Tektonische Studien an Hydroidpolypen.

II.

Plumularia und Aglaophenia. Die Tubulariden.

Nebst allgemeinen Erörterungen über die Natur tierischer Stöcke.

Von

Dr. **Hans Driesch.**

Mit 6 Abbildungen im Texte.

Die Plumulariden.

Zweck und Begrenzung unserer Aufgabe wiederum festzustellen, dürfte unnötig sein. Ich betone nur nochmals, daß meine Studien keinen Anspruch auf Vollständigkeit und erschöpfende Behandlung erheben, sondern nur ein Leitfaden für eine solche sein wollen.

Die Schwierigkeit einer zutreffenden Definition des Personenbegriffs tritt uns hier noch in weit größerem Maße entgegen, als es bei Sertulariden und Campanulariden der Fall war.

Lassen wir auch hier wiederum die basalen Stolonen außer Acht und sehen wir noch dazu von den Corbulae der Aglaophenien ab, so bleiben uns doch als nicht wohl zu umgehende Teile des Stockes die Nematophoren, gerade das besonders Charakteristische unserer Formen.

Sind sie Personen oder bloße Anhänge solcher?

Ich bemerke hier, daß unsere Gleichsetzung von Person und Hydranth ja schon ein seltsames Gepräge gewinnt angesichts der Thatsache, daß das aus dem Ei direkt hervorgehende Gebilde in vielen Fällen gar kein Hydranth ist [1]); halten wir sie dessen-

---

1) Vergl. hierzu u. a. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Wien, 1886. Kap. IV.

ungeachtet aufrecht, uns ihres dogmatischen Charakters wohl bewußt bleibend, so wird unsere Frage lauten: sind die Nematophoren von gleichem Werte wie die Hydranthen; sind sie phylogenetisch durch Reduktion aus solchen hervorgegangen?

Die Frage hat, stets vom histologischen Standpunkt betrachtet, bekanntlich viele Wandlungen in der Beantwortung durchgemacht. Durch den Nachweis, daß, in vielen Fällen wenigstens, beide Keimblätter sich an ihrer Bildung beteiligen, ist man in neuester Zeit wohl vorwiegend geneigt, sie in ersterem Sinne zu beantworten.

Ich muß gestehen, daß ich den angeführten Grund für wenig ausschlaggebend halten kann. Mit gleichem Recht könnte man dann die Tentakeln für Personen erklären, was ja auch in der That geschehen ist. Ontogenetische Rückbildung von Hydranthen zu Nematophoren ist meines Wissens nie beobachtet, sie könnte entscheidend sein für ihre Auffassung als Personen; ein Postulat dieser Auffassung ist sie nicht. Haben wir doch auch, und wohl nicht mit Unrecht, die Blastostyle der Campanulariden und Sertulariden für Personen erklärt, auch wenn sie tentakel- und mundlos waren und auch nicht aus vollständigen Hydranthen durch ontogenetische Rückbildung entstanden.

Was ich durch diese Erörterung im voraus zeigen wollte, ist nur dieses, daß sich aus den histologisch-ontogenetischen Befunden zur Zeit nichts über die Personennatur der Nematophoren aussagen läßt.

Inwieweit dieses vom tektonischen Standpunkte aus möglich sein wird, soll die spezielle Betrachtung darlegen.

Vorstehendes nur zur Rechtfertigung der Aufnahme der Nematophoren in unseren Betrachtungskreis.

Vom Aufbau der Corbula wollen wir, wie gesagt, aus Gründen, die im ersten Teile unserer Arbeit dargelegt sind, ganz absehen, ebenso soll uns das Gonangium der übrigen Formen nur als Ganzes, seinem Anheftungspunkt nach, interessieren.

Auf einige Punkte wird es vor Beginn unserer speziellen Betrachtung nicht überflüssig sein, noch mit wenigen Worten hinzuweisen.

Ich habe eine andere Methode der Darstellung gewählt — man könnte sie die vergleichend — blastologische nennen — im Gegensatz zur systematischen Aufzählung im ersten Teil, einmal da die Verhältnisse hier durchsichtiger liegen als bei Formen, wie Thujaria etc., dann auch, weil die wichtigsten Prinzipien der

Stockbildung, dort ausführlich erläutert, hier in ähnlicher Weise in Geltung treten; es wird so eine größere Kürze der Behandlung, wie sie mit vergleichenden Darstellungsmethoden verbunden ist, möglich werden.

Die für unseren Zweck meist unwichtigen Einschnitte der Hülle, die Verhältnisse an der Stockspitze, eine wertvolle Hilfe für die Untersuchung, ferner physiologische (z. B. das allmähliche Absterben der Stöcke von unten nach oben, die Verkümmerung gonangientragender Personen) und ökologische Erscheinungen werden keine Erwähnung im Folgenden finden.

Die Erforschung des Wachstumsgesetzes ist unsere Aufgabe. Dieses habe ich, wie ich glaube, genugsam definiert[1]).

Plumularia und Aglaophenia.

Untersucht wurden: Plumularia obliqua Saunders (Lesina), secundaria Kirchp. (Lesina, Plymouth), halcioides Adler (Lesina, Plymouth), echinulata Lamarck (Neapel), pinnata L. (Plymouth), setacea Ellis (Helgoland, Plymouth), Catharina Johnston var. alternans[2]) (Lesina), fructescens Ellis und Sol. (Plymouth),

1) S. ersten Teil der Arbeit, sowie meinen Aufsatz: „Heliotropismus bei Hydroidpolypen", Zool. Jahrbücher, Abt. f. Syst. Bd. V, 1890.

2) Diese auf Lesina von mir erbeutete Form habe ich nicht mit Sicherheit zu bestimmen vermocht. Die Form der Hydranthen, sowie die charakteristischen sehr schrägen Chitineinschnitte hat sie mit Pl. Catharina et secundaria (vergl. unten) gemeinsam. Ebenso die Hauptstammhydranthen, die bei Pl. Catharina doch wohl vorkommen werden, obwohl sie weder irgendwo deutlich gezeichnet sind, noch auch mir die Form zugänglich war. Differieren würde meine Varietät dann von der genannten Spezies außer durch die wohl nicht sehr wesentliche Alternation der Hydrocladien durch die in der Einzahl vorhandenen Zwischengliednematophoren; bisweilen habe ich jedoch deren zwei beobachtet, was ebenso wie das einmal gesehene Vorkommen gegenständiger Zweige diese beiden Differenzen wohl recht geringfügig erscheinen läßt. Ohne irgendwie eine definitive Ansicht über den systematischen Wert meiner Form äußern zu wollen, werde ich sie der Kürze halber im Folgenden als Pl. v. alternans citieren. Am Hauptstamm finden sich zwischen je zwei Personen mit ihren Adnexen zwei nahezu gegenständige Nematophoren.

Aglaophenia pluma Lmx. (Triest, Lesina), octodonta Kirchp. (Neapel), Kirchenpaueri Kirchp. (Neapel), elongata Kirchp. (Neapel), tubulifera Hincks (Plymouth), sowie zwei nicht mit voller Sicherheit bestimmte Arten aus Honolulu (perforata? Allman) und dem Kap der guten Hoffnung (chalarocarpa? A.); von der Untergattung Macrorhynchia: A. Savigniana Kirchp. (Tur) et philippina Kirchp. (Philippinen); von Lytocarpia: A. myriophyllum Lmx. (Neapel); von Pachyrhynchia: A. Mac Gillivrayi Busk.

Sämtliche untersuchte Spezies von Aglaophenia zeigen das gleiche Verhalten und werden dementsprechend citiert werden.

Wir wollen zunächst von den Nematophoren vollständig absehen und nur die gegenseitigen Lagebeziehungen der Hydranthen ins Auge fassen. Allem vorausgeschickt sei die Bemerkung, daß die Stöcke der Plumulariden sich sämtlich nach dem cymösen Wachstumstypus aufbauen, wie diejenigen der Campanulariden und Sertulariden.

a) Die primäre Knospenfolge: der Hauptstamm.

Bei Plumularia obliqua und secundaria[1]) ist der Hauptstamm gleichzeitig der ganze Stock, d. h. es kommt keine Sekundärknospenbildung — von den Gonangien abgesehen — vor.

Das Sympodium ersterer ist ein Fächel, das letzterer eine Sichel. Es schließen sich an jene in ihrer primären Knospenfolge an die Formen: Plumularia halecioides, echinulata, pinnata, setacea, fructescens, sowie die gesamte Gattung Aglaophenia[2]), an diese Plumularia v. alternans und wohl — ich konnte diese Form nicht selbst untersuchen — die typische P. Catharina.

Junge Exemplare von z. B. P. setacea sind solchen von obliqua zum Verwechseln ähnlich.

Es würde sich also, um von den Sichelstöcken abzusehen, P. obliqua verhalten wie unter den Campanulariden etwa Obelia geniculata u. a., die selten oder nie Sekundärknospen produzieren.

Da wir für die Nematophoren nun einen monophyletischen Ursprung wohl als das Wahrscheinlichste annehmen dürfen, sich ferner, wie sogleich gezeigt werden wird, das Seitenzweigsystem

1) Nach Hincks eine Varietät der P. Catharina Johnston.

2) Mit Sicherheit behaupte ich dieses natürlich nur für die von mir geprüften Formen, doch dürften sich die übrigen anschließen.

der Plumulariden wesentlich von dem der Campanulariden unterscheidet, also nicht auf dieses bezogen werden kann, so werden wir mit gutem Grunde Pl. obliqua (und secundaria) für wirklich ursprüngliche, nicht für reduzierte Formen halten, die von einfachen d. h. nur aus einem Hauptstamm bestehenden Campanularien abzuleiten sind; im Lauf der weiteren Entwickelung haben sich dann die Plumulariden ihr Seitenzweigsystem selbständig erworben.

Zur besseren Orientierung sei dies hier vorausgeschickt, wir kommen auf phylogenetische Fragen später noch einmal zurück.

b) Die sekundäre Knospenfolge.

α. Das normale Verhalten.

Bei den Campanulariden und Sertulariden war die Sekundärknospe der Ausgang eines Astes — des Seitenzweiges n^ter^ Ordnung —, der sich nach dem Schema seines Mutterastes aufbaute und selbst durch Sekundärknospenproduktion einem gleichgebauten Tochteraste den Ursprung geben konnte. Unwesentliche, doch nicht prinzipielle Differenzen im Aufbau von Hauptast und Seitensystem lagen bei komplizierten Formen zwar vor.

Bei den Plumulariden sind mit wenigen Ausnahmen Hauptstamm und Seitenzweige fundamental verschieden aufgebaut und letztere, abgesehen von wenigen nachher speziell zu betrachtenden Fällen, nie höherer als erster Ordnung: sie sind eben die Pinnulae oder Hydrocladien.

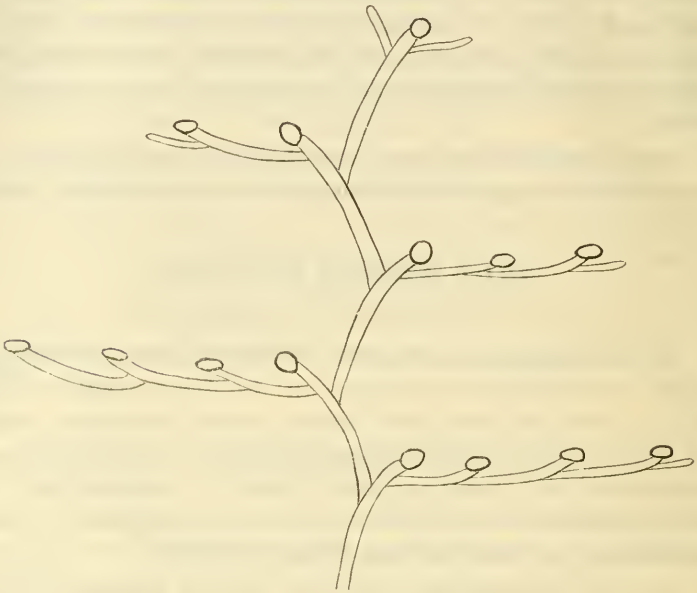
Wir betrachten zunächst die an P. obliqua sich anschließenden Formen.

Die erste Person am Hydrocladium ist natürlich eine Primärknospe. An dieser entsteht vis-à-vis ihrer primären Knospe (also wie bei Sertularella), doch weiter distal, am freien Stiele, die sekundäre Person. Die Mutter wandte ihr Köpfchen nach oben, die Tochter nun thut es auch, und indem sie an der unteren ihrerseits eine Knospe (ihre Primärknospe) erzeugte und dieser Prozeß sich fortsetzt, wird das Hydrocladium zu einer Sichel.

Dieses sind ja oft gesehene, wenn auch nie eingehend analysierte Verhältnisse; Fig. 1 giebt eine Skizze davon.

Jede Person der primären Reihe ist zur Erzeugung sekundärer Knospen befähigt, woraus sich ohne weiteres die strenge Alternation der Hydrocladien ableitet.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei P. v. alternans, die sich, wie wir sahen, bezüglich der Primärknospenbildung an



Figur 1.
Schema einer typischen Plumularia.

P. secundaria anschließt. Eine einfache Überlegung zeigt schon, daß hier, wo die primären Personen in einer statt in zwei Reihen an der scheinbaren Achse angeordnet sind, die Bildung der typischen Fieder, die doch hier wie dort das Resultat der Erzeugung sekundärer Knospen ist, in wesentlich anderer Weise vor sich gehen muß. Die Personen der primären Reihe liegen hier nicht zu beiden Seiten der Mediane des ganzen Stockes, wie dort, sondern in derselben; daher können sie nicht in die Hydrocladienbildung eingezogen werden. Oberflächlich betrachtet, sind hier Hauptstamm und Seitenäste mit Personen besetzt, was bei der Obliqua-Gruppe nur für letztere gilt.

Denken wir uns einen Stock von P. v. alternans so aufgestellt, daß die Personen des Hauptstammes uns zugewendet sind, der Stamm uns also eine Ebene zuwendet, so gehen abwechselnd rechts und links, in dem unteren Stockteil jedoch bisweilen an beiden Seiten derselben Person Sekundärknospen ab, und zwar,

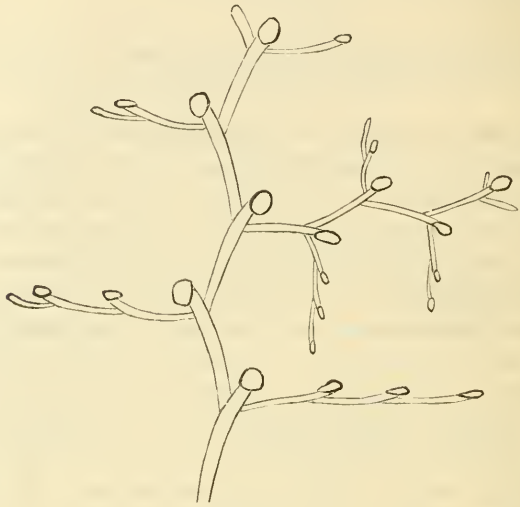
wie eine genaue Betrachtung ergiebt, unmittelbar am Beginn des freien Stieles jedes Hauptstammpolypen d. h. dicht über der Ursprungsstelle der Primärknospe, wie es das gewöhnliche Verhalten bei fast allen beschriebenen Formen ist.

β. Bildung neuer Hauptstämme. Seitenzweige höherer Ordnung.

Nach dem, was über die grundsätzliche Verschiedenheit zwischen Haupt- und Seitenstamm gesagt ist, ist es klar, daß, wenn, wie hier vorausgesetzt, die Bildung eines neuen Hauptstammes, d. h. eines nach dem Typus des wahren Hauptstammes aufgebauten Astes, durch sekundäre Knospen zustande kommen soll, eine bedeutende Modifikation in der Bildungsweise letzterer auftreten muß. Diese Modifikation habe ich bei P. fructescens beobachtet; wie man wohl mit ziemlicher Sicherheit aus entsprechenden Figuren bei Hincks schließen darf, kommt sie auch bei P. halecioides vor. Es ist eine Eigentümlichkeit der P. fructescens, daß die Personen der primären Folge sehr kurze freie Stiele besitzen, vielmehr, ähnlich wie die Kelche der Sertulariden, der Scheinachse dicht ansitzen. Einen grundsätzlichen Gegensatz bezüglich des Verhältnisses derselben zu den normalen Hydrocladien bedingt das ja nicht; wie sonst sind die Primärpersonen die ersten Hydranthen auf der Scheinachse letzterer; bei oberflächlicher Betrachtung ist jedoch wegen der geschilderten Eigenart der Habitus ein anderer. Ich erwähne dieses, um Mißdeutungen vorzubeugen und das Verständnis des Folgenden zu erleichtern. Das zur Bildung neuer Hauptstämme führende abnorme sekundäre Knospungsverhalten besteht nämlich darin, daß die normal gebildete Sekundärknospe sich nicht nach oben, sondern nach unten wendet, also nach oben ihre Primärknospe abgiebt und so fort. So wird der Seitenzweig zu einem Fächel, und gerade wegen des geschilderten Verhaltens der Hydranthen an dem Fächelsympodium wird die Übereinstimmung mit dem Knospungsmodus der Sertularella eine vollkommene (Fig. 2).

An dem neuen Hauptstamm — der übrigens nicht gerade häufig, und an demselben Stock nicht öfter als 2—3mal gebildet zu werden scheint — entstehen nun durch an die Sekundärknospenbildung sich anschließende Sichelknospung die typischen Hydrocladien. Sind also in diesem Falle Seitenzweige zweiter Ordnung.

Bildung von Seitenzweigen zweiter Ordnung habe ich einmal ferner bei P. v. alternans beobachtet; da jedoch hier, wie geschildert, Hauptstamm und Seitenzweige erster Ordnung in ihrem Auf-



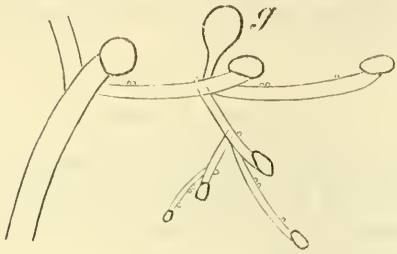
Figur 2.
Fächel- statt Sichelbildung am Seitenzweig erster Ordnung („neuer Hauptstamm").

bau — bis auf die Nematophoren — übereinstimmen, sofern beide Sichelsympodien sind, so liegt das Anormale der Erscheinung nicht in ihrem morphologischen Charakter, sondern nur in ihrem Vorhandensein an und für sich.

An letzterwähntes Vorkommnis schließt sich morphologisch die Bildung eigenartiger für P. fructescens charakteristischer Zweiglein an, welche die Einebnigkeit dieser Spezies stören, indem die durch sie und den Mutterzweig (eine normale Pinnula) gelegte Ebene senkrecht auf der Hauptebene steht.

Zunächst die äußere Erscheinung: dicht vor dem zweiten Hydrocladhydranthen (also der Sekundärknospe), zwischen ihm und der vorhergehenden Einzelnematophore, erhebt sich ein normales Sichelsympodium, und an diesem selbst kann — wahrscheinlich, stets an der der Basis der Pinnula zugewandten Seite — nochmals ein ähnliches Gebilde, wie es scheint, stets am ersten Hydranthen, also der Sekundärknospe der Pinnula seinen Ursprung nehmen. Es sei gleich erwähnt, daß die Hydranthen, die diesen

Gebilden den Ursprung geben, gleichzeitig Gonangien tragen können (Fig. 3).



Figur 3.

Seitenzweiglein zweiter und dritter Ordnung und Gonangien (*g*), sowie Nematophoren von Plumularia fructescens. Die paarigen Nematophoren sind hinter- statt nebeneinander gezeichnet.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß wir hier sekundäre Knospenbildung an der Pinnula vor uns haben, die mit derjenigen am Hauptstamm der P. v. alternans nahezu übereinstimmt. Wir sehen in diesen Gebilden also Seitenzweige zweiter, ja dritter Ordnung.

Mit den erwähnten neuen Hauptstämmen der P. fructescens dürfen diese Gebilde nicht verwechselt werden. Ihre Wertigkeit (Seitenzweige zweiter Ordnung) ist ja dieselbe, ihr morphologischer Aufbau aber nicht. Übrigens ist auch schon der äußere Habitus beider Zweigarten ein durchaus anderer, zumal, wie erwähnt, letztgenannte Bildungen stets nur unten am zweiten Hydranthen eines Hydrocladium ihren Ursprung nehmen, daher mit ihrem Mutterzweig zusammen ein spärliches Gebilde darstellen im Gegensatz zu den vollen, kräftigen, neuen Hauptstämmen.

Anhangsweise sei hier einer Erscheinung kurz gedacht, die mir mehrere in Helgoland gesammelte Exemplare von Pl. setacea darboten. Aus den Öffnungen eines starken Stammes dieser Spezies wuchsen äußerst zarte vollständige Stöcke (d. h. Fächelsympodien mit Sichelsympodien als Pinnulae) heraus. Möglich, daß diese Spezies im Winter bis auf den Hauptstamm abstirbt, und im nächsten Frühjahr dieser aus jeder seiner Öffnungen zu knospen beginnt, unabhängig von der verschiedenen Wertigkeit derselben (nur das oberste Loch ist ja der Ort für ein Fächelsympodium), gleichsam die Bildung eines neuen Stockes beginnend. Möglich aber auch, daß die verschiedenen dem alten Stamme

ansitzenden Stöckchen nur in Stolonenverbindung standen und die Stolonen zufällig einen abgestorbenen alten Stamm durchzogen hatten, wie sie solche so oft überziehen. Wie dem auch sei, jedenfalls hat die beschriebene Bildung mit der Bildung neuer Hauptstämme bei P. fructescens etc. wenig oder nichts zu thun.

c) Tertiäre Knospen.

Das Vorkommen gegenständiger Seitenzweige bei P. v. alternans beruht darauf, daß drei Knospen von einem Hydranthen der primären Reihe abgegeben werden, man wird hier aber besser von zwei Sekundärknospen reden.

Aglaophenia ist es, die uns in diesem Kapitel interessiert, und zwar eine auch von Hincks abgebildete Varietät der A. pluma, die ich auf Lesina in ungeheurer Häufigkeit antraf, sowie unter den von mir studierten Formen A. Savigniana, myriophyllum, philippina und Mac Gillivrayi. Ich bemerke gleich hier, daß die vier letztgenannten Formen ihres Erhaltungszustandes wegen einen definitiven Schluß nicht gestatteten; für die drei ersten von ihnen kann ich immerhin mit sehr großer Sicherheit das Gleiche wie von A. pluma behaupten. Bei A. Mac Gillivrayi dürfte vielleicht eine andere Auffassung die richtige sein; hierüber später Näheres.

Ein normaler Aglaophenienhauptstamm mit seinen Pinnulae weicht in seinem Aufbau, wie gesagt, prinzipiell nicht von einer typischen Plumularie ab. Ein äußerlicher Unterschied ist jedoch vorhanden: die Hydrocladien beider Seiten der Feder entspringen nicht aus entgegengesetzten Linien der Cylinderfläche, sondern einander etwas genähert. Beide Linien teilen die Cylinderoberfläche etwa im Verhältnis 1 : 3. Der Unterschied wird noch ausgeprägter dadurch, daß die Nematophoren, wovon später, sämtlich in dem nahezu rechtwinkligen Teile der Achse angebracht sind.

Es folgt aus Gesagtem, daß ein einfacher Aglaophenienstock nicht streng eine Ebene bildet.

Die Personen ferner sind sämtlich ein wenig in den spitzwinkligen Raum hineingewandt[1]).

So viel zur Orientierung.

1) Hiermit und durch die entsprechende Bemerkung über P. fructescens im vorigen Kapitel ist zugleich alles, was über die im übrigen klar zu Tage liegenden Ebenenverhältnisse der Plumulariden der speziellen Erwähnung wert ist, erledigt.

Unsere A. pluma-Varietät ist nun durch eine scheinbare Bifurkation der Hauptachse ausgezeichnet, also auch hier entstehen neue Hauptstämme; und zwar bleibt es nicht bei einer Dichotomie, sondern dieselbe kann sich mehrere Male wiederholen.

Daß nun keine wirkliche Dichotomie vorliegt, an sich schon überaus unwahrscheinlich, wird auch auf den ersten Blick durch das Hineinragen einer Pinnula in den von beiden neuen Stämmen gebildeten Raum angezeigt.

Letztere könnte den Anschein eines Dichasiums erwecken. Auch das Vorhandensein eines solchen wird uns jedoch, nachdem wir im Hauptstamm der Aglaophenia ein Fächelsympodium kennen lernten, als durchaus unwahrscheinlich vorkommen.

Bei näherem Zusehen erhellt es denn auch ohne weiteres, daß hier die Bildung eines neuen Hauptstammes auf ganz andere Weise vor sich geht, daß dieselbe in einen scharfen Gegensatz tritt zu allen bisher besprochenen Bildungen.

Die Teilung des Hauptstammes in zwei gleichwertige Stämme ist nur scheinbar; in Wirklichkeit sind beide Teile subordiniert; die Bildung des neuen Hauptstammes beruht auf der Entstehung einer tertiären Knospe an einem Polypen des Hauptsympodiums, verbunden mit einer Richtungsänderung im Wachstum des letzteren.

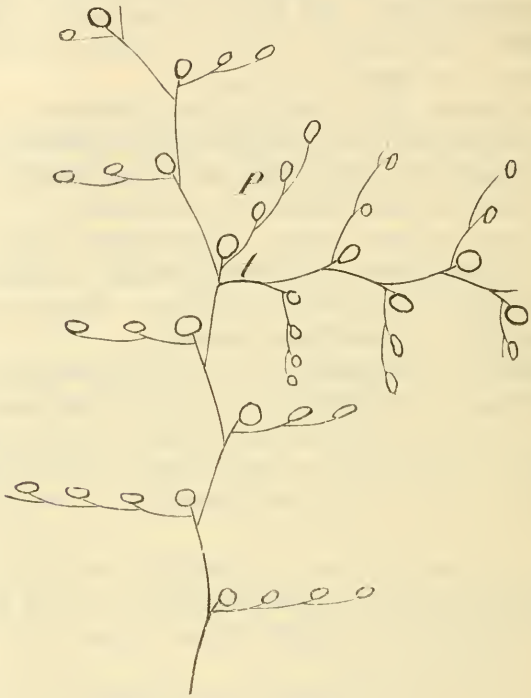
Erinnern wir uns des oben über die Ebenenverhältnisse eines einfachen Aglaophenia-Stockes Gesagten; nennen wir im Folgenden der Bequemlichkeit wegen diejenige Seite, nach der sich alle Hydranthen hinneigen: „vorn".

Ein Polyp der primären Reihe giebt unterhalb des Ursprungsortes seiner primären Tochterknospe eine nach vorn unten gerichtete tertiäre Knospe ab, die, ihrerseits nach oben die erste Primärknospe treibend, die Grundlage des neuen Hauptstammes wird. Hieraus ergiebt sich zugleich, daß die erste Pinnula des letzteren stets nach unten vorn gerichtet ist (Fig. 4).

Die Ebenen der Ursprungspunkte der primären Knospen am Mutter- und Tochter-Hauptstamm stehen nahezu senkrecht aufeinander.

Wie schon gesagt, ändert der alte Hauptstamm seine Wachstumsrichtung; die Pinnula, welche dem primären Polypen zugehört, dem auch der neue Hauptstamm sein Dasein verdankt, wird hierdurch die scheinbare Verlängerung der alten Achse. Ihre Ebenenverhältnisse behält aber die letztere mit ihren Pinnulis durch den ganzen komplexen Stock hindurch bei.

Dieses ist wichtig, da hieran der alte Hauptstamm immer als solcher zu erkennen ist. Nach einer Zeit nämlich giebt ein Polyp der anderen Seite des Hauptsympodiums eine tertiäre Knospe



Figur 4.

Tertiäre Knospenbildung bei Aglaophenia. *t* tertiäre Knospe. *P* Pinnula, welche scheinbar die alte Achse fortsetzt.

ab, und so fort in strenger Alternation. Ferner beginnen die neuen Hauptstämme in gleicher Weise die Bildung von Tochterhauptstämmen, die man tertiäre Äste zweiter Ordnung nennen könnte.

Es hat sich uns also die scheinbar durch Dichotomie entstandene Varietät von Aglaophenia pluma dargestellt als ein normaler Stock (Hauptstamm + Pinnulae), der alternierenden tertiären Ästen den Ursprung giebt.

Richtungsänderung einerseits, Gleichheit der Wachstumsgeschwindigkeit von Hauptstamm und tertiären Ästen andererseits

sind es, die den eigentümlichen Habitus der vorstehend analysierten Varietät bedingen.

Was die oben erwähnte A. Mac Gillivrayi anbelangt, so besitzt ein Stock dieser Form durch seine scheinbar gegenständigen neuen Hauptstämme ein charakteristisches Gepräge (vergl. Allman's Abbildung in den Challenger-Plumulariden). Die Gegenständigkeit ist, wie gesagt, scheinbar: zwei aufeinander folgende Polypen der primären Reihe geben allemal dem neuen Hauptstammpaar den Ursprung; diese alternieren also. Ob die neuen Hauptstämme hier durch tertiäre Knospen oder, wie Pl. fructescens, durch anormale Prolifikation der Sekundärknospen zustande kommen, konnte ich leider nicht entscheiden; ersteres dürfte wahrscheinlicher sein.

d) Die Gonangien.

Über Aglaophenia sei hier nur so viel gesagt, daß das zur Corbula gewordene oder in anderer Weise modifizierte (Lytocarpia, Macrorhynchia) Geschlechtshydrocladium stets proximal einen normalen Hydranthen trägt, was nach unseren vorhergehenden Betrachtungen selbstverständlich ist, sowie daß die Ausbildung der Corbula oft sehr spät erfolgt, erst an Stöcken von beträchtlichen Dimensionen; häufig findet man Stöcke, an denen dort, wo später Corbulae entstehen werden, scheinbar ein Hydrocladium fehlt.

Über Aufbau und Wert der Corbula wollen wir hier weder Beobachtungen mitteilen, noch Vermutungen äußern. Mit einigen Worten kommen wir im Schlußabschnitt darauf zurück.

Ich habe Gonangien leider nur bei P. secundaria, echinulata, setacea et fructescens studieren können. Aus den vorliegenden Abbildungen läßt sich über ihre Stellung nichts mit einiger Sicherheit entnehmen. Die üblichen Habitusbilder sind zu undeutlich, und außer auf diesen pflegen die Gonangien nur im Verein mit der unmittelbaren Umgebung ihres Anheftungspunktes dargestellt zu sein.

Bei P. secundaria inserieren die Gonangien an der vorderen Seite (d. h. derjenigen Seite des Sympodiums, der die Hydranthen ansitzen) unterhalb des Hydranthen, zwischen ihm und der Einzelnematophore; ebenso dürften sich (Hincks) die Gonangien an den Pinnulae der P. Catharina verhalten. — Am Gonangium sitzt in beiden Fällen ein proximales Nematophorenpaar.

Entsprechend ist auch bei P. fructescens an beliebigen Stellen der Pinnulae die Stellung der Geschlechtskapseln.

Bei Pl. echinulata und setacea, denen sich (nach Hincks) wohl Pl. pinnata anschließt, haben die Gonangien eine Stellung, die mit derjenigen, die wir bei Campanulariden beobachteten, eine große Übereinstimmung zeigt.

Sie stehen vorn oder hinten (oft bei einem Stock alle an derselben Seite) am Beginn des freien Hydrocladiums, scheinbar in der Achsel desselben; erinnern wir uns nun daran, daß der erste Polyp des Hydroclads ja der Polyp der primären Reihe ist, so würde sich ihr Standort folgendermaßen darstellen: am freien Stiel der Primärknospe, um etwa 90° der Cylinderfläche vom Ursprungsort der primären Tochterknospe entfernt.

Bei P. echinulata scheint die untere, bei P. pinnata und setacea die mittlere Stammregion besonders durch Gonangienproduktion ausgezeichnet zu sein: sie stehen hier bisweilen so dicht — und zwar, wie gesagt, oft alle an einer Seite — daß sie den Stamm völlig verdecken. Bei P. echinulata finden sich am unteren Stammteil, dessen Hydranthen oft abgestorben sind, bisweilen weit mehr Gonangien als abgestorbene Theken; es scheint hier der Stamm, also die Stiele der primären Knospen die Fähigkeit zu besitzen, in unbestimmter Anzahl Gonangien zu produzieren. Ich erinnere an das Vorkommen mehrerer Sekundärknospen bei Obelia gelatinosa und anderen.

Wir haben bei Campanulariden die Gonangien für Sekundärknospen erklärt; sie nahmen deren Stelle ein; bei derjenigen Modifikation des Sertularellatypus, die wir in bezug auf die Hydranthenknospung als Ausgangspunkte nahmen, also für ursprünglich erklärten, hatten die Gonangien schon einen anderen, scharf ausgeprägten Platz im Stockganzen inne als die sekundären Hydranthen, sie waren schon hier zu Knospen besonderer Art geworden.

Bei Plumularien ist diese Differenz noch größer geworden; an Stelle oder für eine Sekundärknospe stehen hier die Gonangien in keinem Fall. Für die Bildungen vom Typus der P. setacea bedarf das keiner Erläuterung. An den Seitenzweigen der P. Catharina scheinen sie (nach Hincks) überhaupt die einzigen nicht primären Gebilde zu sein, welche die Seitenzweige produzieren; sie hier sekundäre Knospen der Seitenzweige zu nennen, stünde nichts im Wege, wäre aber ohne Bedeutung. An den Pinnulae der P. fructescens haben sie einen anderen Stand als die dort vorkommenden sekundären Hydranthen und kommen, wie gesagt,

sogar mit ihnen zugleich am selben Polypen des Seitenzweiges erster Ordnung vor (Figur 3).

Aus Gesagtem erhellt, daß eine Benennung der Plumularidengonangien als Knospen irgend welcher Ordnung und eine Parallelisierung mit normalen Hydranthen, nur ein Wortspiel wäre. Mag man sie Gonangialknospen nennen, ohne hiermit die morphologische Gleichwertigkeit aller zu behaupten. Hiervon noch später.

e) Zusammengesetzte Stämme.

Die zusammengesetzten Hauptstämme, die sich bei P. fructescens und halecioides, sowie bei den nicht zu Calathophora gehörigen Aglaophenien meines Materials finden, sind ganz wie diejenigen der Obelia gelatinosa und einiger Haleciumarten durch aus dem Stolonenkomplex heraufgewucherte Röhren gebildet und bedürfen daher keiner weiteren Erwähnung.

Bei genannten Aglaophenien liegt der proliferierende eigentliche Hauptstamm den zahlreichen Verstärkungsröhren einseitig an. — Die verschiedenen Mißdeutungen dieses Verhaltens aufzuzählen, hat keinen Zweck. — Von Interesse sind die von Allman geschilderten Verbindungen der Verstärkungsröhren bei A. coarctata (Challenger).

Wir sehen also in diesen zusammengesetzten Stämmen wesentlich andere Gebilde vor uns, als es die Stämme der Campanularia verticillata und, vorausgreifend sei es bemerkt, diejenigen der Gattung Antennularia Lamarck sind. Letztgenannte, ebenso interessant wie kompliziert gebaute Gattung, die man in diesem Abschnitt meiner Studien vielleicht vermißt haben wird, hoffe ich später einmal einer eingehenden ontogenetischen Erforschung unterziehen zu können; ohne eine solche dürfte ein sicherer Einblick in ihre Tektonik schwer zu gewinnen sein.

f) Übersicht über a—c.

Einige erläuternde Worte mögen der nachstehenden Tabelle vorausgehen. Die dem Hauptstamm, der primären Knospenfolge, ansitzenden Zweige können gleichwertig oder ungleichwertig sein. Die Ungleichwertigkeit kann bedingt sein durch Verschiedenheit des Ursprungs (die einen gehen von sekundären, die anderen von tertiären Knospen aus) oder bei gleicher Art des Ursprungs (alle sekundär) durch Verschiedenheit der Knospenfolge. Dasselbe gilt natürlich für das Verhältnis aller Seitenzweige höherer zu denen

nächst niederer Ordnung. *S* bedeutet Sichel, *F* Fächel, *s* sekundär, *t* tertiär.

Tabelle.

	Hauptstamm	Seitenzweige				
		I. O.	II. O.	III. O.	IV. O.	V. O.
P. setacea pinnata echinulata similis	*F*	*s S*	—	—	—	—
halecioides	*F* <	*s S* *s F*[a]) . . .	. . . *s S*	—	—	—
v. alternans (Catharina?)	*S*	(2)[c]) *s S*	[c]) (*s S*)	—	—	—
fructescens[b])	*F* <	*s S*	. . . *s S*			
		s F[a]) <	*s S*	. . . *s S*		
			s F[a]) <	*s S*	. . . *s S*	
				s F[a]) . . .	. . . *s S*	. . . *s S*
Aglaophenia	*F* <	*s S*				
		t F[a]) <	*s S*			
			t F[a]) <	*S*		
				t F[a])	u. s. f.	

a) Bildung neuer Hauptstämme.
b) Die eigenen Beobachtungen nach einer Figur bei HINCKS vervollständigt.
c) Die Klammern deuten seltenes Vorkommen an.

B. Die Nematophoren.

Wie in der Einleitung bemerkt, wird es sich in diesem Abschnitt vorwiegend darum handeln, die Frage nach der Personennatur der Nematophoren vom tektonischen Standpunkt aus zu beleuchten. Es wäre meiner Meinung nach gar kein Zweifel an der Bejahung dieser Frage, wenn sämtliche Nematophoren so angeordnet wären, daß sie sich dem Wachstumsschema ihrer Achse ohne weiteres einordneten. Das ist jedoch durchaus nicht immer der Fall.

P. halecioïdes, echinulata, pinnata und similis tragen nur auf den Hydrocladien Nematophoren, zwischen die Hydranthen, einreihig wie diese geordnet, in wechselnder Zahl eingeschaltet. (Das Verhältnis der Nematophoren und Hydranthen zu den Skelettteinschnitten geht uns bekanntlich nichts an.)

Hier reihen sich die Nematophoren ohne weiteres dem Wachstumsschema des Stockes ein; nur würde der erste Hydranth nicht die erste, sondern die dritte Person der Pinnula sein (vergl. wie auch zum folgenden die Figuren bei Hincks).

Bei P. fructescens gilt dasselbe von den am Hauptstamm befindlichen Nematophoren, deren je zwei zwischen zwei abgehenden Hydrocladien sitzen. Indem abwechselnd die untere dieser zwei Nematophoren rechts oder links steht, wird die Fächelbildung durchaus nicht gestört.

Hiermit sind aber durchaus nicht alle Stellungsverhältnisse der Nematophoren abgethan. Zunächst bleiben die paarigen Nematophoren an den Hydroladien sowie bei P. secundaria und V. alternans auch am Hauptstamm. Sie durch Verschiebung aus normaler Sichelsprossung hervorgehen zu lassen, scheint mir durchaus unmöglich; aus Fächelbildung wären sie ebenso wie mein Diphasiatypus ableitbar, doch wäre es sehr gewagt, den Nematophoren zu Liebe eine solche an gewissen Stellen des Hydroclads anzunehmen.

Fast noch größere Schwierigkeit bereiten die Stammnematophoren von Aglaophenia, Pl. setacea und obliqua. Bei ersterer stehen sie scheinbar in einer geraden Linie an der vorderen Stockseite, fast stets 2 zwischen zwei abgehenden Hydrocladien [1]). Man könnte allenfalls dieses Verhalten aus dem bei P. fructescens beobachteten abzuleiten versuchen; ist, was bisweilen der Fall, eine geringe Seitenstellung der Nematophoren wahrzunehmen, so deutet dieselbe freilich mehr auf dasjenige Verhalten hin, welches bei Alternanz eines Hydranthen mit 2 Nematophoren, deren unterste abwechselnd rechts oder links steht, auch möglich ist, daß nämlich allemal aufeinanderfolgende 3 Gebilde — ein Hydranth in der Mitte zweier Nematophoren — nach derselben Seite schauend, entstanden durch Abwechslung zweier Sichel- mit einer Fächelknospung.

Bei P. setacea und obliqua befindet sich zwischen 2 abgehenden Hydrocladien eine Nematophore. Da erstere alternieren,

1) Bei A. myriophyllum 4 in ausgeprägt gerader Linie.

so ist klar, daß dadurch die Alternation gestört werden muß, was auch geschieht, indem die Nematophoren stets an derselben Seite wie der nächst untere Seitenast sich befindet. Würden wir die Nematophoren auf Hydranthen zurückzuführen versuchen, so würde beim Aufbau des Hauptstammes eine Fächelknospung mit einer Sichelknospung fortwährend abwechseln.

Fig. 5 stellt alle geschilderten Nematophorenverhältnisse schematisch dar.

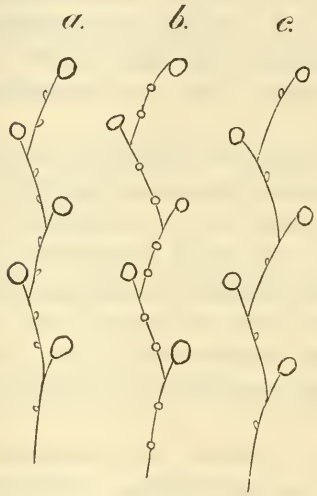


Fig. 5.
Die Hauptstammnematophoren von a) Pl. fructescens, b) Aglaophenia, c) Pl. setacea.

Wie nun steht es angesichts dieser Thatsachen mit der Personennatur der fraglichen Gebilde. Histologie und Ontogenie sprechen, wie wir glauben und bereits erwähnten, weder für noch wider dieselbe.

Wollen wir sie trotz der beschriebenen Verhältnisse ihrer Stellung als Personen ansprechen, so müßten wir der Theorie zu Liebe eine äußerst komplizierte und noch dazu verschiedenartige Veränderung der bei Campanulariden und Sertulariden, von denen die Plumulariden doch wohl abstammen, so sehr konstanten primären Knospenfolge annehmen. Wir würden wohl gar dazu geführt, P. setacea und obliqua einerseits, P. halecioïdes etc. und P. fructescens andererseits und Aglaophenia drittens für nicht verwandt zu halten, vielmehr anzunehmen, daß sie von verschiedenen Campanulariden oder Sertulariden abstammen und sich später selbständig und unabhängig voneinander die Nematophoren erwarben. Dieser ungeheuerlichen Annahme, die mir eine Konsequenz der Personentheorie zu sein scheint, wird wohl keiner zustimmen.

Bei Ophiodes sowie bei Eudendrium racemosum sind bekanntlich Bildungen beschrieben worden, die mit Nematophoren eine gewisse Ähnlichkeit besitzen. Weismann ist nun zwar der Ansicht, daß diese Organe bei Eudendrium als reduzierte Personen zu deuten seien. Namentlich aber wegen des Ursprungsortes dieser Gebilde,

der durchaus nicht mit dem der Polypen dieser Form am Mutterpolypen übereinstimmt, scheint mir diese Annahme nicht begründet.

Fassen wir also die fraglichen Gebilde bei Ophiodes und Eudendrium nicht als Personen auf, wie wir auch die Nematophoren der Plumulariden nicht als Personen aufzufassen geneigt sind, so bleibt nur die so sehr regelmäßige Verteilung letzterer am Stock einer Erklärung bedürftig. Ungezwungen dürfte sich als solche die gesetzmäßige Form des Stockganzen darbieten, welche die anfangs regellosen Nematophoren solchen Lagen anbequemte, in denen sie dieses Ganze am besten zu schützen geeignet waren.

Die Stellung der Nematophoren an den Pinnulae von P. halecioïdes, pinnata, echinulata und similis, die, wie wir sahen, ja auch als Sichel erklärbar wäre und keinen Einwand gegen die bekämpfte Auffassung bildet, wäre demnach dadurch bedingt, daß nur diejenige Seite der Pinnula, welche die freien Hydranthenköpfchen trägt, des Schutzes bedürftig ist, während die Rückseite ja ihr Skelett schützt.

Daß bei P. setacea und obliqua die Stammnematophoren an der Seite des nächst unteren und nicht des nächst oberen Hydrocladiums sitzen, also so angebracht sind, daß sie die freie Oberseite eines Hydroclads bestreichen können, daß bei Aglaophenia die Nematophoren sich in dem engen Raum finden, dem sich alle Personen zuneigen, erklärt sich aus ähnlichen Gründen.

Ich hoffe die Auffassung der Nematophoren als Personen durch Vorstehendes, wenn auch nicht völlig widerlegt, so doch als wenig wahrscheinlich nachgewiesen zu haben.

Aus den Abbildungen in der vorhandenen Litteratur können wir hinsichtlich der Tektonik der Plumulariden noch weniger ersehen als bei unseren früheren Studien.

Indem ich mich auf Allman's Challengerwerk beschränke, greife ich einige Punkte heraus, die sich an Gesagtes anschließen dürften.

Die Aglaophenien scheinen ihre primären und sekundären Knospen alle in gleicher Weise zu bilden. In der Bildung neuer Hauptstämme schließen sich A. calamus A. und Lytocarpus racemiferus A. u. a. wohl an der Varietät der A. pluma, A. acacia A. und Lytocarpus spectabilis A. wohl an A. Mac Gillivrayi an.

Doch sind ja, wie gesagt, diese beiden Formen vielleicht nur Modifikationen desselben Grundtypus.

Von echten Plumulariden scheinen sich P. abietina A. und insignis A in der Gonangienbildung an P. setacea etc. anzuschließen. Bei P. laxa A. finden sich Seitenzweige zweiter Ordnung, ähnlich den Zweiglein der P. fructescens. Für P. insignis A. et abietina A., für Acanthocladium Huxleyi A. u. a. scheint Bildung neuer Hauptstämme, somit das Vorkommen Seitenzweige zweiter Ordnung typisch zu sein, einen Schluß über ihre Natur erlauben die Abbildungen leider nicht. Wenn ich noch bemerke, daß bei P. armata A. der Hauptstamm ein Sichelsympodium ist, daß die Pinnulae ihm ansitzen wie bei P. v. alternans und ihnen vis-à-vis, am Platz einer zweiten Sekundärknospe, die Gonangien sitzen, wenn ich endlich noch auf die interessanten Formen Streptocaulans pulcherrimus und Monostoechas dichotoma (wohl schwerlich dichotomisch) hinweise, so glaube ich der Challengermonographie soviel entnommen zu haben, wie sich mit einiger Sicherheit sagen läßt. Aber auch diese Angaben spreche ich mit großer Reserve aus.

Eine tektonische Untersuchung des reichen und wohlerhaltenen Challengermaterials dürfte von großem Interesse sein und wesentlich zur Vertiefung unserer Kenntnis vom Bau der Hydroidenstöcke beitragen. Auch für die spezielle Frage nach der Personennatur der Nematophoren dürfte aus einer solchen manches sich ergeben; die Fälle, in denen die Stellung der Nematophoren gegen die Auffassung als Personen spricht, dürften sich auch aus den Abbildungen noch um einige vermehren lassen, doch selbstredend nur in provisorischer Weise.

Die Tubulariden.

Es liegt im Objekte selbst begründet, daß eine Darstellung der tektonischen Verhältnisse der vorliegenden Gruppe sich wesentlich kürzer fassen kann, als dies bei Behandlung der anderen Gruppen möglich war. Abgesehen davon, daß ungefähr die Hälfte der Tubulariden sich nicht oder in sehr geringem, kein Interesse bietendem Maße (indem zwei bis drei Knospen regellos an einem der Hydrorhiza aufsitzenden Polypen entspringen) dendritisch vermehren, bietet der racemöse Wachstumstypus (vgl. Weismann und

meinen ersten Teil) an und für sich gesetzmäßiger Mannigfaltigkeit einen weit geringeren Spielraum, soweit nicht wie bei Pflanzen, und das ist hier ausgeschlossen, Druckverhältnisse zwischen den entstehenden Teilen geometrisch sichtbar zum Ausdruck kommen (Schwendener etc.).

Über solche einfach verzweigte Formen wie Tubularia, Coryne und viele andere, bestehend aus einem Hauptpolypen, der regellos verteilt einige bisweilen wieder proliferierende Knospen trägt, sei nur in Bezug auf die Gonophoren etwas gesagt, zugleich mit einigen allgemeinen Bemerkungen über diese, deren näheres Studium wir ja von vornherein bei unseren Arbeiten ausgeschlossen haben.

Bei den meisten Tubulariden sitzen die Gonophoren in verschiedener Weise normalen Personen an; bei einigen (z. B. Eudendrium racemosum) ist die Gonophoren tragende Person erheblich reduziert und gleicht einem Blastostyl, welche Gebilde wir ja auch als Personen ansprechen.

Daß die Gattung Tubularia eigenartige Verhältnisse in dieser Hinsicht aufweist, ist bekannt.

Es hat nun Weismann (Sexualzellen der Hydromedusen) behauptet, derjenige Polyp, der zu einem Stamme auswachse, d. h. der seinerseits Polypenknospen den Ursprung gäbe, bleibe steril, d. h. produziere keine Gonophoren. Diese Behauptung scheint für Eudendrium, welche Gattung Weismann auf dieselbe gebracht haben wird, Cordylophora (nach F. E. Schulze nicht immer), und wohl noch einige andere entschieden richtig zu sein; bei Coryne, Syncoryne, Tubularia und Bougainvillia, zumal bei beiden ersteren, ist jedoch nach meinen Befunden und nach den hierin wohl zuverlässigen Abbildungen oft gerade der Polypenkopf eines echten Stammes besonders durch Gonophorenbildung ausgezeichnet.

„Stamm“ ist hier natürlich der Stiel eines einzigen, eigentlich jedes Polypen; im engeren Sinne werde ich die Bezeichnung verwenden für diejenigen Stiele, welche Polypenknospen tragen.

Gehen wir nun dazu über, das wenige, was über den Aufbau der dendritischen Tubularidenstöcke zu sagen ist, systematisch darzustellen.

Aus eigener Anschauung kann ich berichten über Eudendrium ramosum L. (Helgoland) et racemosum A. (Triest), denen sich die übrigen Gattungsgenossen nach den vorhandenen Abbildungen, die hier eher verwertbar sind als bei den minutiösen Thecaphoren,

anzuschließen scheinen; Bougainvillia ramosa v. Ben. (Lesina), wovon dasselbe gilt, Pennaria cavolinii Goldf. (Neapel), Corydendrium parasiticum van Ben. (Neapel) und Cordylophora lacustris A. (Hamburg).

Mit dieser relativ kleinen Zahl untersuchter Arten dürfte ich immerhin das Wesentliche des Tubularidenaufbaues kennen gelernt haben, indem wohl fast alle anderen Formen sich den völlig irregulären oder den Eudendrium-artigen anzuschließen scheinen.

Corydendrium wollen wir einstweilen außer Acht lassen.

Bei allen übrigen Formen macht sich das Bestreben geltend, zunächst die sämtlichen Seitenzweige erster Ordnung (hier also die Stiele der dem Hauptpolypen ansitzenden Personen) in eine Ebene zu bringen unter nahezu völliger Alternation.

Bei E. racemosum und Bougainvillia pflegt diese Erscheinung nur im unteren Stockteile zur deutlichen Ausbildung gelangt zu sein; nach oben zu geht sie in regellose oder wenigstens wenig regelmäßige [1]) Anordnung über; sehr typisch ausgeprägt ist sie dagegen bei E. ramosum und bei Pennaria.

Die Seitenzweige zweiter und höherer Ordnung bieten bei Bougainvillia keine Veranlassung zu näherer Betrachtung; bei E. racemosum bestimmen sie, in sich einebnig, meist eine auf der ursprünglichen senkrechten Ebene und sind alternierend geordnet, während sie bei E. ramosum und bei Cordylophora in der Hauptebene entstehen, so daß der ganze Stock eine Ebene bildet. Bei ersterer zeigen die Seitenzweige zweiter Ordnung, wofern sie nicht wieder Knospen den Ursprung geben, was bisweilen der Fall ist, dadurch gleichsam zu neuen Hauptstämmen werdend, eine auffallende, wenngleich nicht ganz konstante Neigung, nur die der Spitze des ganzen Stockes zugewandte Seite ihres Mutterpolypen zu besetzen. Die letzteren sind dann also „einseitig gefiedert". Hierdurch werden wir unmittelbar hinübergeleitet zu dem so charakteristischen Verhalten der Pennaria.

Bei dieser Form ist die erwähnte einseitige Fiederung der Seitenzweige erster Ordnung eine vollkommene und wohl auch konstante. Durch diese und durch die Konvergenz der rechten

---

1) Bei E. racemosum kam oben bisweilen eine an Dekussierung erinnernde oder auch eine $^1/_3$-Stellung streckenweise zur Beobachtung; bei Bougainvillia war eine Anordnung häufig, die sich ausdrücken läßt: vorn — hinten — links — rechts — hinten — vorn — rechts — links u. s. f. Dort halte ich diese Verhältnisse für Zufälligkeiten ohne tiefere Bedeutung.

und linken Fiedern des Hauptstammes erhält sie einen aglaophenienartigen Habitus. — Bisweilen, aber selten, wächst ein Polyp am Seitenzweig erster Ordnung etwas größer aus und produziert einige Knospen, die ihm dann ebenfalls einreihig ansitzen, ohne daß diese Reihe in ihrer Lage irgendwie bestimmt zu sein scheint.

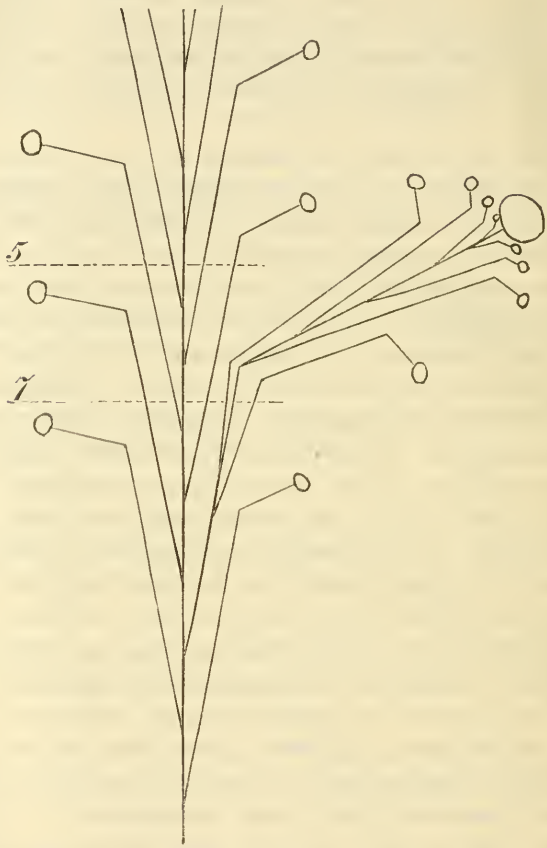
Phylogenetische Bedeutung dürfte die Reihe: Bougainvillia — Cordylophora — Eudendrium ramosum — Pennaria nicht beanspruchen können.

Verlassen wir dieselbe und wenden wir uns zum Schluß einer Form zu, die allein von allen Tubulariden der Analyse einige Schwierigkeiten zu bereiten scheint: Corydendrium parasiticum.

Oberflächlich betrachtet bietet diese Form einen aus mehreren Röhren zusammengesetzten Stamm dar, der sich aber dadurch von den bisher betrachteten und noch zu schildernden Gebilden ähnlicher Art (mit Ausnahme von Campanularia verticillata und Antennularia) dadurch unterscheidet, daß offenbar jede Röhre sich in ein Hydranthenköpfchen fortsetzt; besonders deutlich wird dies an der Stammspitze. Etwas nähere Untersuchung zeigt, daß nur eine Röhre sich durch den ganzen Stamm hindurch erstreckt, während die übrige Zusammensetzung desselben sich gleichsam periodisch ablöst. Bei Präparation des Stockes mit Nadeln gelangen wir nun zu folgender definitiven Analyse desselben.

Corydendrium parasiticum zeigt durchaus dasselbe Verhalten wie ein typischer Stock von Eudendrium ramosum, jedoch verläuft jeder Stiel der alternierend am Hauptpolypen abgehenden Hydranthen eine Strecke weit an letzerem entlang, und zwar tritt sein Köpfchen erst frei hervor ungefähr in der Höhe der zwei obersten Insertionsstellen derselben Seite. Ohne weiteres ergiebt sich daraus, daß im Querschnitt durch einen Hauptstamm mit seinen Seitenzweigen erster Ordnung zwischen zwei Insertionsstellen immer 5 Röhren getroffen werden, wie es die Figur 6 erläutert. Bilden sich Seitenzweige zweiter Ordnung, wird also gleichsam ein solcher erster Ordnung zum neuen Hauptstamm, so wiederholt sich während seines allmählichen Weiterwachsens an ihm derselbe Prozeß, und zwar liegt der Insertionspunkt seiner ersten Tochterknospe noch auf derjenigen Strecke seines Stieles, die dem Urpolypen angeschmiegt verläuft, etwa in der Höhe der nächstoberen Insertionsstelle derselben Seite am Hauptstamm (Fig. 6); es folgt daraus, daß in den soeben geschilderten Regionen ein Schnitt durch den Hauptstamm mehr als 5 Röhren darbieten wird, indem eben auch die ersten Knospen am Seitenzweig erster Ordnung, dem

eben beschriebenen Verhalten gemäß, eine Strecke weit am Urpolypen hin verlaufen.



Figur 6.
Stück von Corydendrium parasiticum.

Durch Anlage neuer Knospen vor völliger Ausbildung älterer bildet die Spitze des Gesamtstockes dem Beschauer anfangs ein etwas verworrenes Bild (indem sehr viele mehr oder weniger vollendete Hydranthen in gleicher Höhe und dicht am Urpolypenköpfchen gelegen sind), das sich jedoch bei näherer Betrachtung leicht auf den erkannten Wachstumstypus zurückführt.

Es sei bemerkt, daß, wohl durch äußere Einflüsse, der äußere Habitus des tektonisch streng monoplanen Gebildes mannigfach

modifiziert wird. — Seitenzweige dürften bis zur vierten oder gar noch höheren Ordnung vorkommen.

Mit der Bemerkung, daß die zusammengesetzten Stämme von Bougainvillia und wohl auch von Eudendrium, sobald sie hier vorkommen (z. B. rameum), mit den bei Obelia gelatinosa u. a. beschriebenen Bildungen übereinstimmen, d. h. daß nur eine ihrer Röhren Knospen entsendet, verlassen wir die Tubulariden.

Allgemeine Betrachtungen.

I. Einiges über die Vergleichung von Personen (vergleichende Blastologie).

Jede tierische Person baut sich aus Zellen in bestimmter, regelmäßiger Weise auf; indem aber gleich- oder ähnlich gestaltete Zellen zu in sich geschlossenen Gebilden, die jedoch keine selbständige Existenz besitzen, zusammentreten, werden Organe gebildet. Es ist also nichts wesentlich anderes, zu sagen: jede Person baut sich aus Organen auf.

Zwei Punkte bestimmen den morphologischen Charakter einer Person: einmal das gegenseitige Lagerungsverhältnis der konstituierenden Zellen zu einander, diese selbst hierbei als unterschiedslos, jede gleichsam in einem Punkte vereinigt gedacht, zweitens die an den verschiedenen Orten des gedachten Punktsystems verschiedene Ausbildungsform der Zellen: die histologisch-chemische Differenzierung.

Diese beiden Faktoren geben zugleich die Gesichtspunkte für die Vergleichung der Zellen (oder Organe; für diese allein praktisch verwirklicht) zweier differenter Personen und die darauf basierte Erkenntnis der größeren oder geringeren Ähnlichkeit beider, die wir als Verwandtschaft deuten, ab.

Reden wir im folgenden nur von Organen.

Zwei Organe gleichen histologischen Charakters brauchen nicht vergleichbar (homolog) zu sein; andererseits können auch zwei Organe, welche die gleiche relative Lage haben, durchaus verschiedenen Wertes sein.

Gleiche, gleich entstandene, relative Lage und nahezu[1]) histologische (und chemische?) Ausbildung werden zur organologischen Vergleichung gefordert oder der (durch Ontogenie gelieferte) Nachweis des ursprünglichen Vorhandenseins beider. So hält man das Bauchmark sämmtlicher Anneliden für vergleichbar, auch wenn es bisweilen in, bisweilen unter der Epidermis liegt.

Weitere Ausführung dieser Idee verspare ich mir auf später: hier soll dieselbe uns nur ein Wegweiser sein für die Vergleichung der Einheiten von Cormen, der Personen. Der vergleichenden Organologie (gewöhnlich „vergleichende Anatomie" genannt, am besten wohl vergleichende Cytologie oder Histologie zu nennen, welch letzterer Name allerdings schon für einen anderen Wissenszweig vergeben ist) entspricht hier eine vergleichende Blastologie, durch sie gelangen wir zur Erkenntnis der Verwandtschaft der Stöcke, an denen verglichen wird.

Auf mehreren Wegen haben sich vielzellige Organismen gebildet: die Blastulahohlkugel, der Algenfaden, das Carchesiumbäumchen sind drei derselben. Nicht alle ermöglichten größere Komplikation der Lagebeziehungen der Konstituenten: der erste nur führte zu so verwickelten Gebilden, wie die Metazoen es sind.

Der Aufbau der Polypenstöcke aus ihren Einheiten gleicht dem dritten der genannten Wege. Scheinbar völlig von den auf dem Wege der Blastula entstandenen Gebilden verschieden, lassen die auf ihm ins Dasein getretenen Wesen doch im Prinzip dieselben Methoden zu ihrer Erforschung zu.

Nach diesen orientierenden Erörterungen können wir uns die bei der Hydroidpersonenvergleichung wichtigen Punkte etwas näher ansehen.

Nach dem ersten unserer oben aufgestellten Grundsätze können wir alle diejenigen Personen für homolog erklären, welche gleiche und gleichwertige Stellen im Gesamtsystem einnehmen. Formen, welche in der Tektonik desselben übereinstimmen, d. h. eben, bei denen jede Person der einen einer solchen der anderen homolog ist, sind nahe verwandt, solche, bei denen sich eine gleiche Grundlage der Tektonik findet, auf die sich dann Gebilde differenter

---

1) Die spezielle histologische Ausbildung braucht bei homologen Organen natürlich nicht identisch zu sein; ich rede hier nur von prinzipieller Verschiedenheit, z. B. Drüse, Muskel, Nerv. Freilich wird sich eine scharfe Grenze hier schwer ziehen lassen.

Natur aufbauen, sind dieses in geringerem Grade. Formen ferner, deren ganze Gemeinschaft in dem bloßen Vorhandensein eines knospenden Urhydranthen besteht, hängen nur an der Wurzel der ganzen Gruppe noch zusammen, wie ja auch alle Metazoën mit Sicherheit insofern verwandt sind, als sie von einem zweizelligen Stadium abstammen; das bloße Vorhandensein der Einheit, des Hydranthen, bezeichnet endlich die Wurzel der Gruppe selbst, wie das einzellige Ei die Wurzel aller Metazoën.

Innerhalb architektonischer Verwandtschaftskreise wird Eigendifferenzierung homologer Personen ein Kriterium für nähere oder fernere spezielle Verwandtschaft sein. (Ich denke hier an die nach so manchen Richtungen ausgebildete Differenzierung der Gonangien innerhalb des echten Sertularella- und Diphasiatypus, die hier sogar zur Gattungsunterscheidung Verwendung findet.)

Um etwas weniger abstrakt zu sprechen und zugleich nochmals die Nematophorenfrage zu beleuchten, so halte ich die Stammnematophoren von P. setacea et obliqua und Aglaophenia, und damit zugleich doch wohl die Nematophoren überhaupt, deshalb nicht für Personen, weil dann die primäre Knospenfolge der Plumulariden (gleichsam ein „Stockorgan") derjenigen der Campanulariden und Sertulariden nicht homolog wäre, was sie nach den bei P. halecioïdes, fructescens, pinnata, echinulata et similis beschriebenen Befunden, sowie aus allgemeinen Gründen jedenfalls ist.

Wenige Worte über die Gonangien. Bezüglich der Aglaopheniencorbulae bemerke ich nur, daß ich der Allman'schen Behauptung, die Gonangien stünden hier an Stelle der Hydranthen, nicht beipflichten kann, was wohl keiner Erläuterung bedarf. — Die Gonocladien von Lytocarpia und Macrorhynchia dürften tektonisch von den Corbulae nicht prinzipiell verschieden sein.

Wie gesagt, sind schon im Sertularellatypus die Gonangien zu Gebilden eigener Art geworden, die nicht ohne weiteres mit sekundären Knospen vergleichbar sind und für sie stehen können; wohl aber dürften die Gonangien im Cupressinatypus und seinen Derivaten unter sich homolog sein, nicht aber denen der echten Sertularella. Bei Plumulariden geht die Nichtvergleichbarkeit noch erheblich weiter.

Bei P. setacea, echinulata, similis, pinnata (halecioïdes?) sind die Gonangien homolog: sie stehen in gleicher Weise an gleichgebauter Achse.

Bei P. fructescens sind sie Gebilde anderer Art. Bei P. Ca-

tharina haben sie nach Hincks dieselbe Stellung an den Pinnulae inne wie bei dieser Form, sind denen derselben aber doch nicht vergleichbar, da die Pinnulae verschieden gebauten Hauptachsen ansitzen.

Von Interesse für die Theorie der Vergleichung von Personen und Cormorganen — und hiermit beschließen wir die Betrachtung dieser — sind die neuen Hauptstämme der P. fructescens etc. Wir kennen die Veranlassung nicht, welche hier einen Fächer statt einer Sichel entstehen läßt. Wir müssen wohl annehmen, daß diese Veranlassung jede Sekundärknospe zur Fächelknospung bringen könnte, daß also jede derselben zwei Entwickelungsmöglichkeiten in sich birgt. Diese augenfällige Homologie gleichwertiger, aber ungleicher Cormorgane wird uns vorsichtig im Homologisieren oder vielmehr im Nichthomologisieren dieser selbst machen. — Analogien aus der Zellentektonik dürfte die pathologische Histologie in nicht geringer Anzahl darbieten.

II. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Tubulariden, Campanulariden und Plumulariden.

In unseren vorstehenden theoretischen Erörterungen ist bereits die Lösung enthalten für die Hauptfrage, die uns hier entgegentritt: den Zusammenhang zwischen Tubulariden einer- und der Gesamtheit der übrigen Polypen andererseits.

Es ergiebt sich aus unseren Betrachtungen, daß zur Vergleichung der Einheiten zweier Stöcke gefordert wird: erstens gleicher Grad oder, wenn ich so sagen darf, Generationsgleichheit; zweitens gleiche Entstehungsart und drittens Gleichheit der vorhergegangenen Stockentwickelung. Um dies nochmals kurz zu erläutern: es würden die Pinnulae einer Plumularide, deren Hauptstamm ein Sichelsympodium ist, mit denjenigen einer Form, die ihren Hauptstamm fächelartig bildet, eine Homoïdie (Goette), aber keine Homologie darbieten.

Aus unserem ersten Postulat, daß zwei zu homologisierende Stockeinheiten im Grad übereinstimmen müssen, folgt die Homologie aller erstgebildeten Hydranthen[1]), und daraus ergiebt sich ohne weiteres die Homologie des Hauptpolypen aller Tubulariden, der mit seinem Köpfchen deren

1) Die Homologie ist nicht immer streng, da bald das ganze Ei zum ersten Hydranthen wird, bald nur ein Teil desselben.

Stöcke abschließt, und des untersten Hauptstammpolypen der übrigen Hydroiden. Das heißt: an Tubulariden- und Thecaphorenstöcken ist überhaupt nur eine Person mit Sicherheit zu vergleichen. Die primäre Knospe des Thecaphorenpolypen würde zwar eine sogenannte allgemeine Homologie mit einer Knospe am Hauptstamm der Tubulariden darbieten, oder wenn jener Urpolyp gerade eine Sekundärknospe trägt, würden zwei Knospen dieses herangezogen werden können, doch sind diese sowie andere leicht konstruierbaren Vergleichsverhältnisse für unseren Zweck ohne allen Wert. Die Tubulariden- und Thecaphorenstöcke sind als Ganzes durchaus unvergleichbar. Sie hängen an der Wurzel zusammen in solchen Formen, die sich überhaupt nicht dendritisch verzweigen, wie viele Claven, Corynen u. a. auf der einen, wie Clytia und viele Campanularien auf der anderen Seite. Bei solchen Formen liegt der Ausgangspunkt für die im Besitz oder Mangel der Theka begründete, ziemlich äußerliche Differenz beider Gruppen, die (Bougainvillia! Halecium!) gegenüber dem fundamentalen Unterschiede in der Verzweigung doppelt geringfügig erscheint.

Über Campanulariden und Sertulariden habe ich mich früher schon geäußert. Um Mißverständnissen vorzubeugen, will ich hier, was eigentlich nicht nötig sein sollte, besonders betonen, daß durch die Bezeichnungen: „Halecium tenellum etc.“ und andere natürlich nicht die betreffende Form selbst an diese Stammbaumstelle gesetzt sein soll, sondern eine ähnlich wachsende; durch das „etc.“ denke ich diese Vorstellung doch schon genugsam angedeutet zu haben. Daß die verschiedenen Wachstumstypen einer realen Verwandtschaft unzweideutiger Ausdruck sind, ist allerdings meine, wie ich glaube, nicht schlecht begründete Überzeugung.

Ob die Plumulariden (d. h. im weitesten Sinne, doch immer mit Ausschluß von Antennularia) an die Sertulariden oder direkt an die Campanulariden anzuknüpfen sind, mag uns gleichgültig sein; jedenfalls sind sie — zunächst sei nur der Hauptstamm in Betracht gezogen — teils an sichelartig, teils an fächelartig wachsende Thecaphoren anzureihen, welch' erstere wir auch zur Erklärung der Campanularia verticillata wohl zu postulieren haben. Diese Auffassung würde uns dazu führen, die Erwerbung von zunächst wohl irregulär geordneten Nematophoren ebenfalls schon auf nicht dendritische Formen zu verlegen, würde man solche Formen schon Plumulariden nennen, so ergäbe sich für diese natürlich eine monophyletische Abstammung. Doch handelt es sich hier nur um Worte.

Die weiteren Vergleichsbeziehungen innerhalb der Plumulariden und zwischen diesen und anderen Formen, daß Seitenzweige nicht streng homolog sind, wenn sie sich das eine Mal (Campanulariden) fächelartig, das andere Mal (Plumulariden meist) sichelartig bilden, daß neue Hauptstämme nicht verglichen werden dürfen, wenn sie das eine Mal einer tertiären Knospe, das andere Mal modifizierter Sekundärknospenbildung einer Primärknospe ihren Ursprung verdanken, dieses und vieles andere sind so durchsichtige, selbstverständliche Verhältnisse, daß ich nicht weiter darauf eingehen werde, zumal im speziellen Teile schon ab und zu auf derartiges hingewiesen worden ist.

Daß aus der weit weniger spezialisierten Tektonik der Tubulariden nicht mit Sicherheit auf phylogenetische Verhältnisse innerhalb dieser Gruppe geschlossen werden kann, so sehr es manchmal den Anschein haben mag, wurde schon bemerkt.

Auf alle interessanten Gesichtspunkte, welche die Tektonik der Hydroiden noch außer den angeführten der theoretischen Betrachtung bieten kann, soll hier nicht eingegangen werden; wie auch im ersten Heft, sind unsere allgemeinen Betrachtungen nichts Abgeschlossenes, sondern eine Skizze.

Nur einen Punkt greife ich noch heraus, er betrifft wieder die Nematophoren der Plumulariden.

Fehlten diese, so würde der Vergleichung etwa innerhalb der sich an P. obliqua anschließenden Gruppe nichts im Wege stehen und dieselbe ginge ebenso glatt von statten, wie etwa ein Vergleich in der Gattung Obelia. Nunmehr aber werden wir vor eine Schwierigkeit gestellt, gleichviel welches unsere Auffassung der Nematophoren ist: sind sie Personen, so sind die Hydranthen von P. setacea, pinnata, echinulata etc. nicht homolog und ebensowenig die Nematophoren; denn zählen wir von der Basis ausgehend die Personen an der Pinnula, so ist die n^{te} Person bei einer Art Hydranth, bei der anderen nicht. — Ich gestehe, daß mir diese Konsequenz ein Grund mehr zu sein scheint, die Personennatur der Nematophoren aufzugeben.

Sind sie nun nicht Personen, so würden die tektonisch so ähnlichen genannten Formen aus ziemlich differenten Einheiten aufgebaut sein. Hier sind, wie ich glaube, zwei Erklärungsmöglichkeiten; entweder die genannten Arten stammen getrennt von undendritischen Arten ab, welch letztere sich ihren Nematophoren-

apparat getrennt erwarben; die Ähnlichkeit, ja völlige Übereinstimmung in der Tektonik wäre dann keine echte Homologie; oder wir nehmen die gemeinsame Form der Tektonik als gesicherte Basis an, dann wird für die hypothetische Urform regellose Verteilung der Nematophoren zu postulieren sein, die natürlich bei den verschiedenen Personen desselben Stockes, die ja direkt voneinander abstammen, ziemlich ähnlich war; aus dieser Anlage haben sich dann die verschiedenen zweckmäßigen Nematophorenverteilungen entwickelt. Daß sich diese wieder bei allen Pinnulaehydranthen in gleicher Weise finden, ist wohl wieder eine Folge des Abstammens voneinander. Die Variabilität ist hierbei für P. echinulata, similis, pinnata etc. allemal in den ersten Hydranthen des Seitenzweigs zu verlegen, nicht aber in den ersten Hydranthen überhaupt; im Gegenteil hierzu sehen wir aber bei den Arten mit Hauptstammnematophoren, daß die bezügliche Variabilität — wenn der Ausdruck hier noch erlaubt ist — so komplizierte Formen annehmen konnte, daß sie in der Verschiedenheit der Urpersonen gleich eine andere Verschiedenheit bei Personen eines bestimmten Punktes der weiteren Folge verursachte, sie möchte denn zwei Angriffspunkte gehabt haben.

Wenn unsere Auffassung der Nematophoren sich bestätigen sollte, so hätten wir in den soeben erörterten Verhältnissen ein Analogon zu einem Hauptfaktor bei der Ontogenie der Personen, daß nämlich an bestimmter Stelle der Zellenfolge die Natur der Einheiten wechselt und dieser Wechsel bei verschiedenen Formen anderen Ortes eintritt und anderer Natur sein kann. Wir haben ein Analogon vor uns zur histologischen Differenzierung.

So sind wir denn wieder bei jenem Punkte angelangt, von dem wir schon so häufig sprachen und von dem wir ausgingen, bei dem Parallelismus des Personen- und des Stockaufbaues aus ihren Einheiten, ein Parallelismus, der nur deshalb nicht noch vollständiger ist, weil der ganze Typus des Stockwachsens seiner Natur nach eine weit geringere Mannigfaltigkeit gestattet als die tektonische Natur der Personen.

In diesem hier so leichten Einblick in die wahre Natur eines komplexen organischen Gebildes liegt das Interesse, welches tektonische Studien an Stökken darbieten.

Litteraturverzeichnis.

Hincks, Allman, Weissmann s. Heft I.

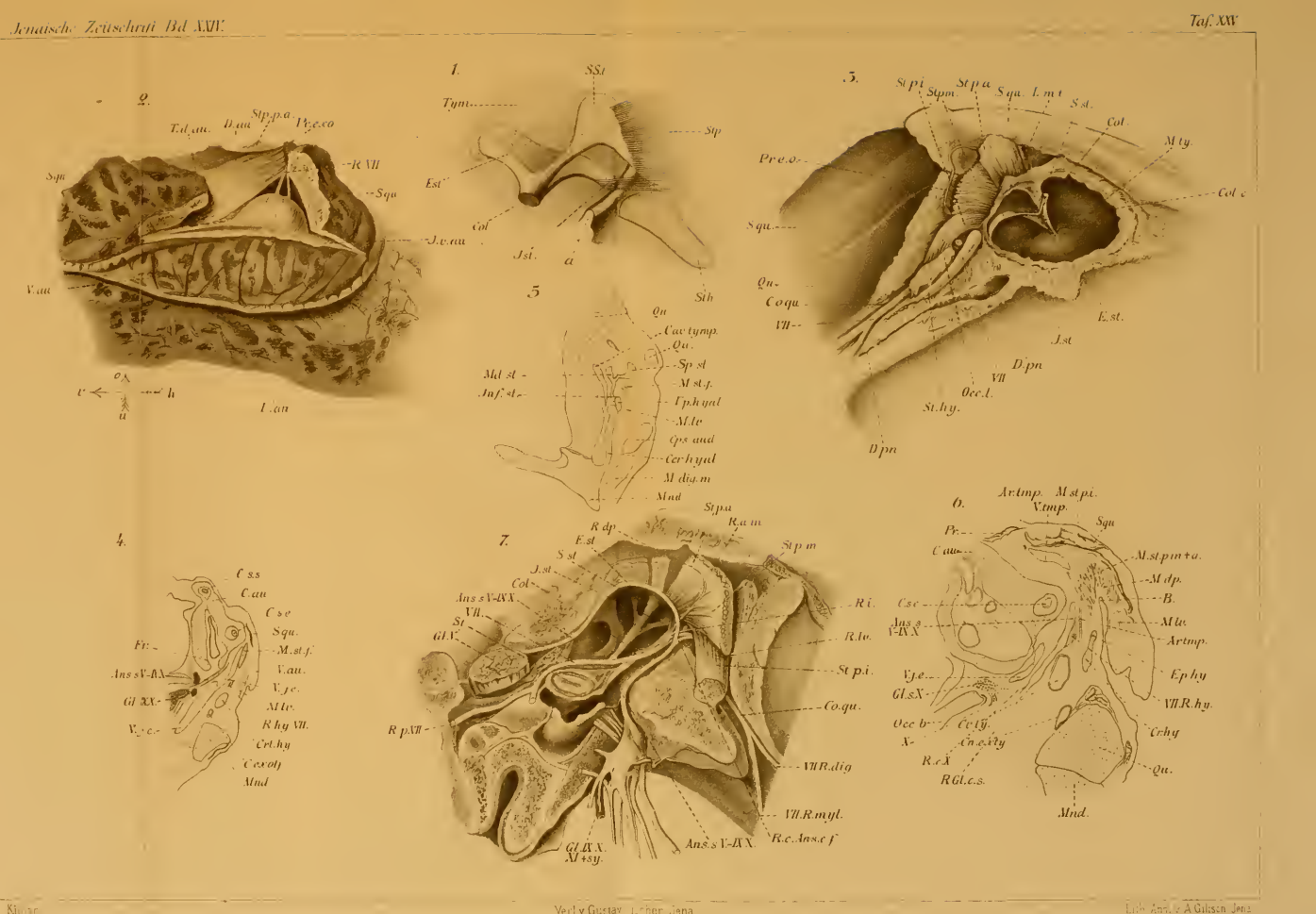
Ferner:

Allman: Report on the Hydroida dredged by H. M. S. Challenger. Part. I. Chall. Zoology VII.

Kirchenpauer: Über die Hydroidenfamilie Plumularidae I u. II. Hamburg 1872 und 1876.

F. E. Schulze: Über den Bau und die Entwickelung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 714


2.
T.d.au.
D.au
Stp.p.a
Pr.e.co
R VII
Sqa
Sqa
J.v.au
V.au
I.'an
o
v
h
u
1.
SSt
Tym
Stp
Est
Col
Jst.
a
Sth
3.
Stpi
Stpm
Stpa
Sqa.
I.mt
S.st.
Col.
M ty.
Pre.o.
Col c
Squ.
Qu.
Coqu.
VII
E.st.
J.st
D'pn
VII
Occ.l.
St.hy.
D'pn
5
Qu
Cav tymp.
Qu.
Sp st
M st.f.
Tp.hyal
M.tv
Cps aud
Cer.hyal
M dig.m
Mnd
Md st
Inf st
4.
C ss
C.au
C s e
Squ.
M.st.f.
V.au.
V.j.c.
M tv.
R hy VII.
Cri.hy
Ces.oty
Mnd
Fr.
Ans sV-IX
Gl XX.
V.j.c.
7.
R dp
E.st
S st
J.st
Col
Ans s V-IX X
VII.
St
Gl.X
Stpa
R.a.m
Stp m
R i.
R.tv.
St p.i.
Co.qu.
VII R.dig
VII.R.myl.
R.c.Ans.c f
Ans.s V-IX.
Gl IX X.
M+sy.
R pVII
6.
Ar.tmp.
M st pi.
V.tmp.
Squ
Pr.
C au
M.st pm+a.
M dp.
B.
Cse
Ans s V-IX X
M tv.
Artmp.
V.j.e.
Ep hy
Gl.s X
VII.R.hy.
Occ b
Cr.hy
X
Cn.c.hy
R.c X
Qu.
R Gl.c.s.
Mnd.

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. II. Plumularia und Aglaophenia. Die Tubulariden. 657-688