Tektonische Studien an Hydroidpolypen.

Von

Dr. Hans Driesch.

Mit 12 Abbildungen.

Einleitung.

Pflanzentiere — Zoophyten — haben ältere Forscher den Stamm der Cölenteraten benannt. Gründete sich diese Namengebung auch wohl wesentlich auf die äußere Ähnlichkeit vieler dieser Tiere mit Blumen, so ist doch nicht zu leugnen, daß ihr noch heute ein gewisses Recht innewohnt. Ein großer Teil der Cölenteratenspecies ist im höchstentwickelten Stadium aus Einheiten, die selbst keine Zellen, sondern aus solchen aufgebaut sind, zusammengesetzt. Ich rede hier von den bekannten Haeckel'schen Individualitätsstufen, Zelle, Person, Stock, wenn wir vom Organ als einem nicht selbständig als höchstes Entwicklungsstadium existierenden Gebilde absehen wollen (1878).

Es tritt unter den echten Cölenteraten — Cnidariern — Stockbildung auf bei Siphonophoren und einigen Medusen, bei Korallen und Hydroidpolypen.

Mich jetzt in meinen Erörterungen auf letztere beschränkend, behaupte ich die Gültigkeit der Proportion: Zelle : Hydranth = Hydranth : Stock (= Sproß : Cormophyt), eine eingehende Begründung derselben für überflüssig erachtend. Nach Haeckel soll alles einer Gastrula Äquivalente Person genannt werden, es gilt ferner nach ihm das Verhältnis Zelle : Person = Person : Stock. — Ich verkenne nicht, daß man mit strikter Anwendung dieser Definition in Schwierigkeiten verwickelt werden kann (vgl. Haacke's „Blastologie der Gattung Hydra"), denke aber doch ohne großen Fehler hier den einzelnen Polypen (Hydrocaulus + Hydranth All-

MAN[1]) = Person setzen zu können. Eine Schwierigkeit würden für uns in diesem Falle, wenn ich mich auf Campanulariden und Sertulariden beschränke, die Stolonen sein, über die wir übrigens im folgenden nicht handeln werden. Schwierigkeiten aller Art können ja bei keiner Schematisierung der Natur ausbleiben, ohne deren Wert darum zu verringern.

Es sind also die Hydroidpolypenstöcke aus niederen Einheiten, den Hydranthen, zusammengesetzt und es soll unsre Aufgabe sein, zu untersuchen, wie dieselben bei den dendritischen Campanulariden und Sertulariden (also abgesehen von Stolonenbildung) die höhere Einheit zusammensetzen. Ich habe die Behauptung schon vorweggenommen, daß Knospung, vegetative Vermehrung, durch Stolonen und ohne solche zustande kommt. Ohne näher auf Definitionen einzugehen, können wir wohl sagen, daß der Stolo stets charakteristischerweise an der Basis der Person entspringt und nicht selbst zu einer der erzeugenden gleichgestalteten Person wird, sondern selbst erst eine solche erzeugt, während wir als „laterale Knospung" den Vorgang des Hervorsprossens einer Person aus einer ihr gleichwertigen (nicht gleichgestalteten: Polyp und Meduse!) anderen, im Verlaufe derselben, nicht basal verstehen wollen. Diese Unterscheidung hat ihre Mängel wegen der fraglichen Personennatur des Stolo, dort kommt es mir vorwiegend darauf an, zu betonen, daß hier ein Unterschied vorliegt.

Uns interessiert nur die „laterale Knospung".

Es handelt sich für uns darum, festzustellen, ob sich an dem durch laterale Knospung entstandenen Teil der Stöcke der in Frage kommenden Tiere ein geometrisch fixiertes Stellungsverhältnis der Personen nachweisen läßt, das allein den gesamten morphologischen Charakter der ausgebildeten Species bedingt — das wird jedem, der einmal Hydroiden gesehen hat, namentlich soweit Zahlen in Frage kommen, a priori unwahrscheinlich vorkommen — oder ob eine solche inhärente Ursache und äußere Einflüsse die Species gestalten, oder ob etwa nur letzteres der Fall ist.

Ich komme noch einmal auf unsere Proportion zurück: wenn die Person sich zum Stocke verhält, wie die Zelle zur Person,

1) Ich werde im folgenden der Abwechslung des Ausdrucks halber oft „Hydranth" für Person oder Polyp setzen; ich befürchte nicht, dadurch Unklarheit hervorzurufen.

dann müssen uns bei unserer Untersuchung der „Stockontogenie", welche mit Personen als Einheiten rechnet, analoge Vorgänge erscheinen, wie sie auftreten bei der Ontogenie der Person. Das ist deshalb interessant, weil hier die Dinge relativ so einfach liegen (d. h. die geometrischen Beziehungen der Personen zu einander), daß wir in der Lage sein werden, „Wachstumsgesetz", wenn ich mich einmal so ausdrücken soll, und Wirkung von außen zu erkennen und zu sondern, was wegen der großen Untersuchungsschwierigkeit beim Studium des Personenaufbaues selten der Fall sein kann.

Ehe ich mich zu anderem wende, weise ich noch darauf hin, daß wegen des Hervorgehens der Hydroidpersonen durch Knospung auseinander geometrische Anordnung derselben so viel bedeutet, wie Lage der Prolificationsorte an der Person oder einem Cyclus succedaner Personen. Letztere bedingt erstere.

Es wird von Vorteil sein, für die Klarheit der Darstellung einige häufig auftretende morphologische Gebilde begrifflich scharf abzugrenzen und Namen für sie einzuführen. Die Botaniker haben bekanntlich dem Verzweigungsmodus der Pflanzen von jeher große Aufmerksamkeit zugewandt: ich entlehne daher eine größere Anzahl von Ausdrücken der botanischen Terminologie, wobei ich, wie oben erwähnt, Hydrocaulus + Hydranth = Sproß (etwa = Stamm + terminaler Blüte) setze.

Racemös ist ein monopodiales Verzweigungssystem (im Gegensatz zum uns nicht interessierenden dichotomischen), sobald die primäre Achse (d. h. der aus der Eizelle hervorgegangene oder seitlich am Stolo entstandene Polyp) dauernd prävaliert; es ist cymös, sobald sie von Tochterachsen morphologisch oder funktionell überholt wird, und zwar dichasial (polychasial), sobald 2 oder mehr Seitenachsen die Mutter überflügeln, ohne daß eine Scheinachse zustande kommt; letztere, bedingt durch Prävalenz einer Seitenachse, ist charakteristisch für das Sympodium. Dieser Begriff läßt sich, wofern das ganze System eine Ebene bildet, und nur das interessiert uns hier, auflösen in die Kategorien Fächel, mit seitlich abwechselnder Bevorzugung, und Sichel mit einseitiger Anordnung der Personen an der scheinbaren Achse.

Ich muß noch einmal auf die Personenfrage zurückkommen: daß ich die Stolonen nicht berücksichtigen will, sagte ich schon; dasselbe soll von den Medusen, medusoiden Gemmen u. a., kurz von allem, was am Blastostyl sitzt, gelten; und zwar einerseits deshalb, weil von Allman das Grundgesetz des Wachstums

der Knospen am Blastostyl als centripetale (= akrofugale) Knospungsfolge (im Gegensatz zur Blütenentstehung bei den Pflanzen) nachgewiesen ist, andererseits da ein Eindringen in dieses Gebiet (bei dem SCHWENDENER'sche Principien ins Spiel zu kommen scheinen) die Übersichtlichkeit der allgemeineren Verhältnisse stören dürfte. — Der Blastostyl ist eine Person.

Alle weiteren allgemeinen Erörterungen verspare ich auf den Schluß.

Historisches.

Ich hoffe keine wichtigen Angaben über Hydroidentektonik übersehen zu haben; wenn meine Hoffnung berechtigt ist, so wäre des Erforschten außerordentlich wenig. Abgesehen von einigen Sätzen ALLMAN's (Tubularienmonographie p. 101 ff.), die sich nur auf die Folge der morphologisch verschiedenen Gebilde beziehen, und von denen das für uns wichtigste Resultat bereits erwähnt wurde, habe ich nur in WEISMANN's Arbeit über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen (pag. 19 und 20) einiges für mich Brauchbare aufgefunden, das allerdings von großer Bedeutung ist. Wenn ich bedenke, daß ich ganz zufällig bei der Lektüre jenes Werkes, in dem ich nichts für meine speciellen Untersuchungen Wertvolles zu finden erwartete, den betreffenden Passus antraf, so können gewisse Bedenken, ich möchte noch andere derartige beiläufige Aussprüche übersehen haben, nicht fernbleiben. Möge man mir das nicht zu sehr verübeln. Alle Bemerkungen über Verzweigung, die sich in den verschiedensten Werken (HINCKS, ALLMAN, HELLER etc.) bei Speciesdiagnosen finden, beschränken sich auf Ausdrücke wie „zierlich", „zickzack", „unregelmäßig" etc. und sind fast stets trotz ihrer so allgemein gehaltenen Form durchaus falsch, wie sich zeigen wird.

Die Figuren aus den verschiedenen Werken (HINCKS, ALLMAN, KIRCHENPAUER, HELLER u. a.) habe ich nur mit großer Vorsicht und fast stets nur da zu meinen Zwecken benutzt, wo ich sehr nahverwandte Formen selbst untersuchen konnte. Nie mit Berücksichtigung der Tektonik gezeichnet, war es nur zu leicht möglich, daß Abnormitäten oder Deformationen (bei Campanularien z. B. sterben am Hauptstamm später meist die primären Polypen ab etc.), wofern nur einige der das Objekt der Untersuchung bildenden Hydranthen gut erhalten waren, die Darstellungsvorlage

bildeten. Immerhin konnte ich namentlich aus dem Challengerwerke Allman's großen Nutzen ziehen.

Ich führe aus der Weismann'schen Monographie einige Sätze fast wörtlich an: „Bei baumförmig verzweigten Tubularinenstöckchen bleibt der erste Hydranth für immer an der Spitze des Stammes, er treibt an seinem Stiel zwar nach rechts und links neue Hydranthen hervor, aber dieselben überflügeln ihn nie im Wachstum. Ganz ebenso verhält es sich mit den Nebenästen, welche sich aus den erwähnten Seitenknospen entwickeln. Bei den Thecaphoren giebt es keine Haupthydranthen. Nachdem ein Hydranth eine Knospe hervorgebracht hat, wächst sein Stiel nicht in die Länge und bildet eine neue Knospungszone, sondern er bleibt unverändert, und nur der Tochterhydranth, der ihm zugleich über den Kopf wächst, produziert eine Knospe. Es ist damit nicht gesagt, daß jeder Hydranth überhaupt nur eine Knospe hervorbringen könnte, vielmehr beruht die Verästelung der Stöcke da, wo sie besteht, eben darauf, daß manche Hydranthen noch eine zweite Knospe von derselben ersten Knospungszone aus hervorbringen und zwar gegenüber der ersten, und daß diese die Grundlage einer selbständigen Serie von solchen alternierenden Knospungsprozessen wird."

Soweit Weismann; die Richtigkeit seiner Behauptungen, die ich im Prinzip jetzt gleich anerkennen will, wird für die Campanulariden und Sertulariden im Verlauf des Folgenden zu prüfen sein.

Die Tubularinen verzweigen sich also racemös, die Thecaphoren cymös.

Spezieller Teil.

In diesem Abschnitte meiner Arbeit gedenke ich die Resultate meiner Untersuchungen systematisch im einzelnen auszuführen. Wiewohl allgemeine Erörterungen und Zusammenfassungen den Gegenstand des folgenden Abschnittes bilden sollen, wird es doch nicht zu vermeiden sein, auch hier schon bisweilen allgemeinere Gesichtspunkte heranzuziehen. Ich behandle die untersuchten Formen nach Ähnlichkeit der Verzweigung gruppiert, ohne mich viel um die — wohl in manchem einer Reform bedürftigen — Systematik zu kümmern. Den eigenen Resultaten wird sich jedesmal eine kurze Erörterung der mit einiger Sicherheit aus den vorhandenen Abbildungen zu gewinnenden Ergebnisse anreihen.

A. Der „Obelia"-Typus.

[*Obelia* (Péron et Lesueur), *Campanularia* (Lamarck), mit Ausnahme von *Campanularia verticillata* (*L.*), *Gonothyraea* (*A.*).]

Ich untersuchte: *Obelia geniculata L.* (Helgoland), *longissima Pallas* (Helgoland), *gelatinosa P.* (Triest), *flabellata* Hincks (Helgoland) und *dichotoma L.* (desgl.); *Campanularia angulata* Hincks (Triest), *exigua* (?) Sars (Lesina), *flexuosa* Hincks (?).

Zunächst lassen sich sämtliche Formen gemeinsam betrachten.

Das Weismann'sche Gesetz bestätigend, tritt uns an jungen Stöcken stets die Personenanordnung des Schema 1 entgegen, d. h. eine typische Fächel; die untersten Teile der Hydranthenstiele bilden das Sympodium, der oberste Hydranth ist der jüngste. Man erkennt das besonders dann, wenn, wie im Schema angedeutet, die Entstehung einer neuen Knospe erst durch eine Hervorwölbung bezeichnet wird.

Die Knospen, welche den dargestellten jungen Stock bilden, wollen wir primäre Knospen nennen. Da jeder Hydranth wegen der Auswärtsneigung seines Köpfchens eine Ebene bestimmt, so folgt schon aus unserer Bezeichnung des Gebildes als Fächel, daß diese Ebene für alle primären Knospen dieselbe ist. „Eine primäre Knospe liegt also mit den beiden ersten Hydranthen eines Stockes in gleicher Ebene (der erste Hydranth braucht keine Ebene zu bestimmen, wie klar); sie ist, wie der Name sagt, stets die erste Knospe, die ein Hydranth erzeugt."

Fig. 1. Die primäre Knospenfolge des Obeliatypus.

Das von der Gesamtheit der primären Knospen gebildete Sympodium möge Hauptstamm heißen.

Der primäre Stamm scheint nur bei *Campanularia angulata* ein beschränktes Wachstum zu besitzen und hier mit einem eigenartigen peitschenförmigen Gebilde (= letzter primärer Knospe) abzuschließen. S. Hincks, Taf. 34, Fig. 1 *a*.

Nie habe ich ein Blastostyl die Stelle einer primären Knospe einnehmen sehen.

Wie nun schon Weismann erwähnt, beruht die „Verzweigung“ — ein hier sehr eingebürgerter, aber nichtsdestoweniger unklarer Ausdruck, mit dem wir nur nach strenger Definition operieren werden — darauf, „daß manche Hydranthen noch eine zweite Knospe, von derselben ersten Knospungszone aus, hervorbringen, und zwar gegenüber der ersten“. In dieser allgemeinen Form ist der Satz nicht für alle Thecaphoren richtig. Ich habe vielmehr für unseren Obeliatypus stets beobachten können, daß die „secundäre Knospe“ um ungefähr 90° der cylindrischen Stielperipherie entfernt von der primären Knospe entstand.

Denken wir uns einen Hauptstamm mit seinen Köpfchen aufs Papier gelegt — so daß beide Ebenen zusammenfallen — und nennen wir (die Basis uns zugewendet) seine beiden Seiten rechts und links (allgemein: lateral) die Fläche, die das Papier berührt, hinten, die andere vorn (allgemein: dorsoventral), so entspringen also die sekundären Knospen vorn oder hinten.

Was die Lage der Ursprungsstelle der sekundären Knospe zur primären hinsichtlich der Längsachse des Cylinders anlangt, so liegen beide bei *Obelaria geniculata, longissima* (hier direkt neben einander, um weit weniger als 90° abweichend), *flabellata* und *dichotoma* im selben Durchschnittskreis, bei *Obelia gelatinosa* ist die sekundäre Knospe etwas, und bei *Campanularia exigua* (?) sehr weit auf den freien Teil des Stiels des erzeugenden Hydranthen hinaufgerückt, ein gutes Zeichen dafür, daß er sie erzeugt und sie nicht etwa „in der Achsel“ steht, welchen höchst unklaren Begriff schon Weismann (bei *Gonothyraea*) gerügt hat.

Mehrere sekundäre Knospen am selben Hydranthen, sich natürlich („vorn“ oder „hinten“) auf den betreffenden Halbkreis verteilend, wurden bei *Obelia geniculata* und *longissima* häufig konstatiert, scheinen auch sonst nicht selten zu sein.

„Alle Blastostyle, mit Ausnahme derjenigen von *Campanularia angulata* (Hincks' Abbildung), sind sekundäre Knospen[1]).“ Zwei Blastostyle am selben Hydranthen wurden nicht gesehen, wohl aber ein Blastostyl neben anderen sekundären Knospen.

Das wäre der Ursprungsort der sekundären Knospen; er allein bedingt noch nicht Richtung und Ebene der „Seitenzweige

1) Ich spreche diesen Satz mit Sicherheit natürlich nur für meine Untersuchungen aus, doch scheint er sehr allgemein zu gelten. Sicherlich sind nie Blastostyle primär.

erster Ordnung". Diese beiden Verhältnisse hängen nach unserem ersten Satze von der Ebene ab, welche die sekundäre Knospe, die den Ursprung des Seitenzweiges bildet, einnimmt.

Bei *Obelia geniculata* beobachten wir sehr häufig, wie die Sekundärknospe nach vorn oder hinten herausragt, dann das Köpfchen nach rechts oder links wendet und an der diesem abgewendeten Seite des Cylinders eine primäre Knospe erzeugt. Sie macht also nur eine Wendung durch. Die Richtung des jetzt fixierten Seitenzweigs erster Ordnung — Seitenzweige höherer Ordnung, also sekundäre Knospen am Seitenzweig, habe ich nie gesehen oder abgebildet gefunden — bildet also einen rechten Winkel mit der des Hauptstammes. So sollte es sein: thatsächlich ist der Winkel nach dem Gipfel des Hauptstammes zu spitz (hier sogar sehr spitz), ein beim Obeliatypus universelles Vorkommnis. Seine Ebene steht natürlich annähernd senkrecht auf derjenigen des Mutterstammes, und zwar derart, daß die Schnittlinie der beiden Ebenen mit der Lateralrichtung beider Stämme zusammenfällt.

Ich habe dieses Verhältnis bei fast allen der sehr zahlreichen von mir untersuchten Stöcke gefunden, ein paarmal jedoch ein Verhalten, das zu dem anderen Ebenentypus hinüberführt, der bei allen übrigen Formen angetroffen wurde und zu dessen Betrachtung ich jetzt übergehe.

Die sekundäre Knospe nimmt hier, mit einer Drehung am Ursprungsort, die Richtung des freien Stieles der Mutterknospe an (also rechts oder links), wendet dann durch eine zweite Drehung, derjenigen der *O. geniculata* entsprechend, ihr Köpfchen demjenigen der Mutter ab und erzeugt auf der gegenüberliegenden, also der Mutter zugewendeten Seite, eine primäre Knospe: so ist der Grund für den Seitenzweig erster Ordnung gelegt.

Seine Richtung steht annähernd senkrecht auf der des Mutterstammes; seine Ebene daher auch — es ist geometrisch dieselbe Ebene wie im vorigen Falle — aber die Schnittlinie beider Ebenen ist die Lateralrichtung des Mutterstammes, die Dorsoventral-Richtung des Seitenzweigs erster Ordnung.

Ganz dasselbe gilt für die häufigen Seitenzweige zweiter und dritter Ordnung; höhere Ordnungen kamen nicht zur Beobachtung.

Die sekundäre Knospe wächst also vorn oder hinten am Mutterstamm vorbei, nach rechts oder links, der Ursprungsort (90° von

der Rechts-Links-Richtung entfernt) bedingt das. Es tritt nun die Frage auf, ob etwa eine regelmäßige Verteilung des letzteren auf beide Seiten des Stockes hier konstatierbar ist.

Ich habe nur in 2 Fällen derartiges konstatieren können, und auch diese Ergebnisse möchte ich nicht ohne eine gewisse Reserve aussprechen.

Bei *Obelia longissima* scheinen die sekundären Knospen der Seitenäste erster Ordnung, also die Grundlagen für diejenigen zweiter Ordnung, stets an der unteren Seite des — aufrecht stehenden — Stockes abgegeben zu werden, bei *Obelia gelatinosa* dagegen scheint ein regelmässiges Alternieren des Ursprungs der betreffenden Gebilde zwischen oben und unten der Fall zu sein.

Die letzte Frage, die wir erörtern wollen, ist diejenige nach der Gleichwertigkeit der den Stock zusammensetzenden Personen. Kann potentia jede Person (abgesehen vom Blastostyl) alles hervorbringen, primäre, sekundäre Knospe und Blastostyl? Oder sind etwa die Blastostyle produzierenden Personen oder solche, die Seitenzweigen den Ursprung geben, gesetzlich verteilt?

Die Antwort auf letztere Frage lautet: nein. Jede Person des Stockes hat universelle Energie, alle sind gleichwertig, vielleicht mit alleiniger Ausnahme der erwähnten, nicht ganz sicheren Fälle von *Obelia longissima*, und namentlich *Obelia gelatinosa*. Hier, bei letzterer, würde die Verschiedenheit der Energie sich zwar nur auf eine untergeordnete Sache erstrecken, sie wäre aber da.

Unser Resultat ist folgendes: Jede Person der Polypen vom Obeliatypus ist befähigt, eine primäre und n sekundäre Knospen, von denen eine Blastostyl sein kann, hervorzubringen. Erstere sind dadurch charakterisiert, daß sie selbst proliferieren in einer Ebene, welche durch ihre Hauptachse und die ihrer Mutter, auch schon durch die Neigung ihrer Mutter, gegeben ist, während die sekundären Knospen um etwa einen viertel Kreisbogen von den vorigen entfernt inserieren. — Spezielle Ausbildungen dieses Wachstumsgesetzes sind nach Species verschieden, aber für diese konstant. — Das von dem gesetzlich Möglichen wirklich Vorhandene dürfte durch äussere Einflüsse bedingt werden (s. allg. Teil).

Ich habe, wie erwähnt, die vorstehenden Betrachtungen lediglich auf meine Untersuchungen basiert. Es scheint nun nach den

Abbildungen von Hincks und Allman mit einiger Sicherheit behauptet werden zu können, daß folgende Formen ebenfalls das Obeliengrundgesetz des Wachstums zeigen: *Thyroscyphus ramosus A.* et *simplex A.*, *Cryptolaria pulchella*, *crassicaulis* et *geniculata A.*, *Gonothyraea A.*, *Obelia plicata H.*, *Campanulina turrita H.* Diesen schließen sich wohl sehr viele, wenn nicht alle übrigen an, doch kann ich nichts positives darüber aussagen.

Anhang: Die zusammengesetzten Stämme.

Diese Gebilde habe ich bei *Obelia gelatinosa* und — vorgreifend sei es bemerkt — bei *Halecium halecinum* et *plumosum* beobachtet; sie scheinen sich ferner bei *Obelia plicata H.*, der Gattung *Cryptolaria A.* und sonst bisweilen zu finden.

Beim ersten Anblick scheint eine *Obelia gelatinosa* unser ganzes Wachstumsgesetz über den Haufen zu werfen, der Hauptstamm und die proximalen Teile der Seitenzweige erster Ordnung bestehen aus einem Röhrengeflecht (etwa 10 Röhren), die Hydranthen treten scheinbar regellos bald aus dieser, bald aus jener Röhre heraus. Schon auf Querschnitten jedoch überzeugt man sich, daß eine Röhre durch ihr Perisark bedeutend prävaliert; mit Nadeln kann man sodann leicht alle Röhren bis auf jene fortpräparieren und entfernt dabei keinen Hydranthen. Nur jene Röhre (Sympodium) proliferiert, die anderen sind aus dem in die Kategorie der Stolonen gehörigen Wurzelgeflecht am sympodialen Stamm emporgewuchert; zu welchem Zwecke, wenn die Frage erlaubt ist, wage ich nicht zu behaupten.

Stologebilde wollten wir außer Acht lassen: trotzdem wird uns diese kurze Betrachtung vor Mißverständnissen und Verwechselungen — besonders mit *Campanularia verticillata* — bewahrt haben und dadurch gerechtfertigt sein.

B. Halecium.

Es widerstrebt mir, diese Kategorie aufzustellen, denn es ist keine. Man betrachte diesen Abschnitt als Übergang zum folgenden; die Gattung *Halecium* ist — und vielleicht nicht nur ihrer Verzweigung nach — eine Übergangsreihe zu *Sertularella*.

Halecium flexile A. und *fastigiatum A.* scheinen nach Allman's Abbildungen durchaus Obelientypus zu zeigen. *H. halecinum L.*, *plumosum H.* et *tenellum H.* (alle von Helgoland) konnte ich selbst studieren, ich beginne mit letzterem.

Bei *Halecium tenellum* findet sich das Obeliengesetz ganz rein. Energieverschiedenheiten der Personen sah ich nicht; sehr häufig treten vorn und hinten an demselben Hydranthen sekundäre Knospen auf, die beide Seitenzweigen den Ursprung geben (geschieht das nahe der Spitze des ganzen, so hat das Gebilde eine scheinbare — natürlich ganz äußerliche Ähnlichkeit mit dem Dichasium der Botaniker). Ihre ersten primären Knospen, dem Mutterpolypen der Sekundärknospe sich zuneigend (s. o.), sind natürlich einander zugewandt.

Ein interessantes nur hier beobachtetes Vorkommnis ist das Auftreten eines neue Cormen erzeugenden Stolos an Stelle der obersten primären Knospe. Daß der Stolo primär ist, ergiebt sich, außer nach den Ebenenverhältnissen, namentlich daraus, daß er unter der Sekundärknospe, die in dem einen beobachteten Falle an der betreffenden Stelle vorhanden war, am Stiele seines Mutterhydranthen entsprang.

Blastostyle hatte ich leider nicht zur Verfügung.

Bei *H. halecinum* et *plumosum*, denen sich *H. beanii* Johnston, sowie — ein interessantes Faktum — *Sertularia filiformis* et *echinocarpa A.* anzuschließen scheinen, ist die Tektonik, mit Ausnahme der Blastostylinsertion, durchaus sertularellaartig, so daß sie hier nicht erörtert werden soll. Die Blastostyle zeigen den Obelientypus. Es folgt daraus die Einebnigkeit des ganzen Stockes, mit Ausnahme der Blastostyle (s. u.).

An sehr jungen Stöcken inserieren auch die sekundären Knospen nach dem Typus der Obelia; an älteren Stöcken fehlen die unteren Hydranthen meist, daher ich beide Insertionsverhältnisse der Sekundärknospen an demselben Stocke nicht beobachten konnte. Ich zweifle jedoch nicht, auch hier einen Fall des später zu besprechenden „biogenetischen Gesetzes für Cormen“ vor mir zu haben.

Es wurde nie mehr als eine sekundäre Knospe beobachtet, auch nie eine solche mit einem Blastostyl zusammen. Die Mutterhydranthen letzterer scheinen oft abzusterben, sie sind dann schwer nachzuweisen; daher viele Abbildungsfehler.

Eine Verschiedenheit der Energie fand bei allen untersuchten Exemplaren in der Weise statt, daß 1 Paar Polypen mit Sekundärknospen (Seitenästen) stets mit einem Paar ohne solche abwechselt, also jeder 3. und 4. Hydranth produziert eine solche; daraus folgt das Alternieren der Seitenzweige.

Blastostyle finden sich, was z. T. schon aus obigem folgt, vorwiegend an den Seitenzweigen höchster Ordnung.

Wir verlassen *Halecium*, eine weitere Ausführung hätte nach den ausgedehnten Erörterungen über den Obeliatypus und vor denjenigen über *Sertularella* keinen Zweck.

Ueber den zusammengesetzten Hauptstamm ist das Nötige gesagt.

C. Der Sertularellatypus.

Zunächst ein paar Worte zur Verständigung: ich schließe mich in der Nomenclatur dem HINCKS'schen Buche an, der vorliegende Typus wird also namentlich vertreten durch die Gattung *Sertularella* GRAY. In den Challengerarbeiten hat ALLMAN diese Gattung wieder dem Genus *Sertularia* eingereiht.

Nach meinen eignen Untersuchungen und nach den zuverlässigen Illustrationen scheinen in die vorliegende Kategorie zu gehören die Gattungen *Sertularella* GRAY, *Thujaria* FLEMMING, *Hydrallmania* HINCKS, und *Sertularia L.* zum Teil.

Ich habe untersucht: *Sertularella fusiformis* HINCKS (Lesina), *tricuspidata* ADLER (Helgoland) et *polizonias L.* (desgl.), *Sertularia abietina L.* (Far Oer), *cupressina L.* (Helgoland), *argentea E.* und *S.* (Helgoland), *Thujaria thuja L.* (Far Oer), und *Hydrallmania falcata L.* (Helgoland).

Die letzten 4 Formen sind bei oberflächlicher Betrachtung sehr aberrant und sollen daher gesondert diskutiert werden, nachdem wir die Verzweigung der *Sertularella* kennen gelernt haben.

a) Sertularella.

Die Bildung des Hauptstammes, wie überhaupt jede Primärknospenbildung weicht bei *Sertularella* vom Obelientypus in keiner Weise ab. Sekundäre Knospen jedoch, für deren Erzeugung wie für die der Blastostyle — es scheinen nicht beide zusammen vorzukommen — keine Energieverschiedenheiten vorhanden sind, werden nicht um 90°, sondern um 180° vom Ursprung der Primärknospe entfernt erzeugt, also vis-à-vis denselben, und zwar, auf die Cylinderlänge bezogen, im selben Durchschnittskreis. Hier gilt also das WEISMANN'sche Gesetz vollständig. Jede Sekundärknospe neigt ihr Köpfchen nach unten, vom Mutterhydranthen fort: die erste von ihr gebildete primäre Knospe sieht daher nach der Spitze des ganzen Stockes.

Ich bemerke hier gleich ein für allemal, daß wir bei unserer Untersuchung der Knospungsorte und deren Verteilung stets nur die lebende Substanz, nicht das tote Skelett ins Auge fassen. Die mächtigen Panzerbildungen dieser und der folgenden Formen sind oft wohl imstande, das thatsächliche Lagerungsverhältnis, die organische Verbindung der Knospen zu verdunkeln, völlig unsichtbar machen werden sie dieselben an lebend konserviertem Material jedoch nie.

Die Blastostyle, bei *Halecium* noch den Obelientypus bewahrend, sind hier, wie dort schon die sekundären Knospen, von dieser Lage abgewichen, haben aber nicht die Lage echter Sekundärknospen angenommen, sondern stehen dem (potentiellen, w. g. wohl nicht realen) Ursprungsorte dieser vis-à-vis, also unter der primären Knospe. Das gilt von allen von mir untersuchten Formen und von allen brauchbar abgebildeten (bisweilen scheinen — nach den Figuren — die Blastostyle noch ein klein wenig nach hinten oder vorn gerückt) bis auf *Sertularia unilateralis A.*, deren Blastostyle Allman am Platze von Sekundärknospen entspringen läßt.

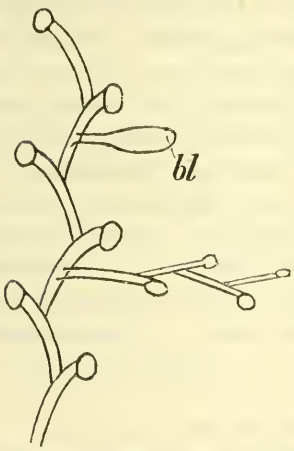


Fig. 2.
Der Obeliatyus. *bl* Blastostyl.

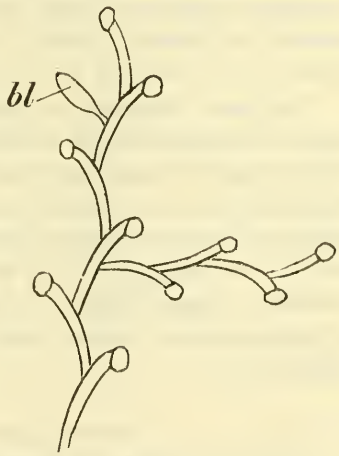


Fig. 3.
Der Sertularellatypus. *bl* Blastostyl.

Es ist eine Folge des Gesagten, daß der gesamte Stock einer *Sertularella* in eine Ebene fällt. Biegungen — wohl die Wirkung der Außenwelt — bleiben nicht aus, sind aber in geringem Maße

vorhanden. Jedenfalls treten konstante Biegungen oder Torsionen hier nicht auf, ebensowenig wie bei der folgenden Form: sie sind kein Bestandteil des Wachstumgsgesetzes; ein Punkt, der nicht ganz ohne Bedeutung ist.

Ehe ich weitergehe, verweise ich auf die Figuren 2 und 3, welche Darstellungen des reinen Obelien- und Sertularellentypus geben.

Von *Sertularia abietina* gilt das soeben Gesagte fast vollkommen. Das sogenannte „Alternieren" der Polypen ist nicht mehr so deutlich wie bei *Sertularella*, aber immer noch unschwer erkennbar. Blastostyle konnte ich leider nicht beobachten. Ebensowenig zeigten meine Exemplare Seitenzweige höherer als erster Ordnung, dieselben sind jedoch nach Hincks' Figuren sicherlich vorhanden, und scheinen auch die Einebnigkeit des Ganzen nicht zu stören; doch spreche ich letzteres, im Hinblick auf die folgenden Formen, mit einiger Reserve aus.

Während im unteren, ältesten Teile des Stockes hinsichtlich der Abgabe der sekundären Knospen Regellosigkeit herrscht, freilich mit der Einschränkung des strengen Alternierens der Seitenzweige, ist im oberen Teile desselben die nämliche Energieverteilung aufgetreten, die wir schon bei Haleciumarten fanden: nämlich nur jeder 3. und 4. Polyp giebt sekundäre Knospen ab. Vielleicht ein Beispiel für das biogenetische Gesetz für Cormen.

Vor dem Übergang zu denjenigen Formen, bei welchen Drehungen Bestandteile des morphogenen Gesetzes bilden, zähle ich noch diejenigen Arten auf, für die sich nach den Abbildungen — wenigstens für den vegetativen Teil — der Sertularellatypus mit einiger Sicherheit behaupten läßt. Es sind dies: *Lictorella cyathifera A.* et *halecioides A.*, *Perisiphonia filicula A.*, *Sertularia annulata, exigua, catena* et *geniculata A.*, *Thecocladium A.* und ein interessantes Faktum, wenn es sicher wäre — *Campanularia insignis A.*

b) Der Cupressinatypus.

Ein junger Stock von *Sertularia cupressina* zeigt etwa folgendes Verhalten: Der Hauptstamm ist durchaus nach dem Obelien- und Sertularellatypus, die sich hier ja berühren, aufgebaut. Die Abgabe sekundärer Knospen scheint, wie bei abietina im unteren Stockteil, mit Ausnahme der Alternation irregulär zu sein, dann aber tritt das bekannte Gesetz in Geltung, daß der 3. und 4. (seltener 5. und 6., oder 7. und 8.) Hydranth stets sekundär pro-

liferiert. Nicht ganz konstant ist dieses Verhalten, ich habe einigemale vielmehr eine Knospungsart angetroffen, die, nur auf einen Ort am Stamm beschränkt und nicht etwa mit Störung der Alternation die Erscheinung hervorruft, daß, falls unter der betreffenden Stelle stets der linke von einem Seitenzweigpaar der untere, der rechte der obere war, dieses Verhältnis umgekehrt wird. Es tritt, kurz gesagt, einer statt eines Paares von Sekundärhydranthen auf, von beiden Nachbarn durch zwei nicht sekundär fruktifizierende Personen getrennt. (S. Fig. 4 *a* u. *b*.)

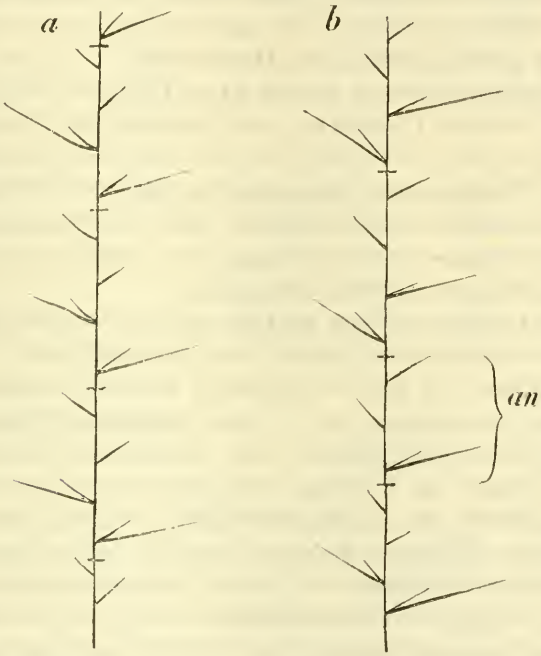


Fig. 4. Normaler (*a*) und anormaler (*b*) Hauptstamm von *Sertularia cupressina*. *an* Anormales Cormidium.

Stets 2n + 2 Hydranthen, 2n ohne und 2 mit sekundären Knospen, sind am Hauptstamm durch einen Chitineinschnitt getrennt, und zwar findet sich derselbe über den ersteren. (Man könnte hier, wie auch schon bei *S. abietina*, von Stockmetameren, oder auch von Cormidien reden, freilich verstand Haeckel unter letzterem Wort eine Gruppe morphologisch differenter Personen, die sich n-mal wiederholt, während unsere Personen funktionell (der Energie nach) different sind).

Der junge Stock zeigt an den Seitenzweigen solche zweiter Ordnung, auf deren Bau wir erst später eingehen wollen, er zeigt am Seitensystem Blastostyle, die im Gegensatz zu *Sertularella* an Stelle sekundärer Knospen stehen [1]): alles das liegt in einer Ebene.

Es dreht sich nun im Verlauf der Stockentwicklung jeder primäre Seitenast vor (örtlich) Abgabe der ersten Sekundärknospe um 90°, wodurch das ganze Seitensystem in eine Ebene gebracht wird, die derjenigen des ersten Seitenzweigsystems der *Obelia gelatinosa* etc. entspricht. Diese Ebene bleibt für die Seitenzweige höherer Ordnung gewahrt, sofern nicht einer derselben sich besonders kräftig entwickelt. In diesem Falle nähert er sich dann in seinem ganzen Aufbau dem Hauptstamm.

Die soeben erörterte sekundäre Drehung der Seitenzweige erster Ordnung, ein Faktor im Wachstumsgesetz der *Cupressina,* läßt sich bei der Präparation dieser Form mit Nadeln leicht rückgängig machen. Nach dieser Handlung, sowie auch an jungen Stöcken, hat es den Anschein, als werde der erste Seitenast zweiter Ordnung stets nach unten zu (in Hinsicht auf den ganzen Stock) abgegeben.

Alles Gesagte gilt fast wörtlich auch für *Sertularia argentea*, weshalb ich später nicht darauf zurückkommen werde.

Betrachten wir jetzt ein senkrecht zur Hauptstammebene ausgebreitetes Zweigsystem, d. h. einen Seitenzweig erster Ordnung mit allen seinen Erzeugnissen. Mit bloßem Auge betrachtet wird es schwer sein, die Prävalenz des Seitenzweiges erster Ordnung, sowie überhaupt eine Ungleichwertigkeit der verschiedenen Zweige zu erkennen. Scheinbar dichotom verästelt sich das ganze Gebilde in seiner Ebene. Nachdem wir jedoch *Sertularella* studiert haben, und uns am jungen Cupressinastocke sowie am Hauptstamm alter Exemplare überzeugt haben, daß hier jedenfalls die Sertularellagesetze gelten, werden wir auch für das Seitensystem gleiches vermuten und bei einiger Überlegung auch wohl zu einer richtigen Deutung der vorliegenden Verhältnisse gelangen.

In Fig. 5 habe ich ein Stück eines Seitenzweigsystems und zwar die Abgangsstelle eines Astes höherer Ordnung, eine scheinbare Dichotomiestelle darzustellen versucht. Ich deute die Sachlage so: der mit punktierter Linie angedeutete Personenkomplex

---

1) Dieselben standen fast alle einseitig an den Zweigen. Äufsere Einflüsse?

läßt sich ungezwungen als Zweig mit dem Sertularellatypus (= Obeliatypus) der primären Knospenfolge auffassen, die Knospe *a* giebt außer ihrer primären Knospe *a'* auch eine sekundäre Knospe *b* ab; dieselbe zeigt ebenfalls die typische Sertularellalage: sie sieht nach unten und giebt ihre erste primäre Knospe nach oben hin ab.

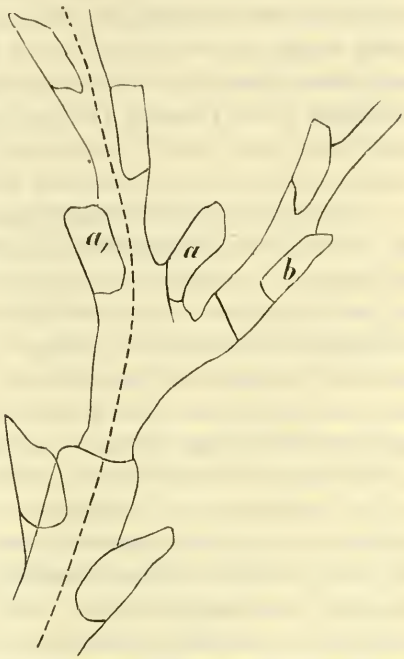


Fig. 5. Sertularia cupressina.

Das wiederholt sich nun so fort.

An Gesagtes anknüpfend bemerke ich nochmals, daß jeder Zweig den ersten Seitenast stets von einer nach der Basis seines Mutterastes gerichteten Person abgehen läßt.

Gehen wir jetzt etwas ins Detail. Mit ein paar Worten sei der sonst von uns wenig berücksichtigten Skeletteinschnürungen gedacht. Es tritt stets eine Einschnürung auf am abgebenden Ast unter der abgebenden Person und ebenfalls am abgegebenen Ast unterhalb des ersten Polypen (s. Fig.) Somit entstehen am Seitensystem — wie auch am Hauptast — Glieder. Es ergiebt sich für dieselben, sowohl durch Beobachtung als auch aus oben Gesagtem deduzierbar, folgende Regel: Von den beiden von einer scheinbaren Bifurkationsstelle abgegebenen Gliedern trägt stets das abgebende eine ungerade, das abgegebene eine gerade Zahl von Personen. Für erstere beobachtete ich die Zahlen 7, 9 und 11, für letztere 6, 8 und 10, scheinbar regellos.

Die Gesetze, aus denen sich dieses ohne weiteres, so daß ich nicht näher darauf einzugehen brauche, ergiebt, sind diejenigen der Alternation, der Astabgabe nach der Mutterzweigbasis und der Einschnürungen.

Es gilt also, um es nochmals kurz zu sagen, für *Sertularia cupressina* das Sertularellagesetz mit abweichender Blastostyl-

stellung und sekundärer Drehung: nennen wir das Cupressinatypus.

Junge Stöcke von *Sertularia argentea* stimmen — nach einer Abbildung der Monographie von Hincks — von Zahlenverhältnissen abgesehen, völlig mit jungen Cupressinacormen überein, und auch ältere Exemplare reihen sich ungezwungen demselben Wachstumstypus ein. Dieselbe Drehung um 90° — scheinbar unregelmäßig bald nach „vorn", bald nach „hinten" — dieselbe von *Sertularella* abweichende Stellung der Blastostyle.

Was spezielle Abweichungen anbelangt, so fehlt — siehe Fig. 5 — die zweite Perisarkeinschnürung unterhalb der abgegebenen Sekundärknospe, oder dieselbe ist wenigstens sehr schwach, die Zahlen der den einzelnen durch die Einschnürungen bedingten Gliedern zugehörigen Personen sind geringer als bei Cupressina, ohne natürlich den Wechsel von Ungerade und Gerade schwinden zu lassen, der, wie wir sahen, gar kein gesondertes Gesetz, sondern eine mathematische Folge anderer Gesetze ist.

Ein paar Worte über die an den Spitzen von Zweigen jeder Art zu beobachtenden Verhältnisse, die für alle hier betrachteten Formen gelten: das Zusammentreten der Personen zu Paaren, das wir hier bisweilen schon konstatierten und das uns später noch besonders interessieren wird, läßt an den „Vegetationspunkten" vielleicht die Ansicht aufkommen, es entständen die Personen gar nicht cymös, sondern racemös an fortwachsender Achse; eine Vergleichung mehrerer Vegetationspunkte — hier natürlich ein tropischer Ausdruck — lehrt jedoch stets den richtigen Entstehungsmodus erkennen. Meist sind schon eine Anzahl (3) Personen angelegt, ehe eine derselben ihre Theca ausbildete; das ist es, was die Deutung im ersten Augenblick erschwert. Bei Besprechung des Diphasiatypus werden wir hierauf zurückkommen.

c) Thujaria thuja.

Untersuchen wir zunächst, was uns an einem *Thujaria thuja*-Stock beim ersten Anblick in die Augen fällt. Geweihartige Zweigsysteme sitzen nach der Divergenz $^1/_3$ an dem sehr ausgeprägten Hauptstamm; uns treten also 3 Orthostichen, um mich der botanischen Terminologie zu bedienen, vor Augen. Genauere Betrachtung lehrt uns dann — ich untersuchte nur totes Material — daß jeder Ast unter einem kleinen Loche in der Hülle inseriert ist, und daß sich außerdem noch 2n solcher Löcher finden, wenn in die Zahl der Zweigsysteme ist. Auch diese Löcher zeigen reguläre

Anordnung; sehen wir von den Astsystemen ab, so erhalten wir für die 3n Löcher die Divergenz $^4/_9$; 9 Orthostichen.

Bald erkennen wir, daß sich alles Vorhandene als 2 Spirallinien auffassen läßt, die in demselben Sinne den Stamm umlaufen. Eine dieser Spiralen ins Auge gefaßt ergiebt, was übrigens schon aus obigem folgt, daß allemal das 19. Loch in derselben vertikalen mit einem Loche derselben Spirale liegt, ebenso das 7. Astsystem über einem entsprechenden.

Beziehen wir beide Spiralen aufeinander und numerieren von unten nach oben, so ist der Ast, welcher zunächst über einem Ast der Spirale *a* steht, der zweite Ast der Spirale *b*.

In Gedanken möge man sich jetzt den Stammcylinder in einer Weise tordiert denken, welche die beiden Spiralen gleichzeitig zu zwei vertikalen Linien macht — es ist das möglich, da beide denselben Bedingungen genügen — dann gelangt man zu einem ebenso merkwürdigen wie einfachen Resultat: wir sehen die Anordnung des Sertularella- oder Obelientypus vor uns: zwei alternierend stehende Polypenreihen an einer Achse.

Wir glauben nach dem Gesagten nicht den mindesten Zweifel an der Ableitung des Modus der Personenanordnung am Hauptstamm der *Thujaria thuja* von genanntem Typus hegen zu dürfen.

Dazu kommt, um das gleich vorweg zu nehmen, daß nach Abbildungen von Kirchenpauer (Nordische Sertulariden) und Hincks alle übrigen Formen der Flemming'schen Gattung *Thujaria* Sertularellatypus am Hauptstamm zeigen, und daß andrerseits, was ich aber mit großem Vorbehalt ausspreche, die gedachte Auflösung der Spirale im unteren Stockteile wirklich von statten gegangen zu sein scheint; dieser Punkt bedarf einer zum speziellen Zwecke unternommenen Untersuchung (siehe den allgemeinen Teil).

Sehen wir uns nun die Seitenzweigsysteme der *Thujaria thuja* an. Ich erwähnte schon oben, daß ein Seitenast stets unter einem „Loche“ abgeht, der gewöhnliche Modus der Sekundärknospenabgabe bei Sertularella; die abgegebene Sekundärknospe nun produziert einen primären Polypen und dann folgt stets eine Einschnürung des Perisarks. Die erwähnten beiden ersten Knospen des Seitenzweigsystems liegen in einer gegen die Vertikale etwas geneigten Ebene. Dieses abnorme Verhalten ist wohl nur eine Verlegung der bekannten Cupressinadrehung nahe an den Hauptstamm.

Der Einschnürung folgt derjenige Hydranth, der mit der sekundären Prolifikation beginnt. Im Verlauf des folgenden ist, ab-

gesehen von dem Fehlen weiterer Perisarkeinschnürungen, alles ebenso wie beim Cupressinatypus.

Nur auf einen dort nicht so hervortretenden Punkt muß ich etwas genauer eingehen. Das ist die große Regelmäßigkeit — der bekannte geweihartige Typus — der Seitensysteme von *Thuja*.

Eine genaue Analyse der Verhältnisse, eine strenge Anwendung der Cupressinagesetze, die keiner Schwierigkeit unterliegt, ergiebt als Resultat die morphologische Ungleichwertigkeit der beiden Hälften des äußerlich symmetrischen Gebildes, ein Resultat, das beim Fehlen jeder Dichotomie eigentlich der Hauptsache nach zu erwarten war.

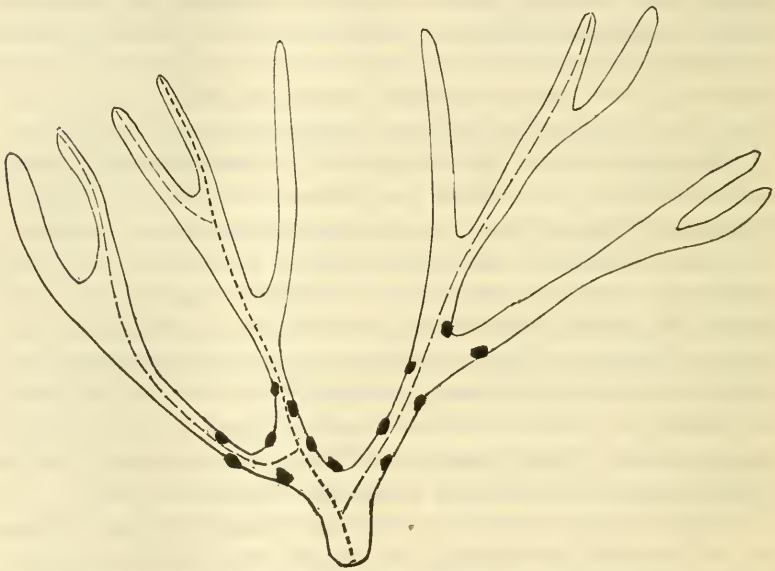


Fig. 6. Seitenzweigsystem von *Thujaria thuja*.

Zu Fig. 6, in welcher die punktierte Linie den Seitenzweig erster, die übrigen Linien diejenigen zweiter Ordnung darstellen, brauche ich nichts hinzuzufügen. Die Zeichnung ist nur wenig schematisiert, das Basalglied ist fortgelassen.

Die Abbildungen lassen mich vermuten, daß sich bei den übrigen, meist weit einfacheren Thujaformen im wesentlichen alles ebenso verhalten wird.

Blastostyle beobachtete ich nicht; HINCKS bildet sie für *Thujaria articulata* PALLAS an Stelle sekundärer Knospen ab.

Die Gattung *Thujaria* baut sich also, von einer Torsion des Hauptstammes bei *Thuja* abgesehen, durchaus nach dem Cupressinatypus auf.

Über die wahre Natur der — jedenfalls morphologisch gesetzlichen — Torsion wird uns nur die Cormontogenie der *Thujaria thuja* Aufklärung verschaffen können.

d) Hydrallmania falcata.

Diese Form ist unstreitig von allen Polypen, die ich untersucht, am kompliziertesten gebaut. Der schon beim normalen Cupressinatypus und bei *Thujaria thuja* hervortretende Gegensatz von Hauptstamm und Seitenästen, das Zusammentreten bestimmter Personengruppen zu höheren Einheiten, eben den Seitenzweigsystemen, ist hier auf eine hohe Ausbildungsstufe gelangt. Ja! noch mehr, es besteht eine morphologische Differenz zwischen den primären Hydrotheken des Hauptstammes und allen anderen, so zwar, daß erstere typische Sertularidentheken sind, während die letzteren jene bekannte gebogene Form zeigen und auch allein mit ihrer Mündung aus der Knospungsebene ihres Astes heraustreten, ein Verhalten, das ja hinreichend beschrieben ist.

Unser biogenetisches Gesetz für Cormen leistet uns bei der Analyse dieser interessanten Form gute Dienste, nehmen wir dieselben sogleich in Anspruch, und betrachten wir junge Stöcke oder die unteren Teile älterer.

Die Anordnung der Personen ist typisch die einer *Sertularella*. Am Hauptstamm giebt jede Person eine sekundäre Knospe vis-à-vis der primären ab; dieselbe zeigt, wie erwähnt, schon den bekannten eigenartigen Bau. Wodurch die Richtung ihrer Neigung bestimmt werden mag, lassen wir außer Acht — es dürften äußere Ursachen sein — sicher ist, daß sie die Neigungsrichtung aller übrigen Knospen gleicher Form bedingt, d. h. einen wichtigen Charakter des ganzen Stockes.

Nach oben, wie normal, giebt die sekundäre Knospe ihre erste primäre ab, so entsteht der Seitenzweig erster Ordnung. An ihm legt jeder dritte Hydranth durch Abgabe einer sekundären Knospe den Grund zu einem Zweige zweiter — zugleich höchster Ordnung, zu einer Pinnula.

Der Habitus junger Stöcke zeigt insofern recht erhebliche Verschiedenheiten, als häufig schon recht große Stöckchen immer

noch ausschließlich das erste Seitensystem zeigen, während andere bereits lange vor Anlegung aller normalen Seitenzweige erster Ordnung zur Bildung der Pinnulae übergegangen sind.

Daß Seitenzweige erster und zweiter Ordnung alternieren, folgt aus obigem von selbst.

Um später die Darstellung nicht unterbrechen zu müssen, erwähne ich gleich an dieser Stelle die typische Cupressinastellung der Blastostyle, welche — natürlich nur am Seitenzweigsystem — am Orte — aber nicht für — sekundärer Hydranthen hervorknospen.

Über der beschriebenen Jugendregion beginnt nun der Hydrallmaniastock ein wesentlich anderes Aussehen zu zeigen: vermöge einer Spiraldrehung des Hauptstammes stellen die Seitenverzweigungssysteme die Sprossen einer fortlaufenden Wendeltreppe dar, welche, mit allmählich abnehmender Größe der letzteren, oben sehr fein ausläuft. Versuchen wir diese Verhältnisse einer Analyse zu unterwerfen.

Mit Hilfe zweier Pincetten läßt sich die erwähnte Spiraldrehung, die von der hypothetischen Torsion des Thujaria thuja-Stammes wohl zu unterscheiden ist, mit Leichtigkeit rückgängig machen: das aus diesem Prozeß resultierende Gebilde liegt, was besonders wichtig ist, in einer Ebene, es stellt eine in dieser Ebene liegende Spirale dar, an deren Außenseite — also einseitig — der Reihe nach die Seitenzweige erster Ordnung entspringen, die bei oberflächlicher Betrachtung des Stockes in sehr verschiedenen Richtungen scheinbar regellos zu liegen scheinen, was sie ohne Beziehung auf die proliferierende Hauptachse ja auch wirklich thun (Fig. 7).

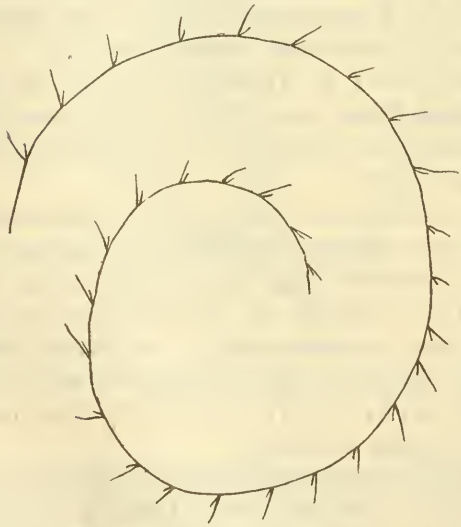


Fig. 7. Hauptstamm von *Hydrallmania*, ausgebreitet.

Wie läßt sich diese Thatsache deuten? Sehen wir fürs erste von der Spiralnatur des ausgebreiteten Gebildes ab, und richten wir unser Augenmerk bloß auf die einseitige Anordnung an einer Linie: so sehen wir eben in letzterer eine erhebliche Abweichung vom Sertularellatypus. Ich glaube, daß wir der Annahme nicht entgehen können, es möchte hier im Gegensatz zu den übrigen Fällen die Abgabe der primären Knospen immer nach derselben Seite hin stattgefunden haben; für die andere mögliche Annahme, nämlich das sekundäre Verschwinden der einen Polypenreihe, ist absolut kein Beobachtungsgrund vorhanden. Wir fassen also die Achse als „Sichel-Sympodium" auf. Die Spiralnatur beruht auf ungleichen Spannungsverhältnissen der Achse, sie ist in der Figur etwas übertrieben.

Ehe ich mich wieder der Betrachtung des thatsächlich vorliegenden räumlichen Gebildes zuwende, verweise ich noch auf Fig. 8, die schematisch einen ganzen Hydrallmaniastock, nach Herstellung des ursprünglich ebenen Verhaltens im oberen Teile, darstellt.

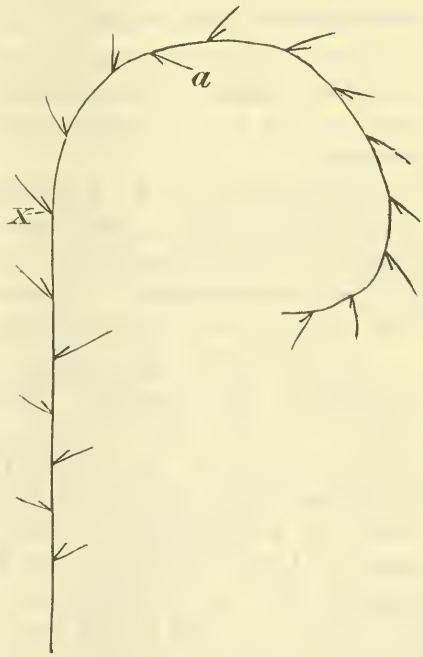


Fig. 8. Schema eines vollständigen Hydrallmaniastockes.

Da der junge Stock biseriale, der ältere Stockteil uniseriale Zweig- (und Hydranthen)anordnung zeigt, so fragt es sich, welche der beiden unteren Reihen die einzige obere bildet. Die Frage ist nicht so bedeutungslos, wie sie vielleicht erscheint, da ja wegen der Neigung der Hydrotheken der junge Stock hier Dorsoventralität, also eine nur spiegelbildliche Gleichheit rechter und linker Seite zeigt. Ich nenne vorn diejenige Fläche des jungen Stockes, nach welcher sich die Hydrotheken hinwenden, dann gilt die Regel: die uniseriale obere Reihe der Hy-

dranthen wird stets gebildet von derjenigen der beiden unteren, die den obersten Polypen (oder Seitenzweig) am ungedrehten Stamm erzeugte; sie beginnt mit der sichelartigen Knospung, und zwar dreht sich im ersten Beginne letzterer der Hauptstamm stets nach hinten. Am Schema 7 hat die linke Seite den letzten normalen Hydranthen erzeugt, also ist jetzt die linke Seite bevorzugt; den nächst höheren Seitenzweig (x) muß man sich unter der Papierebene gelegen denken.

Die Sichelanordnung wird streng gefestigt erst im obersten Stockteil, an der Mittelregion kommt bisweilen — also an der Spirale — ein Rückschlag in den primären Sertularellatypus vor, so in der Figur bei *a*.

Hat die linke Seite des jugendlichen Stockes den weiteren Aufbau übernommen, so steigt die Wendeltreppe im Sinne des Uhrzeigers an, sonst umgekehrt; es folgt dies geometrisch.

Kurz sei bemerkt, daß die Drehung der Seitensystemebenen gegen die — ideale — Hauptstammebene sehr gering ist, bei weitem nicht so stark wie bei *Thujaria* etc., hierin ist also *Hydrallmania* primitiver.

3 Sachen sind es, die *Hydrallmania* besonders weit vom normalen Sertularellatypus entfernen: der Übergang des Fächelsympodiums in ein Sichelsympodium, die Spiraldrehung der Hauptachse und die Dorsoventralität. Trotzdem dürfen wir *Hydrallmania* wohl nicht aus dem Sertularellatypus entfernen.

Es sei erlaubt, zum Schlusse dieser Betrachtungen mit ein paar Worten einer Hypothese Ausdruck zu verleihen, was für einen Vorteil die Drehungen der 4 letzthin erwähnten Formen ihren Besitzern wohl bieten mögen. Sie scheinen mir mit der reichen Ausbildung des Seitenzweigsystems insofern im Zusammenhang zu stehen, als sie für dasselbe größeren Raum zur Entfaltung schaffen, als dies bei bewahrter Einebnigkeit möglich wäre. Bei der seltsamen Spiraldrehung der *Hydrallmania* aber konnte nur der Ausfall einer Personenserie der Verwirrung der Äste vorbeugen. Drehungen sind ja schon bei Sertularella ab und zu vorhanden und mögen im Daseinskampfe fixiert sein; für *Hydrallmania* müßte man das spontane, später gefestigte Auftreten sichelartiger Knospung annehmen; ob dasselbe in dieser Weise vorkommt, wissen wir nicht. Durch den Nachweis als Anpassung ist ja niemals etwas völlig erklärt.

D. Der Diphasiatypus.

Ich behandle diesen Knospungsmodus, welcher sich bei der gesamten Gattung *Diphasia* und bei *Sertularia* mit Ausnahme weniger oben erörterter Formen findet, für sich, obwohl ich ihn aus dem Sertularellatypus abzuleiten versuchen werde, da er in den paarig gegenständigen Hydranthen ein sehr scharfes, wenngleich äußerliches Kennzeichen besitzt.

Die normale Ausbildung des Typus, wie sie zu vörderst zu schildern sein wird, beobachtete ich an *Sertularia pumila* L. (Helgoland) und *Diphasia rosacea* L. (desgl.); ich glaube aus den Figuren schließen zu dürfen, daß er in ganz derselben Weise vorhanden ist bei *Sertularia operculata* (A.), *Thujaria*[1]) *pharmacopola* (A.) — nach Allman — und bei *Sertularia fusca* Johnston und *Diphasia pinaster* E. und S., et *tamarisca* L. nach Hincks und wohl noch bei vielen anderen Formen, von denen für einen sicheren Schluß zu wenig dargestellt worden ist. — Als abweichende Formen werde ich die in Lesina von mir beobachteten Formen *Sertularia secunda* et *tubulosa* (Menegh.) schildern.

Bei allen zum Diphasiatypus gehörigen Formen ist jeder Ast, d. h. jede Folge primärer Knospen, aus aufeinanderfolgenden Paaren gegenständiger Personen gebildet. Eine oberflächliche Betrachtung eines solchen Gebildes erweckt den Anschein einer einheitlichen Achse, die fortwachsend immer Paare von Hydranthen erzeugt, den Anschein eines racemösen Systems. Ich glaube jedoch die Verhältnisse ungezwungen anders erklären zu können.

Bevor ich diesen Versuch unternehme, verweise ich auf Fig. 9, welche den „Vegetationspunkt" von Sertulariaformen in zwei aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien wiedergiebt. In Fig. *a* wird das oberste Stammende von einer Röhre gebildet, in Fig. *b* hat sich diese Röhre dreigeteilt, oder ist, bei anderer Auffassung, nach Abgabe zweier Hydranthen weitergewachsen.

Gegen die Auffassung des vorliegenden Gebildes als eines racemösen Systems scheint mir nun vor allem anderen geltend gemacht werden zu müssen, daß das Ende desselben nie von einem Hydranthen eingenommen wird — wie es nach Weismann bei den *Tubulariden* der Fall ist —, dagegen hat das in *a* dargestellte

---

1) Die Allman'sche Gattung *Thujaria* deckt sich nicht mit der Flemming'schen.

Gebilde die Eigenschaften eines Hydranthenstieles, es sieht nicht anders aus als die vorgeschrittene Knospenlage einer *Obelia*, wie sie in Fig. 1 schematisch dargestellt ist. Ich bin also der Ansicht, daß sich das fragliche Achsenende der Fig. 9 *a* neu durch Knospung aus einer vorhandenen Person entwickelt hat, daß es nicht die Fortsetzung eines bereits vorhandenen Gebildes ist. Aus welcher Person ist es aber hervorgeknospt, es stehen ja 2 gleichwertige Personen unter ihm? Folgende Erklärung halte ich für die plausibelste: von den Personen *a* und

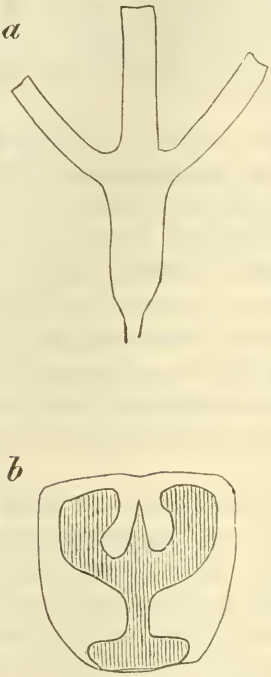


Fig. 9. *a Sertularia secunda. b S. pumila* (nach KIRCHENPAUER).

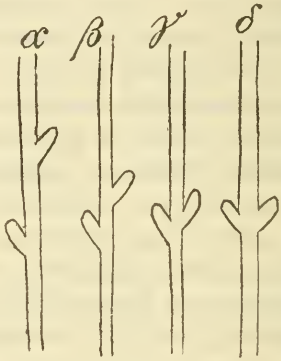


Fig. 10. Die Ableitung des Diphasiatypus aus dem Sertularellatypus.

b im Schema 10 *δ* mag man *a* oder *b* als die ältere ansehen, jedenfalls muß man beider Alter für ursprünglich — phylogenetisch — verschiedenartig halten: sie knospen auseinander hervor wie die ja auch schon paarweise vereinten Personen der Sertularia cupressina etc. Es ist nun im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der Stiel der jüngeren Person reduziert, ferner aber ist die Entstehung der von letzterer erzeugten primären Knospe örtlich und zeitlich mit der ihrigen vereint worden. Fig. 10 zeigt schematisch, wie ich mir diesen Prozeß denke.

Jedes sogenannte Achsenglied ist also der Stiel derjenigen beider über ihm befindlichen Personen, welche als jüngere ge-

dacht wird — thatsächlich ist ja ihr Köpfchen gleichaltrig mit dem hier allein die Person darstellenden Köpfchen ihrer Nebenperson (= Tochterperson), wie auch gleichaltrig mit dem Stiel ihrer Enkelperson. (Es sind gleichaltrig durch Verwischung des ursprünglichen Verhaltens: Köpfchen von *a*, ganze Person *b*, Stiel von *c*.) Es folgt aus vorigem, daß das fragliche Gebilde der Fig. 9 *a* der Stiel einer neu entstehenden Person ist.

Aus diesen allgemeinen, soeben dargelegten Gründen würden wir, denke ich, die Entstehung des Diphasiatypus aus dem der *Sertularella* — für die primäre Knospenfolge — schon behaupten können. Nun führen uns aber außerdem die Formen des Cupressinasubtypus in ihren am meisten peripher gelegenen Teilen — den Seitenzweigen höchster Ordnung — den Übergang einer Knospungsart in die andere oft direkt vor Augen. Ebenso finde ich in Kirchenpauer's „neuen Sertulariden" als *Dynamena marginata* eine Form abgebildet, bei welcher die primäre Knospenfolge am Hauptstamm nach dem Typus der *Sertularella*, am Seitensystem nach dem Typus der *Diphasia* uns vor Augen tritt.

Ich halte einen Zweifel an der Ableitung des einen Typus vom anderen daher nicht für berechtigt.

Wir haben uns sehr lange bei den primären, für den gesamten Diphasiatypus geltenden Knospungserscheinungen aufgehalten. Bei Erörterung der normalen Sekundärsprossungen, die sich w. g. mit Ausnahme der *S. secunda* et *tubulosa* stets verwirklicht finden, können wir uns kürzer fassen.

Die Blastostyle sind der Stellung nach Sekundärknospen. Alle sekundären Gebilde stehen wie beim Cupressinatypus also vis-à-vis der Abgangsstelle der Primärknospe. Stets ist nur ein sekundäres Gebilde vorhanden. Energieverschiedenheiten giebt es absolut nicht. Es können also Seitenzweige vis-à-vis entspringen, oder ein Blastostyl gegenüber einem Seitenzweig etc. etc. Bei dem auf Helgoland gesammelten Material der *S. pumila* beobachtete ich allerdings Bevorzugungen einer Seite des Stockes — rechts oder links — hinsichtlich der Blastostylbildung, sowie auch gleichgerichtete Neigung (nach vorn oder hinten) derselben; ich bin geneigt, diese Thatsache auf Rechnung äußerer Umstände zu setzen (s. u.).

Zum Schluß sei erwähnt, daß namentlich bei *Diphasia* die soeben angedeutete Störung der Einebnigkeit durch die Gonangienrichtung nicht selten ist, ja daß auch der Ursprungsort letzterer oft ein wenig nach vorn oder hinten verschoben ist. Wir fanden ähnliches häufig. — Sekundäre Drehung der Seitenzweige nahe

ihrem Ursprung ist bei *Sertularia pumila* nicht selten, sie bildet aber keinen Bestandteil des Wachstumsgesetzes dieser Art, ist vielmehr ebenso regellos wie bei *Sertularella.*

Bei *Sertularia secunda* verhält sich, wie gesagt, das primäre Knospensystem in der typischen Weise, mit der interessanten Abweichung jedoch, daß am Beginn der Seitenzweige die Knospenfolge häufig durchaus wie bei *Sertularella* ist. Wenn vorhanden, kann diese Thatsache als gutes Merkmal für die, wie wir gleich sehen werden, sonst schwierige Unterscheidung von Hauptstamm und Seitenzweig verwendet werden.

Ich wende mich jetzt zu einer kurzen Erörterung der durchaus anormalen sekundären Knospungen, wobei ich vorausschicke, daß ich auf Deutungsversuche derselben verzichten werde, um so mehr, als mir nur wenig Material zur Verfügung stand, und außerdem die Form so zart und biegsam ist, daß man sich über die Ebenenverhältnisse nur schwer Klarheit verschaffen kann. Alles, was ich über diese sagen werde, ist daher mit Reserve ausgesprochen.

Die sekundäre Knospe wird unmittelbar über der scheinbaren Trifurkationsstelle von der scheinbaren weiterwachsenden Achse — dem Stiel der nächsten Primärknospe — abgegeben und zwar nach vorn oder hinten; die Einebnigkeit wird also prinzipiell gestört. Die primäre Verzweigungsebene des Seitenzweiges scheint nun, wie bei *Obelia geniculata,* so zu liegen, daß ihre Schnittlinie mit der Ebene des Hauptstammes, der Lateralrichtung des abgebenden und des abgegebenen Systems entspricht. Die Seitenzweige bilden mit dem Hauptstamm (nach oben zu) einen sehr kleinen Winkel; da sie nun ferner sich sekundär, mit Beibehaltung ihrer Ebene, nach rechts oder links wenden, so kommt auf diese Weise eine scheinbare Einebnigkeit des Ganzen zustande, die aber nicht ursprünglich ist.

Dieses Wenige mag über die interessante Form genügen. Gonangien standen mir nicht zur Verfügung.

In anderer Weise vom Typus abweichend verhält sich *Sertularia tubulosa*: so standen mir von dieser Form zwei ausgebildete Stöcke und etwa ein halbes Dutzend junger, nur aus dem Hauptast bestehender Stöckchen zur Verfügung. Heller's Abbildung stimmt mit meinen Befunden überein.

Die primären Knospenfolgen zeigen sämtlich den Typus. Über die jungen, nur aus einer solchen bestehenden Stöcke ist daher nichts weiter zu sagen. Die älteren Cormen zeigen folgenden Habitus: an Stelle jedes zweiten (unten) oder dritten (oben)

Personenpaares verläßt ein Seitenzweigpaar — an diesem wurde Verzweigung höherer Ordnung nicht beobachtet — den Hauptstamm.

Zwar stehen mir keine direkten cormogenetischen Beobachtungen darüber zu Gebote, es scheint mir aber die Annahme, namentlich in Hinsicht auf die jungen Stöcke nicht von der Hand gewiesen werden zu können, daß ursprünglich primäre Knospen hier zu sekundären auswachsen, deren Rolle übernehmend. Die mögliche Deutung, es sei die erste nach oben gewandte Person des Seitenzweiges die ursprüngliche primäre Knospe, ihr vis-à-vis, die erste untere Seitenzweigperson, die eigentliche sekundäre, scheint mir etwas sehr künstlich. Strenge Durchführung des Sertularellaprinzips würde zu dieser Deutung führen.

Blastostyle waren nicht vorhanden.

Wir sind mit der Besprechnng des Diphasiatypus und damit mit der Erörterung einer ganzen in sich geschlossenen Reihe von Typen der Knospenbildung am Ende. Allgemeines auf den Schlußteil versparend, hebe ich jetzt nochmals das Hauptresultat unserer letzten Betrachtungen hervor:

Der Diphasiatypus ist aus dem Sertularellatypus durch zeitliche und örtliche Knospungsverschiebungen hervorgegangen.

Den Schluß unserer speziellen Betrachtungen über die Tektonik der Campanulariden- und Sertularidenstöcke mag eine Form bilden, welche, obwohl bisher stets einer der im vorstehenden erörterten Gattungen beigezählt, eine ganz isolierte und in mehr als einer Beziehung merkwürdige Stellung hinsichtlich ihrer Personenanordnung darbietet, es ist dies

Campanularia verticillata L.
(Material aus Helgoland.)

Bei oberflächlicher Betrachtung stellt sich diese Form als eine Röhrenkombination, als ein sogenannter zusammengesetzter Stamm dar, an welchem annähernd quirlig die Hydranthen, und bei fertilen Exemplaren zwischen den Hydranthenquirlen solche von Gonangien entspringen. Der Hauptstamm giebt ziemlich zahlreiche Seitenäste ab, welche in ihrer Verteilung keine Regelmäßigkeit zeigen, wennschon bisweilen, wohl durch äußere Einflüsse bedingt, eine

Neigung zur Einebnigkeit nicht zu verkennen ist. Die Seitenäste zeigen denselben Bau wie der Hauptstamm.

Der Gedanke, es möchten hier ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei dem zusammengesetzten Stamm der *Obelia gelatinosa* etc., wird schon bei Erwägung der Quirlstellung der Hydranthen bald fallen gelassen werden; in der That sind die Verhältnisse hier ganz andere.

Querschnitte und Präparationen mit Nadeln lehren uns, daß der Hauptstamm — um ihn zuerst zu betrachten — aus 6—7 gleichwertigen Röhren besteht, welche sämtlich Polypen abgeben. Ich habe niemals eine Kommunikation dieser Röhren entdecken können, nur durch Verkittung ihres Perisarks sind sie vereint. Es würde nun sehr seltsam erscheinen, daß diese organisch nicht verbundenen Röhren stets gleichzeitig — daher der Quirl — Personen abgeben, wenn sich nicht bei einiger Überlegung, sowie auch bei Betrachtung der Stammspitze herausstellen würde, daß hier wie sonst jede Röhre ein Sympodium ist. In diesem Falle ist eben die scheinbare Quirlstellung einfach in der gleichen Normalgröße aller Personen (Stiel + Kopf) begründet.

Haben wir somit einen Campanularidencharakter bei unserer Form entdeckt, so tritt uns beim Nachweis des Sympodiums als einer Sichel gleich wieder eine große Kluft zwischen ihr und ihren Gattungsgenossen entgegen. Genannter Nachweis ergiebt sich ohne weiteres, besonders bei Betrachtung des Stammendes.

Der Hauptstamm der *Campanularia verticillata* ist also ein Komplex von Sichelsympodien, die ihre personentragende Seite sämtlich centrifugal wenden.

Diese Erkenntnis wird uns schon a priori vermuten lassen, daß fundamental different vom Obeliatypus auch die Seitenzweig-, d. h. Sekundärknospenbildung nicht sein werde, und ich glaube mit Recht die Auffassung verstreten zu dürfen, daß die Bildung der Seitenzweige so vor sich geht, daß ein Teil der Hydranthen eines Quirles, und zwar meist 5, etwas unterhalb und vis-à-vis der primären Knospen, welche er erzeugt, je eine sekundäre Knospe abgiebt — ihr Ursprungsort liegt also außen an der Peripherie des Ganzen, derjenige der Primärknospen innen — und daß die so gebildeten Personen, gleiche Wachstumsrichtung einnehmend und verwachsend, die Grundlage für den Seitenzweig erster Ordnung bilden. — Eine etwaige Verschmelzung oder Gabelung der Röhren des Seitenastes habe ich ebensowenig wie am Hauptstamm

beobachtet, wage aber, trotz der Unwahrscheinlichkeit solchen Vorkommnisses, nicht, seine Existenz direkt in Abrede zu stellen.

Fig. 11 stellt schematisch die Knospungsverhältnisse unserer Form dar; der Hauptstammcylinder ist dabei aufgerollt gedacht. Fig. 12 soll die Lage der beiden Knospen zu ihrer Mutterknospe veranschaulichen.

Fig. 11.

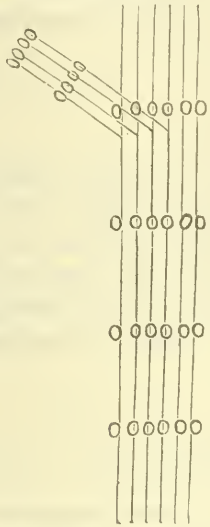


Fig. 12.

Fig. 11. Schema eines Stockes von *Campanularia verticillata.*

Fig. 12. Knospentypus der *Campanularia verticillata.*

Die Gonangien, wie gesagt, stehen quirlig zwischen zwei Hydranthenquirlen. Wir werden, nachdem wir im vorhergehenden eine wenn auch nicht vollständige Analogie der Sekundärknospenbildung unserer Art mit dem Obeliatypus erkannt, nicht fehlgehen, eine solche auch hier zu postulieren: wir fassen demnach die Blastostyle als sekundäre Knospen auf — jeder Gonangienquirl gehört also zum oberen Hydranthenquirl — die sich nur dadurch von den normalen unterscheiden, daß sie ihre ursprüngliche Wachstumsrichtung nicht aufgegeben haben.

Eine nochmalige Zusammenfassung des über *Campanularia verticillata* Gesagten ist wohl unnötig.

Unsere speziellen Betrachtungen sind beendet. Dieses Ende fällt nicht zusammen mit einer Erschöpfung alles dessen, was sich über Campanulariden- und Sertularidentektonik sagen ließe. Viele Gattungen habe ich nicht untersucht, da sie mir nicht zur Ver-

fügung standen — so namentlich manche interessante Formen des Challenger — viele Arten der studierten Gattungen habe ich nicht berücksichtigt, und endlich werde ich wohl bei den untersuchten Formen selbst eine Reihe interessanter Verhältnisse außer Acht gelassen, andere irrig aufgefaßt haben. Immerhin glaube ich durch das Ausgeführte einen kleinen Einblick in die große Mannigfaltigkeit der Hydroidentektonik gewonnen zu haben; wie weit dieser Einblick reicht, welches die allgemeineren Ergebnisse unserer Betrachtungen sind, sei mir gestattet, jetzt noch in kurzem auszuführen.

Allgemeiner Teil.

In diesem Abschnitte beabsichtige ich zunächst einiges über den Unterschied äußerer und innerer Bildungsursachen sowie über die Grunderscheinungen der Hydroidenstockentwickelung zu sagen. Sodann werde ich die verschiedenen Arten der Knospenbildung unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen und von einander abzuleiten versuchen, welchem Versuche sich einige phylogenetische Betrachtungen anreihen werden.

I. Die Prinzipien der Stockbildung bei den Sertulariden und Campanularien.

Bereits in der Einleitung machte ich darauf aufmerksam, wie interessant gerade die Stockbildung sei für eine Analyse der bei morphologischer Entwickelung in Betracht kommenden Vorgänge, das ererbte Wachstumsgesetz der Art und seine Modifikationen durch die Außenwelt. Es liegt das begründet in der Einfachheit der Beziehungen der konstituierenden Einheiten — Personen — zu einander. Welcher Art diese sind, in welchen Bahnen sich das Wachstumsgesetz der Polypen im allgemeinen bewegt, sei zuerst erörtert; aphoristisch, wie überhaupt dieser Abschnitt nicht mehr als eine Skizze sein soll und kann.

Ich glaube im wesentlichen fünf immer wiederkehrende Erscheinungskomplexe in den Wachstumsordnungen der untersuchten Formen erkennen zu können; das erste ist die Lokalisation der Knospungsstellen an der Person: die sekundäre Knospe der *Sertularella* steht stets gegenüber der primären etc., dies ist genugsam erörtert.

Das zweite ist die ungleiche Verteilung der Knospungsenergie: allemal die n^{te} Person erzeugt nur primäre

Knospen, die $n+a^{te}$ auch sekundäre u. s. w. Auch hierüber ist manches gesagt; wir sahen am Beispiel der *Sertularia abietina* und anderen, wie dieses Prinzip zur Bildung der Stockmetameren oder funktionellen Cormidien führte. Es gehört hierher ferner jener Gegensatz, der sich bei den Formen des Cupressinatypus zwischen Hauptstamm und Seitensystemen ausgeprägt hat. Dieses Gesetz ist stets kombiniert mit dem ersten.

Ein drittes Prinzip des Stockwachsens erkennen wir in Lageveränderungen komplexer Gebilde: hierher die Drehungen der Seitenzweige erster Ordnung, denen wir beim Cupressinatypus begegneten, hierher vielleicht *Thujaria thuja.* (*Hydrallmania* gehört wohl nicht hierher, denn hier beginnt die Spiraldrehung des Hauptstammes nicht nach seiner Bildung, sondern während derselben; ich möchte die Erscheinung lieber lediglich als Äußerung der beiden ersten Gesetze und des fünften ansehen.) Faltung, welche das Verständnis der Personenontogenie so sehr kompliziert, tritt, dort wohl bedingt durch die Hohlkugelgestalt des Ausgangspunktes, hier niemals auf. Ihrem Ausbleiben ist der beim Stocke nie getrübte Einblick in den genetischen Zusammenhang der bildenden Einheiten wohl wesentlich zu danken.

Als viertes Gesetz möchte ich die Einbeziehung von Personenbestandteilen ins gemeinsame Interesse bezeichnen, ein Faktor, der die Erkenntnis der Personengrenzen häufig erschweren kann. Den Stielen jeder zweiten Person — nach unserer Deutung — beim Diphasiatypus ist es so ergangen. (Ich weise hier auf die Dislokation der Organe bei Siphonophoren hin.)

Endlich betrachten wir das oft schon erwähnte biogenetische Gesetz für Stöcke, wenn man will, ein Spezialfall des zweiten Gesetzes. Auf dieses wollen wir etwas näher eingehen. Wir sahen an jungen Stöcken von *Sertularia cupressina* und *argentea* die Drehung der Seitenzweige noch fehlen; erst an ausgewachsenen Stöcken ist sie überall aufgetreten: dies ist ein Fall des biogenetischen Grundgesetzes der allgemeinen Form. Der Stock durchläuft die Stadien seiner Vorfahren ontogenetisch: dieselben Zweige, die anfangs ungedreht sind, drehen sich später. Anders bei *Hydrallmania*, bei *Sertularia cupressina* bezüglich der Diphasiaanordnung, bei *Sertularia secunda* etc.; erstere, besonders typisch, diene als Beispiel. Das Wachstumsgesetz ist hier anfangs das der Vorfahren; der nach diesem (secundum hanc legem) entstandene Personenkomplex nimmt nun aber nicht eine andere Gestaltung an, sondern die Neu-

bildungen erfolgen nach einem anderen Wachstumsgesetz. Es folgt daraus, daß der vollendete Stock uns gleichzeitig seine phylogenetischen Entwickelungsstadien zeigt; im gewöhnlichen Falle des biogenetischen Gesetzes zeigt er sie uns nacheinander. Die speziellen Verhältnisse sind oben hinreichend besprochen. Die hierher gehörigen Fälle sind mit der Succession verschiedenartiger Blattformen an Pflanzen vielleicht ohne weiteres zu vergleichen (Eucalyptus, Thuja etc.). Verschiedene Dinge dürfen nicht gleich benannt werden, ich habe daher für die fragliche Erscheinungsreihe den Namen biogenetisches Gesetz für Stöcke, oder cormogenetisches Gesetz provisorisch in Anwendung gebracht. Ich wiederhole nochmals, daß die ungedrehten Jugendformen des Cupressinatypus hiermit nichts zu thun haben.

Die erörterten Faktoren bilden zusammen das Wachstumsgesetz des Hydroidenstockes. Für jede Spezies giebt es eine Summe von Entwickelungsmöglichkeiten, durch die Qualität der verschiedenen Kategorien von Faktoren bedingt. Den Habitus des realen Polypenstockes jedoch werden äußere Ursachen bedingen, durch Veranlassung der Entfaltung des potentiell Gegebenen.

Ich habe bis jetzt in dieser Richtung keine Untersuchungen angestellt, möchte jedoch durch kurze Anführung folgender Thatsachen die Aufmerksamkeit auf die bisher meines Wissens noch nie untersuchten Fragen hinlenken, ob Licht und Strömung auf die Ausbildung der Stöcke bestimmend wirkt, ob dieselben heliotropische und geotropische Eigenschaften zeigen, ob wir Kontaktreize — Stolonen, Lafoëa etc. — bei ihnen antreffen etc. etc. Ich glaube nicht, von vornherein auf solche Dinge bezüglichen Untersuchungen Aussicht auf Erfolg absprechen zu dürfen.

Die wenigen ökologischen Punkte, auf die ich hinweisen möchte, sind folgende. Bei *Sertularia pumila* und *Campanularia angulata* beobachtete ich außerordentlich häufig eine gleiche Richtung der Ebenen einer Anzahl am selben Orte wachsenden Stöcke; bei ersterer Form ferner waren sehr oft die Gonangien sämtlich nur auf einer Seite des Stockes ausgebildet und auch nach derselben Seite — aus der Stockebene heraus — geneigt. Über die schon durch die erste sekundäre Knospe bedingte Polarität der *Hydrallmania* ist gesprochen; welche Ursache veranlaßt sie? Leicht könnte ich die Zahl solcher Beispiele vermehren; als Hinweis auf die Frage genügt das Gesagte.

II. Die Beziehungen der Knospungsgesetze der Sertulariden und Campanularien untereinander und ihre phylogenetische Bedeutung.

Wir sehen in diesem Abschnitte von *Campanularia verticillata* ab. Diese Form weicht derart von ihren Gattungsgenossen ab, daß man sein Verwundern nicht unterdrücken kann, wie sie zum Namen *Campanularia* gekommen ist. In diesem Falle können wir, wie hinreichend erörtert, jede Art primärer Knospenbildung auf diejenige des Obeliatypus zurückführen: auf ein Fächelsympodium. *Diphasia* zeigt das abgeleitete Verhalten, *Campanularia*, *Halecium* und *Sertularella* — alles im weitesten Sinne — das primitive. Dieser Schluß muß zunächst ohne Rücksicht auf Phylogenie unbedingt zugegeben werden.

Was die sekundäre Knospung angeht, so werden wir sie dort für besonders ursprünglich halten dürfen, wo ihre Lokalisation am indifferentesten ist; das ich — von den Blastostylen sehen wir ab — beim Obeliatypus und einigen Haleciumarten der Fall. Die sekundäre Knospe, oder mehrere, entspringt hier beliebig [1]) vorn oder hinten an ihrer Mutterknospe, von streng geometrischer Verteilung noch keine Spur. Diese tritt bei *Sertularella* auf, und damit der streng einebnige Habitus der Formen. Die Entstehung dieser Sachlage aus dem Obeliatypus könnte man sich wohl vorstellen.

Nun wird das Wachstumsgesetz immer schärfer ausgeprägt, der Spielraum der Variabilität immer geringer: Energieverteilung und Drehungen treten auf; so entsteht der Cupressinatypus und seine Derivate.

Ich glaube nun nicht fehl zu gehen, wenn ich diesen soeben rein abstrakt erörterten Ähnlichkeiten eine reale Basis zu geben versuche. Wie die Knospungstypen geometrisch voneinander derivieren, so stammen ihre Träger voneinander ab; zumal in denjenigen Fällen, in welchen uns eine der Modifikationen des biogenetischen Gesetzes entgegentritt, ist dieser Schluß nicht zu umgehen. Ich sehe aber, abgesehen davon, nicht ein, wie wir ohne Annahme einer Blutsverwandtschaft die große Ähnlichkeit in den

1) Die Abweichung um 90° ist ja durchaus nicht geometrisch korrekt.

tektonischen Gesetzen auch der anderen Formen zu erklären versuchen könnten.

Ich setze mich durch diese Annahme in Gegensatz zu jener anderen, welche die Sertulariden (und mit ihnen die Plumularien) für Formen erklärt, in deren Entwickelungscyklus freie Medusen nie existiert haben, während sie das Fehlen freier Medusen bei Campanularien stets für sekundär erklärt. Ohne auf eine nähere Vergleichung beider Ansichten einzugehen, weise ich nur auf zwei Punkte hin: einmal ist auch bei vielen Sporosacs der Campanularien jede medusoide Spur verwischt, und andererseits scheint nach Weismann bei *Plumularia halecioides* eine solche angedeutet zu sein.

Zum Schluß noch eine kurze Rekapitulation unserer Resultate:

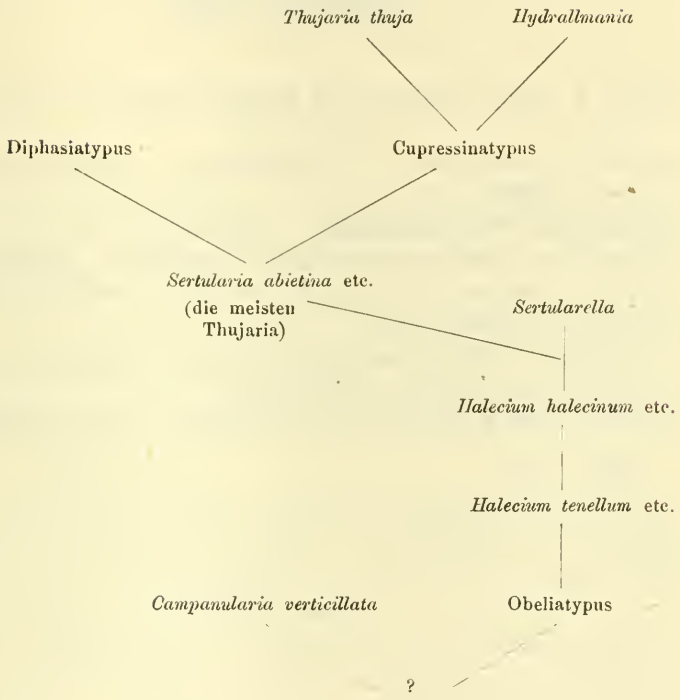
1. Die Campanularien- und Sertularienstöcke bilden sich nach bestimmten Wachstumsgesetzen.

2. Die Sertulariden stammen von Campanularien ab (s. Stammbaum S. 225).

Daß beide Sätze auch von den Plumularien gelten, werde ich in einer späteren Arbeit zu zeigen versuchen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. E. Haeckel und Herrn Prof. Dr. A. Lang, meinen innigen Dank auszusprechen für das rege Interesse, welches dieselben meinen Untersuchungen entgegenbrachten. Herrn Professor Haeckel bin ich außerdem zu großem Dank dafür verflichtet, daß er mir die reiche Hydroidensammlung des Zoologischen Museums zu Jena für meine Studien zur Verfügung stellte.

Stammbaum der Campanularien und Sertularien, gegründet auf ihre Tektonik.



Litteraturverzeichnis.

Hincks, A History of the British Hydroid Zoophytes. 2 Vol. London 1868.

Heller, Die Zoophyten und Echinodermen des adriatischen Meeres. Wien 1868.

Kirchenpauer, Neue Sertulariden. Dresden 1864.

—, Nordische Gattungen und Arten von Sertulariden. Hamburg 1884.

Allman, A Monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids. 2 Vol. London 1871.

—, Report on the Hydroida dredged by H. M. S. Challenger. Part II. Report etc. Zoology. Vol. XXIII.

Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 623

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: NF_17

Autor(en)/Author(s): Driesch Hans

Artikel/Article: Tektonische Studien an Hydroidpolypen. 189-226