS, daß *Ulocyathus arcticus* M. Sars auch 2 Standorte an der Murmanküste habe, beruht auf einer Verwechslung

sich auch in den gemäßigten Zonen. An der norwegischen Küste liegen die nördlichsten, hauptsächlich von *Lophohelia prolifera* gebildeten Korallenbänke sogar jenseits des Polarkreises. Wenn im Schrifttum häufig von „*Lophohelia*-Riffen“ die Rede ist, so deckt sich dieser Sprachgebrauch nicht mit der oben gegebenen Begriffsbestimmung.

im engeren Sinne. Da sie aber in den Randgebieten der Nordsee vorkommt und ihre Verbreitung noch sehr unvollständig bekannt ist, wurde sie in die Bestimmungstabelle (S. III. e 57) mit aufgenommen.

Auch *Lophohelia prolifera* ist vermutlich kosmopolitisch verbreitet. Im Atlantik ist sie S bis Tristan da Cunha, im Indik von Neu-Amsterdam und St. Paul nachgewiesen. Aus dem Pazifik wird sie ohne genaue Fundortsbezeichnung angegeben. Nach NORDGÅRD liegt die nördlichste lebende *Lophohelia*-Bank bei Steinavær im Andfjord unter $67^{\circ} 14' N$ $16^{\circ} 41' O$. Nach briefl. Mitteilung des Herrn HJ. BROCH (Oslo) wurde *Lophohelia prolifera* im Sommer 1926 lebend am Ausgange des Oslo-Fjords angetroffen. Auf das Vorkommen der Art an der schwedischen W-Küste ist bereits (S. III. e 67) hingewiesen worden (vergl. hierzu auch JÄGERSKIÖLD 1933, p. 452).

Amphihelia oculata bewohnt den nördlichen Teil des Atlantik, S bis zum europäischen Mittel- und zum Karäibischen Meer. An der norwegischen Küste kommt sie im Andfjord, also noch jenseits des Polarkreises, vor. Ihre genaue Verbreitung an den skandinavischen Küsten ist nicht bekannt. Wahrscheinlich hat sie eine ähnliche Verbreitung wie *Lophohelia prolifera*, mit der sie vielfach den Standort teilt (vgl. S. III. e 76).

3. Vertikale Verbreitung. — Nur 4 der hier behandelten Steinkorallen-Arten sind hinsichtlich ihrer vertikalen Verbreitung so weit erforscht, daß sich über sie einigermaßen zuverlässige Angaben machen lassen. *Caryophyllia smithi* kommt an der englischen Küste von der Grenze des Niedrigwassers bis 55 m Tiefe vor (Jl. Marine Biol. Assoc. Plymouth, 7.2, p. 205; 1904). Daß ihre Standorte bei Springtide gelegentlich trockenfallen, hat schon GOSSE (1860) berichtet.

Die vertikale Verbreitung von *Flabellum deludens* erstreckt sich von 250 bis 1650 m. Doch liegen alle norwegischen Standorte der Art zwischen den Isobathen von 250 und 480 m. — Ausgesprochen eurybath ist *Lophohelia prolifera*, die in Tiefen von 60 bis fast 2100 m angetroffen wird. Im Trondhjemsfjord, wo sie nach BROCHs Erfahrungen an eine Wassertemperatur von mindestens $+6.6^{\circ} C$ gebunden ist, beginnen die *Lophohelia*-Bänke in 200 m und reichen hinab bis 600 m, so weit wie das warme atlantische Wasser. Diese Tiefenverbreitung darf nach BROCH als typisch angesehen werden. Im Beitstad-Fjord steigt *Lophohelia* bis 60 m Tiefe empor (DONS 1932). Am Ausgange des Oslo-Fjords fand man die Art lebend in etwa 200 m, und an den Koster-Inseln (W-Küste Schwedens) kommt sie in 86 m Tiefe vor. — Die Tiefenverbreitung von *Amphihelia oculata* erstreckt sich von 200 bis 1630 m. Im And-Fjord holte sie das Schleppnetz aus 350 bis 400 m Tiefe; im Trondhjems-Fjord lebt sie in denselben Wassertiefen wie *Lophohelia*, nur liegt ihre obere Grenze ein wenig tiefer.

4. Fossiles Vorkommen. — *Lophohelia prolifera* war bereits im Tertiär verbreitet. In der auch rezent bekannten var. *gracilis* Seguenza tritt sie schon im oberen Miozän von Messina auf. Die typische Form findet sich sodann im oberen Pliozän von Italien und jungdiluvial im südlichen Norwegen (Fig. 50) etwa 100 m über dem Meeresspiegel (Drøbak und Barholmen). Unter der Voraussetzung, daß *Lophohelia prolifera* im

Diluvium die gleiche Tiefenverbreitung hatte wie in der Gegenwart, dürfen wir aus diesen fossilen Funden den Schluß ziehen, daß die Umgebung von Drøbak und Barholmen in postglazialer Zeit eine Hebung von mindestens 175 *m* erfahren hat. Diese Schätzung beruht auf der Erwägung, daß die Fundstätten etwa 100 *m* über dem Niveau des Skagerak liegen und *Lophohelia prolifera* heutzutage nirgends in geringerer Tiefe als 75 *m* lebt. Solche Gedankengänge finden eine Stütze in den Berechnungen, die der Geologe SEDERHOLM über die nacheiszeitliche Hebung Fennoskandias ausgeführt hat. Auf der von ihm entworfenen Karte schneidet die Isanabase von 150 *m* den Ausgang des Oslo-Fjords. Drøbak liegt zwischen den Isanabasen von 175 und 200 *m*⁶⁾. Vergl. hierzu auch SVEN EKMAN (Spät- und postglaziale Geschichte der Nordseefauna; S. I. b 15).

Subfossile *Lophohelia*-Bänke sind an der W-Küste Norwegens weit verbreitet. Die am weitesten in die Polarzone vorgeschobenen liegen nach NORDGÅRD im Øksfjord und im Stjærnsund N von 70° N. Die *Polargrenze der subfossilen Lophohelia-Bänke liegt im nördlichen Atlantik also in höheren Breiten als diejenige der rezenten Bänke*; d. h. in postglazialer Zeit ist die Polargrenze von *Lophohelia* in niedere Breiten zurückgewichen, eine Tatsache, die sich wohl nur durch die Annahme einer Erniedrigung der Wassertemperatur an ihren nördlichsten Standorten erklären läßt.

Flabellum deludens war vermutlich schon im Pliozän weltweit verbreitet. Fossile Funde liegen aus jener Epoche des Tertiärs aus Italien, Sizilien, Sardinien und Java vor. — *Amphihelia oculata* ist fossil aus dem oberen Pliozän Italiens bekannt.

Bewegung

Sämtliche in der Nordsee und ihren Nachbargebieten heimischen Steinkorallen gehören dem sessilen Benthos an. Auf dem Meeresgrunde festgewachsen, entbehren sie ganz der Fähigkeit der freien Ortsbewegung. Ihre Larven sind nur während kurzer Zeit im Plankton anzutreffen.

Ernährung

Während man vor 50 Jahren ganz allgemein die Steinkorallen für Planktonfresser hielt, später glaubte, daß sie ihren Nahrungsbedarf mit den Assimilaten der in ihrem Entoderm lebenden Zooxanthellen deckten (BRANDT) oder gelöste Nährstoffe wenigstens zum Teil dem Meerwasser entnehmen (PÜTTER), schienen Untersuchungen des Mageninhalts darauf hinzudeuten, daß die Zooxanthellen selbst von den Madreporarien gefressen werden (GARDINER). Dieser Standpunkt wird neuerdings mit besonderem Nachdruck von BOSCHMA vertreten. Er meint, daß bei den Riffforallen die Ernährung auf Kosten der Algen die wesentliche sei und insbesondere bei Arten mit kleinen Polypen praktisch gar keine andere Nahrung aufgenommen werde. Nur in 1 bis 2% der untersuchten Fälle hat man im Gastralraum der Madreporarien Reste geformter Nahrung gefunden. Aber dies erklärt sich wohl aus der Gewohnheit der Tiere, nur bei Nacht zu fressen, sowie ihrer Fähigkeit, die aufgenommene Nahrung in wenigen Stunden zu verdauen. Entscheidend

⁶⁾ J. J. SEDERHOLM: Sur la géologie quaternaire et la géomorphologie de Fennoscandia; in: Bull. Comm. géol. Finlande, 30; Helsingfors 1911.

für die Beurteilung der Frage nach der Ernährung der Steinkorallen ist jedenfalls die Tatsache, daß nicht nur manche Bewohner des Seichtwassers, sondern auch sämtliche Tiefsee- und Kaltwasserkorallen gar keine Algen in ihren Geweben beherbergen. Für sie scheiden also die Zooxanthellen von vornherein als Nahrungsquelle aus. Dies gilt vor allem auch für die hier behandelten Arten. Nach den Fütterungsversuchen von VAUGHAN kann es als erwiesen gelten, daß viele Riffforallen keine pflanzliche Nahrung zu sich nehmen, sondern ausschließlich tierische Substanzen verdauen. Auch YONGE & NICHOLLS haben keinerlei Anzeichen dafür gefunden, daß Zooxanthellen von den Madreporarien verdaut werden; wohl aber gelang es ihnen, in den Geweben einer Steinkorallenart eine starke Protease nachzuweisen, die Proteine und Polypeptide zu Aminosäuren abbaut, eine ausschließlich gegenüber Dipeptiden wirksame Peptidase sowie eine schwache Lipase und eine gleichfalls schwache Glykogenase. *Demnach sind die Steinkorallen rein karnivor und auf die Verdauung von Proteinen, Fetten und Glykogen angewiesen.*

Bei vielen Steinkorallen leistet der Zilienbesatz des Ektoderms wesentliche Hilfe bei der Nahrungsaufnahme. So bleibt bei *Caryophyllia* die Bewimperung der Körperwand, der Mundscheibe und des Schlundrohrs dauernd erhalten, während sie an den Tentakeln, offenbar im Zusammenhange mit der Ausbildung starker Nesselbatterien (S. III. e 63), schwindet.

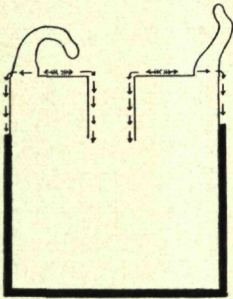


Fig. 51.

Schema der von den Zilien des Ektoderms verursachten Wasserströmung bei *Caryophyllia* während des Nahrungsimpports. Die Pfeile geben die Richtung der Strömung an. Die dicke schwarze Linie entspricht der Lage des Kelches.

Nach O. CARLGREN (1905).

Auf dem Peristom (Fig. 51) erzeugen die Zilien eine zentripetal gerichtete Wasserströmung, durch die kleine Nahrungsbrocken rasch dem Schlundrohr zugeführt werden, wo sie in einen abwärts fließenden Wimperstrom geraten. Auf den peripheren

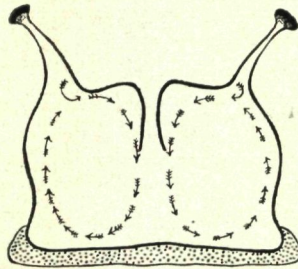


Fig. 52.

Wasserzirkulation im Innern einer jungen Steinkoralle.

Nach J. E. DUERDEN (1904).

Teilen der Mundscheibe haben die Zilien eine zentrifugale Schlagrichtung; an der Körperwand fließt der Strom von oben nach unten. Die Flimmerbewegung der Mundscheibe ist also nicht einheitlich, eine Tatsache, durch die sich *Caryophyllia* wesentlich von den bei Aktinarien beobachteten Typen (vgl. Teil III. e₂) unterscheidet. Während man bei *Caryophyllia* nicht daran zweifeln kann, daß die Hauptarbeit

bei der Nahrungsaufnahme von den stark bewehrten Tentakeln geleistet wird und der Wimperstrom des Peristoms nur helfend eingreift, liegen die Verhältnisse bei gewissen tropischen Agariciiden mit rückgebildeten Tentakeln wesentlich anders. Dort erfolgt die Nahrungsaufnahme ausschließlich durch den Wimperstrom. Bei gewissen Steinkorallen tritt auch, wie DUERDEN nachgewiesen hat, die durch die Drüsenzellen des Ektoderms erfolgende Schleimsekretion in den Dienst der Nahrungsaufnahme, indem kleine auf die Mundscheibe geratene Partikel sofort mit einem Schleimmantel umgeben und in das Schlundrohr befördert werden.

Die Wasserzirkulation, die in der Gastralhöhle einer jungen Steinkoralle durch Zilienbewegung erzeugt wird, soll Fig. 52 veranschaulichen. Die Regelmäßigkeit der Strömung wird nur an der Mündung der Tentakel unterbrochen, wo es zur Bildung kleiner Strudel kommt.

Nicht selten werden bei den Madreporarien die Mesenterialfilamente durch die Mundöffnung nach außen gestoßen; regelmäßig tritt dies ein, wenn das Tier sich einen großen Nahrungsbrocken nicht einverleiben kann. In einem solchen Falle erfolgt die Verdauung ganz oder teilweise außerhalb der Gastralhöhle. Als Organe der Verdauung erwiesen sich im Experiment die Mesenterialfilamente; sie bestehen aus einem Drüsenrand und einer absorptiven Zone, welche Absorption, intrazelluläre Verdauung und Exkretion besorgt. Karmin oder Eisensaccharat, die man in das Gewebe der Randplatte (S. III. e 65) injiziert, werden nur durch die Zellen der absorptiven Zone ausgeschieden, wohin sie teilweise durch Wanderzellen in der Mesogloea gebracht werden.

Sinnesleben Über das Sinnesleben der in der Nordsee heimischen Steinkorallen ist wenig bekannt. Daß *Caryophyllia smithi* sich nur nachts entfaltet, wird von GOSSE hervorgehoben. *Lophohelia prolifera* streckt ihre Tentakel auch im Sonnenlicht aus.

Fortpflanzung Neben Geschlechtertrennung kommt bei den Steinkorallen auch Zwittertum vor. Nicht selten findet man bei Hermaphroditen in einem und demselben Individuum neben Mesenterien, die nur männliche Gonaden produzieren, und solchen, die ausschließlich Ovarien hervorbringen, auch Mesenterien, die mit Hoden und Eierstöcken ausgestattet sind.

Manche tropische Madreporarien produzieren das ganze Jahr hindurch Geschlechtsprodukte, bei anderen ist die sexuelle Fortpflanzung an bestimmte Jahreszeiten gebunden. So fällt bei *Caryophyllia smithi* die geschlechtliche Fortpflanzung in das Frühjahr. Bei hermaphroditischen Arten kommt synchrone Ausbildung der Geschlechtsprodukte nicht vor; vielmehr scheint Dichogamie die Regel zu bilden. Protandrie ist nachgewiesen worden; wahrscheinlich gibt es aber auch protogyne Arten.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung bildet bei den Steinkorallen den Ausgangspunkt der Stockbildung. Bei *Caryophyllia smithi* wird eine Koloniebildung bisweilen dadurch vorgetäuscht, daß eine Planula sich

auf der Epitheca festsetzt. Auf diese Weise können sog. Doppeltiere entstehen. Da *Caryophyllia smithi* häufig in Gruppen von 20 bis 30 Individuen auftritt, findet eine solche Ansiedlung auf den Kelchen älterer Tiere nicht allzu selten statt. Aber auch die Aggregation liefert mitunter Produkte, die man ohne genaue Untersuchung für Teilungsstadien halten würde. Wahrscheinlich kommt ungeschlechtliche Fortpflanzung bei *Caryophyllia smithi* überhaupt nicht vor. Dagegen ist sie eine regelmäßige Erscheinung bei *Lophohelia prolifera* und *Amphihelia oculata*. Während bei *Lophohelia* ein Teil des Kelches selbst die Knospen erzeugt und diese dauernd mit dem Kelch des Mutterpolypen kommunizieren, erfolgt die Knospung bei *Amphihelia* extrakalazinal. Dort besteht zwischen den Kelchen von Muttertier und Knospe keine Kommunikation.

Entwicklungsgeschichte

1. Embryonale und postembryonale Entwicklung. — Befruchtung, Furchung und Gastrulation sind bei den für unser Gebiet in Betracht kommenden Arten bisher noch nicht beobachtet oder wenigstens nicht beschrieben worden. Auch die Larven der einzelnen Arten sind nicht bekannt. Nach V. KOCH (1897) sind die Larven der mediterranen *Caryophyllia cyathus* gelblichweiß, 0,8 mm lang und 0,5 mm breit. „Die Bewegung geschieht vermittels zahlreicher Wimpern, die überall dem Ektoderm aufsitzen, und zwar ist immer der aborale Pol nach vorn, der Mund nach unten gekehrt. Die jüngsten Larven haben zuerst eine birnförmige Gestalt, indem das orale Ende meist dick und abgerundet, das aborale dagegen spitz geformt ist. Sie beginnen sich aber bald zu strecken, verändern oft ihre Form und werden schließlich \pm elliptisch... Durch starke Streckung wird die Form zuweilen nahezu zylindrisch, mit abgerundetem Vorder- und fast ganz abgeplattetem Hinterende. Die Vorwärtsbewegung der Larven geschieht ziemlich schnell, aber nicht immer gleichförmig: manchmal halten sie plötzlich inne und biegen dann häufig das Vorderende etwas nach unten, häufig rotieren sie um ihre Hauptachse. Die Richtung der Bewegung ist manchmal grade, meistens aber, besonders wenn sie an der Oberfläche des Wassers, die sie bevorzugen, schwimmen, ist die Bahn kreisförmig.“ Es ist kaum anzunehmen, daß die Larve von *Caryophyllia smithi* ein wesentlich abweichendes Verhalten zeigt. Nach GOSSE (1860) dauert die Schwärmzeit der Larven von *Caryophyllia smithi* 1 bis 2 Wochen. Dies stimmt gut überein mit den Erfahrungen an tropischen Steinkorallen, bei denen die Schwärmzeit der Larven zwischen 2 und 23 Tagen schwankt.

In der Entstehung der Protomesenterien scheint die Folge 4-2-1-3 vorzuherrschen. Ein *Edwardsia*- und ein *Halcampula*-Stadium (vgl. Teil III. e₂) lassen sich auch in der Entwicklung der Steinkorallen nachweisen. Nach KREMPF macht sich bei manchen Madreporarien bald nach Ausbildung der Planula eine vertikale Kammerung bemerkbar, die darauf hindeutet, daß der Organisationsplan dieser Tiergruppe

⁷⁾ Sie sind also anderer Herkunft als die bekannten „Doppeltiere“ der Seenelke (vergl. hierzu Fig. 119 in Teil III. e₂).

ursprünglich ein ganz anderer gewesen ist, als man nach dem späteren Verlauf der Ontogenie und dem Bau der erwachsenen Steinkoralle annehmen sollte. Ganz vorübergehend soll eine Gliederung der Planula in 3 Segmente auftreten, deren Rückbildung durch eine von der ventralen Seite ausgehende Atrophie eingeleitet wird. Nachdem die Larve das *Halcampula*-Stadium erreicht und sich auf einer Unterlage festgesetzt hat, machen sich die ersten Andeutungen des Skeletts bemerkbar. Durch die Untersuchungen G. v. KOCHS ist die ektodermale Entstehung des Madreporarienskeletts sicher nachgewiesen worden. Zunächst scheiden die Ektodermzellen des Fußes (Kalikoblasten) eine ringförmige Scheibe ab, die auf dem Substrat durch eine organische Kittmasse befestigt zu werden scheint. Ob es sich hierbei um eine intrazelluläre Kalkbildung handelt, wie v. HEIDER und OGILVIE annehmen, oder ob die Kalkfasern außerhalb der Bildungszellen in einem von diesen abgeschiedenen Sekret entstehen, wie v. KOCH, FOWLER und BOURNE meinen, ist eine noch ungelöste Frage. Indem der Kalkring sich durch Bildung neuer Sphärökrystalle in eine kompakte Kalkscheibe verwandelt, entsteht zunächst die Basalplatte und später die Prototheca (S. III. e 65). Bei manchen Steinkorallen erscheinen die Septen der beiden ersten Zyklen gleichzeitig; bei anderen eilen die Septen der 6 primären Endozöle den übrigen Septen in der Entwicklung voraus.

2. Wachstum, Lebensdauer. — Über das Wachstum tropischer Steinkorallen sind wir durch Berichte von Forschungsreisenden verhältnismäßig gut unterrichtet. Aus ihnen ergibt sich, daß alle verzweigten Riffkorallen schnellwüchsig sind, während für die inkrustierenden Formen der gleichen Standorte ein langsames Wachstum die Regel bildet. Beobachtungen über das Wachstum von Kaltwasserkorallen liegen nur in sehr beschränkter Zahl vor. Eine Kolonie von *Lophohelia prolifera* zeigte in 6 Jahren eine Längenzunahme von 4.5 cm, also ein durchschnittliches jährliches Längenwachstum von 0.75 cm. Danach wird man den über $\frac{1}{2}$ m hohen Stöcken von *Lophohelia prolifera* ein Alter von Jahrzehnten zuschreiben müssen. Exakte Feststellungen des Lebensalters der Madreporarien sind nur gelegentlich gemacht worden (vgl. S. III. e 77). Für die Gattung *Flabellum* wird als maximales Alter 24 Jahre angegeben.

3. Regeneration. — Daß die Steinkorallen über ein beträchtliches Regenerationsvermögen verfügen, beweisen die häufigen Funde solitärer Arten mit verheilten Kelchbrüchen. Bei *Flabellum deludens* soll unter Umständen schon eine heftige Kontraktion des Polypen einen Bruch des überaus zarten, zerbrechlichen Kelches herbeiführen. Der hohen Verlustwahrscheinlichkeit entspricht hier ein großes Regenerationsvermögen. *Caryophyllia smithi* ist, wie schon GOSSE (1860) beobachtete, nicht nur imstande, den oralen Körperpol des Polypen, sondern auch große Teile des Skeletts mit zahlreichen Septen binnen kurzer Zeit zu ersetzen. Systematisch angestellte Versuche liegen bisher nicht vor. Bezüglich des Vorkommens von Konkreszenz bei *Lophohelia* und *Amphihelia* sei auf S. III. e 76 verwiesen.

Beziehungen zur Umwelt

Die *Lophohelia*-Bänke der norwegischen Küste beherbergen eine artenreiche, in ihrer Zusammensetzung konstante Fauna, die für diese Assoziation durchaus charakteristisch ist. Nach H. BROCH (1922) beteiligen sich im Trondhjemsfjord am Aufbau der Bänke vor allem Stylasteriden (*Stylaster gemmatus* Esp., *Stylaster norvegicus* Gunn.) und Oktokorallen (*Paragorgia arborea* L., *Primnoa resedaeformis* Gunn., *Anthothela grandiflora* M. Sars, *Paramuricea plocamus* L.). „Wie uns jeder Dredgezug beweist“, so schreibt HJ. BROCH, „haust in diesen bunten Korallenwäldern eine nicht minder bunte Gesellschaft frei beweglicher Tierformen. Stets stoßen wir auf einige kleine Cottiden, und stets lebt dort der Rotbarsch (*Sebastes marinus* L.), der denn auch auf diesen nahrhaften Gründen regelmäßig und massenhaft geangelt wird. Gewisse Garnelenarten, wie *Spirontocaris polaris* Sab., sind anscheinend hier zu Hause, und über die Zweige der Madreporarien und zarteren Oktokorallen turnen abenteuerliche decapode Krebschen wie *Galathodes tridentatus* L. und bizarr geformte isopode Krebstierchen wie *Arcturus*; an den nackten Stämmen und Zweigen aber der Hydroidenkolonien wie der Oktokorallen haften meistens schneeweiße Cirripedien, wie *Scalpellum strömi* M. Sars. Durch das Gewirr der Zweige und Äste drängt sich ein Heer stets hungeriger Schlangensterne, und in verlassenen pergamentenen Röhren des Wurmes *Chaetopterus* wohnt sehr oft der bis zu einem Fuß lange größte Borstenwurm der Siedlung *Leodice gunneri* Storm, ein in allen Farben des Regenbogens schillerndes Tier. Zwischen den Ästen der Lophohelien leben polynoide Würmer, unter ihnen häufig die schneeweiße *Harmathoë oculinarum* Storm und seltener die violette *Harmathoë violacea* Storm; auch Nemertinen sucht man hier nie vergebens. Eigentümlich ist das häufige Vorkommen gewisser Hydroiden...“

Auf toten *Lophohelia*-Bänken treten Mollusken und Brachiopoden stärker hervor. So nennen KIAER & WOLLEBAEK (1913) als Leitformen der *Lophohelia*-Assoziation im Oslo-Fjord: *Lima excavata* Fabr., *Chiton abyssorum* M. Sars, *Emarginula crassa* Sowb., *Terebratulina caput serpentis* L., *Waldheimia cranium* Müll., *Pecten aratus* Gmel., *Pecten vitreus* Chemn., *Cardium minimum* Phil. und *Milne-Edwardsia loveni* Carlgr. (vgl. hierzu Teil III. e₂). In der sogenannten *Waldheimia*-Assoziation an den Koster-Inseln (W-Küste Schwedens) lebt *Lophohelia prolifera* in Gesellschaft von *Waldheimia cranium* Müll., *Polymastia mamillaris* O. F. Müll., *Retepora beaniana* King, *Nymphon* spec., *Axinella rugosa* O. Schmidt, *Reniera cinerea* (Grant), *Mycale lingua* Bwbk. und *Polycarpa pomaria* Savigny.

Ein häufiger Bewohner der *Lophohelia*-Bänke ist auch *Amphihelia oculata*. Von dieser Steinkoralle schreibt schon DE LACAZE-DUTHIERS (1897, p. 143): „La puissance blastogénétique est des plus actives dans cette espèce. Tout ce qui touche à une partie du zoanthodème vivant est fixé, retenu et recouvert per le sarcosome d'abord, et plus tard par le tissu scléreux.“ PRUVOT & RACOVITZA (Archs. de Zool. exp. gén., [3], 3, p. 399; 1895) verdanken wir die Abbildung einer Kolonie von *Amphihelia oculata*, die eine Röhre von *Eunice florideana* Pourt. voll-

kommen mit ihrem Coenosteum eingehüllt hat. Die gleiche Fähigkeit, Fremdkörper zu inkrustieren, besitzt *Lophohelia*. Nicht nur Anneliden, Mollusken, Bryozoen, auch andere tierische Bewohner der *Lophohelia*-Bänke werden von diesen beiden Madreporarien überzogen, und indem Zweige benachbarter Stöcke miteinander verschmelzen, entsteht eine unentwirrbare Masse sparriger Korallenäste, die oft genug einen erheblichen Prozentsatz der auf diesen Bänken heimischen Fauna umschließen. Zur Entstehung recht sonderbarer Gebilde führt die Konkreszenz von *Lophohelia* und *Amphihelia*.

Sie kommt wohl meist dadurch zustande, daß sich eine Larve der einen Art auf einem Stocke der anderen Species niederläßt. Da sich das Zönosteum der beiden Gattungen nicht unterscheiden läßt, so ist es oft unmöglich, an einem solchen Verschmelzungsprodukt (Fig. 53) die Grenze der beiden Komponenten anzugeben. Nur bezüglich der Kelche, deren Größe und Struktur verschieden sind, ist eine Entscheidung möglich.

Von Epöken der *Caryophyllia smithi* ist der Rankenfüßer *Pyrgoma anglicum* Leach zu erwähnen, der oft in beträchtlicher Zahl den oberen Rand dieser Becherkoralle besetzt. Er ist an der englischen Küste so häufig, daß dort an manchen Standorten kaum ein Exemplar von *Caryophyllia smithi* gefunden wird, das frei von Cirripedien ist.

Obwohl die in der Nordsee und ihren Nachbargebieten heimischen Madreporarien zooxanthellenfrei sind, sei hier daran erinnert, daß der größte Teil der im Flachwasser lebenden Steinkorallen einzellige Algen in seinem Entoderm beherbergt. Die Frage, welche Rolle diese pflanzlichen Organismen im Stoffwechsel der Korallen spielen, wird sehr verschieden beantwortet. Daß der Besitz von Zooxanthellen für die Madreporarien keine Lebensnotwendigkeit bedeutet, beweist nicht nur das Vorkommen algenfreier



Fig. 53.

Konkreszenz von *Lophohelia prolifera* und *Amphihelia oculata*. Die großen Kelche gehören zu *Lophohelia*, die kleinen zu *Amphihelia*.
Nach S. J. HICKSON (1924).

Tiefsee- und Kaltwasserkorallen, sondern mehr noch das gelegentliche Auftreten einzelner zooxanthellenfreier Kolonien innerhalb einer normalerweise mit Algen infizierten Art. Die alte Anschauung, daß die Algen eine wichtige Nahrungsquelle ihrer Wirte darstellen, wird heutzutage von der Mehrzahl der Korallenforscher auf Grund experimenteller Erfahrungen abgelehnt (vgl. hierzu S. III. e 71).

YONGE & NICHOLLS sind der Meinung, daß die Zooxanthellen ihren Wirten zwar keinerlei Nährstoffe liefern, aber doch eine wichtige Funktion ausüben, indem sie automatisch aus den Geweben der

Korallen die Endprodukte des Stoffwechsels entfernen und so gewissermaßen die Rolle exkretorischer Organe spielen. Nach THIEL kommt der von den Algen produzierte Sauerstoff den Steinkorallen bei der Bildung ihres Skeletts zugute. Voraussetzung für die Abscheidung von kohlensaurem Kalk ist das Vorhandensein einer beträchtlichen Menge Kohlensäure, die durch rege Verbrennung nach vorausgegangener reichlicher Aufnahme von O_2 entsteht. Zweifellos ist nun aber bei den Formen mit großem, massigem Skelett und verhältnismäßig kleinen Polypen die Aufnahme von O_2 erschwert. Die Tentakel haben eine sehr kleine Oberfläche, die Mundscheibe ist mit einer Schleimschicht überzogen, die dem Auffangen der Nahrung dient. Als atmende Flächen kommen hauptsächlich die tief im Innern des Körpers verborgenen Mesenterien in Betracht, und dort erzeugen die Algen den Sauerstoff, den die Polypen zum Aufbau ihres Skeletts brauchen. Die Steinkorallen der Nordsee leben in einem Medium, dessen niedrige Temperatur die Sprossung ihrer Kolonien verlangsamt. Infolgedessen weisen ihre Skelette geringere Ausmaße auf als die ihrer tropischen Verwandten, und es besteht kein Mißverhältnis zwischen dem Umfange des Skeletts und der Größe der atmenden Flächen. Solche Steinkorallen sind zur Deckung ihres O_2 -Bedarfs nicht auf die Mitwirkung von Zooxanthellen angewiesen, und daher vermögen sie auch noch in Wassertiefen zu leben, in denen Lichtmangel eine Assimilationstätigkeit der Algen ausschließt.

Daß es leuchtende Steinkorallen gibt, war schon MACINTOSH (1885) bekannt; in zwei Fällen konnte KRUKENBERG die Lumineszenz von Madreporarien auf die Anwesenheit von *Noctiluca miliaris* zurückführen.

Haltung im Aquarium

Caryophyllia smithi gehört zu denjenigen Korallentieren, deren Haltung im Aquarium keine Schwierigkeiten bereitet. GOSSE (1860) hielt die Art $2\frac{1}{2}$ Jahre in einem Seewasserbecken, wo sie bei Fleischfütterung gut gedieh. DE LACAZE-DUTHIERS (1897) hat *Lophohelia prolifera* und *Amphihelia oculata* länger als 3 Mon. in einem Zimmeraquarium beobachtet. Während die *Lophohelia*-Stöcke sich voll entfalteteten, blieben die Polypen von *Amphihelia* während der ganzen Beobachtungszeit kontrahiert.

Wirtschaftliche Bedeutung

In manchen Gegenden der Tropen bilden Steinkorallen das wichtigste Baumaterial. Auf sie ist man dort bei der Mörtelbereitung, der Zementfabrikation, beim Pflastern von Straßen und beim Bau von Wellenbrechern, aber auch bei der Herstellung von Tünchen und Anstrichfarben sowie bei der Beschaffung von Kalk für Zwecke der Bodendüngung angewiesen. Als Filtermaterial für Abwässerkläranlagen haben sie sich vorzüglich bewährt. Die Eingeborenen der Südsee fertigen sich aus Steinkorallen Feilen, Bohrer, Reibplatten, Stampfer und andere Werkzeuge. Pulverisierte Steinkorallen wurden früher als Schleifmittel, besonders auch als Zahnpulver verwendet. Als magische Heil- und Schutzmittel haben Madreporarien noch heutzutage eine erhebliche Bedeutung (vgl. hierzu PAX

& ARNDTs Rohstoffe des Tierreichs, **2**, p. 95—102, 311—312; 1928/29, sowie PAX in: Mitt. Zool. Mus. Berlin, **19**, p. 334—336; 1933).

In früheren Zeiten wurde „*Corallium album*“ auch in Deutschland vielfach als absorbierendes Arzneimittel gebraucht. In der zoologischen Literatur ist häufig behauptet worden, daß das echte *Corallium album* des Handels ausschließlich der auch in den Randgebieten der Nordsee heimischen *Amphihelia oculata* entstamme. Tatsächlich hat man jedoch außer dieser Species auch Vertreter anderer Gattungen und Familien der Steinkorallen zur Herstellung jenes Präparats verwendet. Gegenwärtig werden pulverisierte Steinkorallen durch „*Conchae praeparatae*“ ersetzt, so daß im Drogenhandel heutzutage unter „*Corallium album pulvis*“ geradezu geschlammte Austernschalen verstanden werden.

Bei den Fischern sind die *Lophohelia*-Bänke wenig beliebt, weil an den sparrigen Ästen der Korallen die Netze und Langleinen zerreißen. Sie gelten geradezu als der Fischerei schädlich (JOUBIN 1922). Besonders unangenehm sind die „pilebein“, wie die norwegischen Fischer *Lophohelia prolifera* nennen, für die Fischerei im Oslo-Fjord, weil dort die toten Bänke stellenweise nur in 5 m Tiefe liegen (HJ. BROCH).

Nachtrag Während der Korrektur machte mich Herr HJ. BROCH (Oslo) darauf aufmerksam, daß die beiden oben besprochenen Gattungen *Lophohelia* und *Amphihelia* von MILNE EDWARDS & JULES HAIME einige Jahre früher (in: C. R. Acad. Sci. Paris, **29**; 1849, und in: Ann. des Sci. nat., [3, Zool.], **13**, p. 80, 84; 1850) unter den Namen *Lophelia* und *Amphelia* bereits beschrieben wurden. Den Nomenklaturregeln nach müßten damit die gebräuchlichen und auch hier angewandten Namen *Lophohelia* durch *Lophelia* und *Amphihelia* durch *Amphelia* ersetzt werden.

Literatur 1. Schriften allgemeinen Inhalts.

- BOSCHMA, H.: The nature of the association between Anthozoa and Zooxanthellae; in: Proc. Amer. Acad. Arts Sci., **11**, p. 65—67; 1925.
- BOURNE, G. C.: Studies on the structure and formation of the calcareous skeleton of the Anthozoa; in: Quart. Jl. micr. Sci., **41**, p. 499—547, Taf. 40—43, 1899.
- CARLGRÉN, O.: Über die Bedeutung der Flimmerbewegung für den Nahrungstransport bei den Actinariern und Madreporarien; in: Biol. Ctrbl., **25**, p. 308—322; 1905.
- ENDERS, M.: Calcit und Aragonit im Skelett der Anthozoen; in: Arch. f. Naturgesch., (NF), **1**, 4, p. 646—653; 1932.
- FOWLER, G. H.: The anatomy of the Madreporaria; in: Quart. Jl. micr. Sci., **25**, p. 577 bis 597, Taf. 40—42; 1885; **27**, p. 1—16, Taf. 1; 1887; **28**, p. 1—19, Taf. 1—2; 1888.
- v. KOCH, G.: Die morphologische Bedeutung des Korallenskeletts; in: Biol. Ctrbl., **2**, p. 583—593; 1883.
- Mitteilungen über das Kalkskelett der Madreporarien; in: Morph. Jahrb., **8**, p. 85—86, Taf. 3; 1891.
- Entwicklung von *Caryophyllia cyathus*; in: Mitth. zool. Stat. Neapel, **12**, p. 755 bis 772, 21 Zinkogr., Taf. 34; 1897.
- KREMPF, A.: L'embryogénie des Anthozoaires; in: Bull. Inst. Sci. Saigon, **1**; 1921.
- KÜHN, O.: Variationsuntersuchungen an rezenten Korallen und ihre Anwendbarkeit auf die fossilen; in: Verhandl. zool.-botan. Gesellsch. Wien, **74**, 75 (1924/25), p. 129—134; 1926.
- DE LACAZE-DUTHIERS, H.: Faune du Golfe du Lion. Coralliaires (Deuxième mémoire); in: Arch. de Zool. exp. gén., (3), **5**, p. 1—249, 10 fig., Taf. 1—12; 1897.
- MATTHAI, G.: Is the Madreporian skeleton an extraprotoplasmatic secretion of the polyps?; in: Proc. Cambridge Philos. Soc., **19**, p. 164—166; 1918.
- Histology of the soft parts of Astreaeid Corals; in: Quart. Jl. micr. Sci., (NS), **67**, p. 101—122, Taf. 7—8; 1923.
- OEILVIE, M.: Microscopic and systematic study of Madreporarian types of Corals; in: Philos. Trans. Roy. Soc. London, **187**; 1896.
- The lime-forming layer of the Madreporarian polyp; in: Quart. Jl. micr. Sci., (NS), **49**, p. 203—212; 1905.

- ORTMANN, A.: Die Morphologie des Skelettes der Steinkorallen in Beziehung zur Koloniebildung; in: Zs. f. wiss. Zool., 50, p. 278—316, Taf. 11; 1890.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Über die Symmetrie-Verhältnisse der Steinkorallen; in: Paläontol. Zs., 12, p. 214—263, 60 fig.; 1930.
- THIEL, M. E.: Zur Frage der Ernährung der Steinkorallen und der Bedeutung ihrer Zooxanthellen; in: Zool. Anz., 81, p. 296—305; 1929.
- YONGE, C. M.: Studies on the physiology of Corals. 1. Feeding mechanisms and food; in: Sci. Rep. Great Barrier Reef Exp., 1. 2, p. 13—58, 35 fig., 2 Taf.; 1930. — 2. Digestive enzymes; in: Ebenda, 1. 3, p. 59—81, 6 fig.; 1930. — 3. Assimilation and excretion; in: Ebenda, 1. 4, p. 83—92, 1 fig., 1 Taf.; 1931.
- & A. G. NICHOLLS: Studies on the physiology of Corals. 4. The structure, distribution and physiology of the Zooxanthellae; in: Sci. Rep. Great Barrier Reef Exp., 1. 6, p. 135—176, 19 fig., 2 Taf.; 1931.

2. Schriften über Korallenbauten.

- BÖTTGER, L.: Geschichtliche Darstellung unserer Kenntnisse und Meinungen von den Korallenbauten; in: Zs. f. Naturwiss., 63, p. 241—304; 1890.
- DARWIN, CH.: The structure and distribution of Coral reefs. — London 1842.
- DAVIS, W. M.: The Coral Reef Problem; in: Amer. Geogr. Soc., Spec. Publ. 9; 1928.
- GARDNER, J. S.: Coral reefs and atolls, being a course of lectures delivered at the Lowell Institute at Boston. — London 1930.
- GÜNTHER, S.: Die Korallenbauten als Objekt wissenschaftlicher Forschung vor Darwin; in: S.-B. Bayr. Akad. Wiss. München, math.-nat. Kl., 14, p. 1—42; 1910.
- LANGENBECK, R.: Die Theorien über die Entstehung der Koralleninseln und Korallenriffe. — Leipzig 1890.
- VAUGHAN, T. W.: Corals and the formation of Coral Reefs; in: Smithsonian Rep. for 1917 (Publ. 2506); Washington 1919.
- YONGE, C. M.: A year on the Great Barrier Reef. The story of Corals and of the greatest of their creations. — London & New York 1930.

3. Schriften über Madreporarien der Nordsee und ihrer Nachbargebiete.

- BROCH, HJ.: Nesledyr (Coelenterater) i Biskop Johan Ernst Gunnerus' avhandlingar; in: Johan Ernst Gunnerus, Mindeblade utgit av det Kongl. Norske Videnskab. Selsk. Trondhjem, p. 97—111, 5 fig., 1 Taf.; 1918.
- Riffkorallen im Nordmeer einst und jetzt; in: Die Naturwiss., 10, p. 804—806, 1 fig.; 1922.
- The Folden Fjord. Coelenterata, II. Corals; in: Tromsø Mus. Skrift., 1. 12, p. 7—8; 1927.
- CRAWSHAY, L. R.: On the fauna of the outer western area of the English Channel; in: Jl. marin. Biol. Assoc., (NS), 9, p. 292—393, Taf. 6 [Madreporaria, p. 333]; 1912.
- DONS, C.: Et og andet fra mine ekskursioner; in: Tromsø Mus. Aarsb. f. 1913, p. 35—60 [*Lophohelia* p. 58]; 1914.
- [Om sommerens undersøkelser]; in: Ebenda f. 1915, p. 4; 1916.
- Zoologiske Notiser; XV. Om Nord-Norges Korallsamfund; XVII. Om Beitstadsfjordens Korallrev; in: Kongl. Norske Vid. Selsk. Forhandl., 5 (1932), p. 13—16, 143—146; 1933.
- Zoologiske Notizen; XXV. Über die nördlichsten Korallenriffe der Welt; in: Kongl. Norske Vid. Selsk. Forhandl., 6 (1933), p. 206—209; 1934.
- GISLÉN, T.: Epibioses of the Gullmar Fjord. 2. Marine Sociology; in: Kristinebergs Zoologiska Station 1877—1927, Nr. 4, p. 1—380, 13 fig., 6 Taf., 1 Krt.; Uppsala 1930.
- GOSSE, P. H.: A Naturalist's Rambles on the Devonshire Coast. — London 1853 [p. 108—127: *Caryophyllia smithi*].
- A History of the British Sea-Anemones and Corals. — London 1860.

- GUNNERUS, J. E.: Om nogle Norske Coraller; in: Kongl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift., 4. Deel, p. 38—73, Taf. 2; Kjøbenhavn 1768.
- JÄGERSKIÖLD, L. A.: Koraller i Svenska hav; in: Jordan Runt, Jg. 1933, p. 449—458, 7 fig.; 1933.
- JOUBIN, L.: Les coraux de mer profonde nuisibles aux chalutiers; in: Not. et mém., 18; Paris: Office sci. et techn. pêches 1922.
- JUNGERSEN, H.: Conspectus Faunae Groenlandicae: Alcyonaria, Antipatharia og Madreporaria; in: Medd. om Grønland, 23, p. 1155—1212; 1915.
- Alcyonarian and Madreporarian Corals in the Museum of Bergen, collected by the Fram Expedition 1898—1900 and by the „Michael Sars“ 1900—1906; in: Bergens Mus. Aarbok 1915—16, (Naturv. R.), Nr. 6, p. 1—44; 1916.
- KIAER, H., & A. WOLLEBAEK: Om dyrelivet i Kristianiafjorden, 1. Lophoheliafaunaen; in: Nyt Magaz. f. Naturvid., 51, p. 43—52; 1913.
- KRAMP, P. L.: The Godthaab Expedition 1928. Alcyonaria, Antipatharia, and Madreporaria; in: Medd. Grønland, 79. 4, p. 1—20; 1932.
- NORDGÅRD, O.: Hydrographical and Biological Investigations in Norwegian Fjords. — Bergen 1905.
- Et gammelt *Lophohelia*-rev i Trondhjemsfjorden; in: Kongl. Norske Vid. Selsk. Skrift. (1912), Nr. 3, p. 1—8; 1913.
- Faunistic Notes on marine Evertebrates, 4. On the distribution of some Madreporarian Corals in Northern Norway; in: Ebenda, 2, p. 102—105, 3 fig.; 1929.
- PAX, F.: Die Antipatharien und Madreporarien des arktischen Gebietes; in: Fauna arctica, 6. 3, p. 267—280, 8 fig.; 1932.
- Plymouth Marine Invertebrate Fauna.* Being notes of the local distribution of species occurring in the neighbourhood. Compiled from the records of the laboratory of the Marine Biological Association; in: Jl. Marine Biol. Assoc., 7. 2, p. 155—298, 1 Krt.; 1904.
- PRATJE, O.: Korallenbänke in tiefem und kühlem Wasser; in: Ctrbl. f. Mineral., 1924, p. 410—415, 1 fig.; 1924.
- STEPHENS, J.: Alcyonarian and Madreporarian Corals of the Irish Coasts; in: Fisheries Ireland Sci. Invest., 1907. 5, p. 1—28, 1 Taf.; Dublin 1909.
- YONGE, C. M.: A note on *Balanophyllia regia*, the only Eupsammiid Coral in the British fauna; in: Jl. Marine Biol. Assoc., 18, p. 219 bis 224, 2 fig.; 1932.