

MEDDELELSE FRA TRONDHJEMS BIOLOGISKE STATION NR. 7

HYDROIDUNTERSUCHUNGEN

IV

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER GONOPHOREN DER TUBULARIIDEN

(MIT 4 TAFELN UND EINER TEXTFIGUR)

VON

HJALMAR BROCH

DET KGL. NORSKE VIDENSKABERS SELSKABS SKRIFTER 1914. NR. 2

AKTIETRYKKERIET I TRONDHJEM
1915

Während der späteren Jahre sind durch Untersuchungen besonders von GOETTE (1907), HADŽI (1909, 1912) und KÜHN (1910, 1913) unsere Kenntnisse und unser Verständnis der Entwicklung der Hydroidengonophoren bedeutend erweitert worden. Immer neue Arten sind mithin in die Untersuchungen hereingezogen, und man könnte demnach die Vermutung hegen, dass jetzt, wo so viele Arten in allen Einzelheiten ausgeforscht worden sind, eine sichere Grundlage für die Verwertung der Gonophorenmerkmale in der Systematik herbeigeschafft wäre. KÜHN (1913, p. 226) der diese Frage kurz berührt, spricht als seine Auffassung aus, dass «die Natur der Gonophoren als Gruppenmerkmal nicht so grundsätzlich zu verwerfen ist, wie dies von Seiten mancher Forscher heute geschieht. Wenn man auch erkannt hat, dass dem Vorhandensein oder Fehlen von freien Medusen kein systematischer Wert in dem Sinne zukommt, dass sich darauf eine Familieneinteilung gründen liesse, so kann die Ausbildung der Geschlechtsindividuen doch manchmal Gattungen sehr natürlich trennen (so auch BONNEVIE 1898, p. 467).» Diese Äusserung lässt als KÜHNS Meinung hervorschimmern, dass die Merkmale, die sich an die Gonophorenorganisation knüpfen, erst in zweiter Linie bei der Abgrenzung einer Gattung zu berücksichtigen sind; hierin bildet er einen Gegensatz zu STECHOW (1913, p. 36), der in seinen Tabellen die Gonophorenmerkmale durchgängig als Gattungsmerkmale aufführt.

In der Tat zeigen uns die bisherigen Ergebnisse der Gonophorenforschung lediglich, wie die Organisation der Gonophoren die Gattungsbegrenzung nur in vereinzelt Fällen sekundär verschärfen können. In die erste Linie müssen die Merkmale der vegetativen Individuen der Hydroidenkolonien gestellt werden, und wo bei Arten mit grundsätzlich übereinstimmenden Trophosomen die Untersuchungen eine verschiedenartige Entwicklung der Gonophoren nachweisen, liegt durchaus nicht genügende Ursache vor, um eine generische Trennung der Arten verteidigen zu können. Das nähere Studium der schon vorliegenden Literatur über die Hydroidengonophoren leitet uns somit dazu, die Gonophorenmerkmale als Artmerkmale anzusehen.

Die Tubulariidae bilden in Betreff der Gonophorenverhältnisse eine der interessantesten Familien. Sie ist bekanntlich durch Polypen charakterisiert, deren fadenförmige Tentakeln in zwei deutlich getrennten Hauptkreisen um den Polypenleib angeordnet sind, von denen sich jedenfalls der basale an einen ringförmigen Parenchymwulst des Hydranthenleibs stützt; die Gonosome entstehen am Polypen zwischen den beiden Tentakelkreisen. Die Polypen sind weiter ausgesprochen radiär symmetrisch gebaut ohne jede Andeutung der bilateralen Symmetrie, die die Familie der Branchiocerianthidae kennzeichnet. — In der Familie der Tubulariiden begegnen uns die meisten bekannten Gonophorentypen, worauf schon BONNEVIE (1898) aufmerksam gemacht. KÜHN der (1913) unsere jetzigen Kenntnisse der Hydroiden zusammenfasst, hat schon früher (1910) eine Übersicht unserer Kenntnisse von den Gonophoren der Tubulariiden gegeben. Es erhellt aus diesen Zusammenfassungen, dass auch jetzt noch viele Fragen ungelöst sind, und ich habe deswegen die etwas tiefer lebenden Tubulariiden des hiesigen Fjordes einer genauen Untersuchung unterworfen um in die Fragen betreffs der Entwicklung und Organisation der Gonophoren derselben neues Licht zu bringen.

Nach der Zusammenstellung SWENANDERS (1904) sind folgende Arten von Tubulariiden in dem Trondhjemsfjorde einheimisch: *Tubularia larynx* ELLIS und SOLANDER — der er als Synonym *Tubularia coronata* ABILDGAARD hinzufügt —, *Tubularia indivisa* LINNÉ, *Tubularia regalis* BOECK, *Tubularia asymmetrica* BONNEVIE und *Lampra socia* SWENANDER. Die zuletzt erwähnte Art ist, wie ich an anderer Stelle darlegen werde, mit *Monocaulus groenlandica* ALLMAN identisch und muss zur Gattung *Corymorpha* gezogen werden. — Die Gonophoren der ziemlich seltenen und vereinzelt auftretenden *Tubularia asymmetrica* wurden schon von BONNEVIE (1898, p. 472, Taf. XXV, Fig. 13—19) eingehend studiert und beschrieben. Später hat DELSMAN (1911, p. 213, Fig. 10—15) die Gonophoren von *Tubularia coronata* geschildert. Hier werden die drei übrigen Arten genauer auseinandergesetzt, deren reichliches Material teils schon vorhanden war, teils während der Fjorduntersuchungen frisch erbeutet werden könnte. — Ich gehe demnächst zur Darstellung der Ergebnisse meiner Untersuchungen über.

Tubularia regalis BOECK.

Die Art kommt in dem Trondhjemsfjorde in dem Bereich der Korallenzone sehr häufig vor und wird besonders auf *Lima excavata* der nackten Felsenwände im äusseren Teile des Fjordes

in üppig entwickelten Exemplaren angetroffen. SWENANDER (1904, p. 8) hat schon unsere Aufmerksamkeit auf die grosse Veränderlichkeit der Gonophoren gelenkt und dabei einen Geschlechtsdimorphismus ihrer äusseren Merkmale angedeutet. Die weiblichen Gonophoren sind mit einer wechselnden Zahl von Längsleisten ausgestattet; solche Exemplare liegen der Art *Tubularia variabilis* BONNEVIE zu Grunde, die deshalb als Synonym zu *Tubularia regalis* gezogen werden muss. Beim Männchen hingegen treten nur glatte kugelige Gonophoren auf. Wir treffen somit hier — wie übrigens auch bei der nachfolgenden Art — einen Geschlechtsdimorphismus in den äusseren Merkmalen der Gonangien an, der gewissermassen eine Parallele zu den Verhältnissen vieler Haleciiden bildet.

Die erste Anlage der weiblichen Gonophoren tritt als eine einfache Vorwölbung am Blastostyle auf, an der Ektoderm und Entoderm gleich beteiligt sind (Taf. I, Fig. 1). Sehr bald aber setzt eine Differenzierung in dem Ektoderm ein; am Apex des Gonophors geschieht eine Abspaltung einer unteren Zellschicht; die lebhaftere Zellenvermehrung dieser unteren Ektodermschicht gibt zur Bildung eines am Gipfel der Gonophorenanlage gelegenen, stärker farbigen Zellenkomplexes Anlass (Taf. I, Fig. 2). Das ist die erste Anlage des Glockenkerns.

Der Glockenkern schiebt nun das Ektoderm gegen das Lumen der Gonophorenknospe vor und wandelt sich in eine schalenförmige Bildung um, deren Öffnung gegen das Centrum des Gonophors gerichtet ist. Je nachdem nun der Glockenkern weiter eindringt, wächst die sehr dünne Stützenlamelle über denselben apikal zusammen, so dass er bald von dieser vollständig umgeben wird. Im Laufe der folgenden Entwicklung beobachten wir einen Gegensatz zwischen der Wachstumsrichtung der ektodermalen Glockenkernanlage und des Entoderms. Der ektodermale Glockenkern weist an der Kante der Schale entlang, also peripherisch und in der Richtung gegen die Basis des Gonophors, seine stärkere Entwicklung auf; gleichzeitig schiebt sich aber das Entoderm längs der äusseren Seite des Glockenkerns vor, bis es den Glockenkern fast vollständig umschliesst, und zur selben Zeit wölbt sich der zentrale entodermale Kegel der in die zentrale Höhlung des schalenförmigen Glockenkerns hineinragt, weiter vor, und bricht durch den entodermalen Zellenkomplex zentral durch, bis er in der apikalen Partie des Gonophors an die Stützenlamelle direkt anstösst (Taf. I, Fig. 4). An Querschnitten sehen wir (Taf. I, Fig. 5), dass das Entoderm in diesem Entwicklungsstadium nicht eine einfache Zellschicht an der ganzen Peripherie des Glockenkerns entlang bildet; der Hohlraum des Gonophors, der eine direkte Fortsetzung des

Hohlraumes des Blastostyles bildet, setzt sich in einer wechselnden Zahl von «Radialkanälen» bis nahe dem Apex des Gonophors fort.

Auf diesem Stadium bildet also die kompakte ektodermale Glockenkernanlage um die centrale Entodermvorwölbung (den Spadix) einen Ring und ist allseitig von dem Entoderm umgeben. Hierin geschieht nun während der folgenden Entwicklung eine Änderung. Das Ektoderm spaltet an der Aussenfläche des Glockenkerns eine dünne, doppelte Epithelschicht ab; das äussere Blatt schmiegt sich der Innenseite des den Glockenkern umgebenden Entoderms in der Form eines Plattenepithels an; das innere Blatt, das auch in ein Plattenepithel umgewandelt wird, bildet die äussere Bekleidung der Ringwulst von Keimzellen; beide Blätter wachsen apikal vor, bis sie den Spadix von dem Aussenektoderm und von dem äusseren (umbrellaren) Entoderm trennen. Indem nun die äusseren Schichten des Gonophors schneller heranwachsen, entsteht zwischen den beiden ektodermalen Blättern des Glockenkerns eine Glockenhöhle (Taf. I, Fig. 6); das ektodermale Subumbrellarepithel ist jetzt ausserordentlich dünn geworden und lässt sich selbst bei sehr gut fixierten Gonophoren nur schwierig unterscheiden; doch kann man gewöhnlich die Zellkerne sehen, die das Epithel andeuten. — Das späte Auftreten der Glockenhöhle und die Entstehung derselben durch Abspaltung eines äusseren Blattes des Glockenkernepithels ist für *Tubularia regalis* charakteristisch und scheint unter den Hydroiden überhaupt eine ziemlich seltene Erscheinung zu sein.

Das weibliche Gonophor hat jetzt seine endgültige Organisation erreicht; die später auftretenden Veränderungen werden bloss durch die weiteren Ausmodellierungen des Wachstums hervorgerufen, ohne dass principielle Neuerscheinungen auftreten. Der Querschnitt eines älteren Gonophors (Taf. II, Fig. 7) zeigt, dass die geräumige Gonophorenglocke aus drei Schichten gebildet ist, nämlich dem Aussenektoderm, der mit Radialkanälen ausgestatteten Entodermis, und zu innerst dem sehr dünnen subumbrellaren Ektodermepithel. In der Mitte der Glockenhöhle ragt das kräftig entwickelte Manubrium vor; sein entodermaler Spadix zeichnet sich in den Schnitten klar aus von einer dicken Schicht von Keimzellen umgeben, die in Entwicklung oder Degeneration begriffen sind. Die degenerierenden Keimzellen werden zum grösseren Teil von der grossen amöboiden Eizelle aufgenommen, die sich auf Kosten derselben entwickelt, und ihre Kerne lassen sich in dem Protoplasma der Eizelle noch lange unterscheiden bis sie zuletzt resorbiert werden; eine kleine Zahl degenerierender Keimzellen werden auch

von dem Entoderm des Spadix aufgenommen und gehen hier nach und nach zu Grunde. Die Schicht der Keimzellen ist gegen die Glockenhöhle von dem nur schwierig sichtbaren sub-umbrellaren Ektodermepithel überzogen.

Die Zahl der Radialkanäle und der denselben entsprechenden auswendigen Rippen des Gonophors wechselt ziemlich stark; gewöhnlich findet man zwischen 3 und 7 Radialkanäle. Bei alten Gonophoren, deren Actinularve schon entschlüpft ist, werden die Rippen und Radialkanäle zuerst rückgebildet und können hier oft gänzlich verschwinden; dies lässt sich aber nur bei degenerierenden Gonophoren beobachten. — Während nun die Radialkanäle beim Weibchen der *Tubularia regalis* bei völlig ausgebildeten Gonophoren immer vorhanden sind, variiert dagegen die Entwicklung des Ringkanals erheblich. Er kann völlig ausgebildet sein, fehlt aber ebenso oft teilweise oder völlig. Das Gonophor eröffnet sich erst wenn die Actinularve im Begriff ist zu entschlüpfen; bei lebenden Kolonien konnte ein Pulsieren der Glocke eben zu dieser Zeit beobachtet werden, sonst aber nie. Das Manubrium wird nicht durchbrochen.

Die männlichen Gonophoren der *Tubularia regalis* machen schon bei auswendiger Betrachtung den Eindruck, stärker als die weiblichen reduziert zu sein; ihr vollständiger Mangel an auswendigen Rippen lässt uns vermuten, dass auch ihre innere Organisation auf einer früheren Entwicklungsstufe in Stocken gerät. Das nähere Studium des Gonophors zeigt uns denn auch, dass der Geschlechtsdimorphismus bei *Tubularia regalis* nicht allein die äusseren Merkmale angreift, sondern dass die Art unter den Hydroiden überhaupt eine sehr interessante Stellung einnimmt.

Die erste Entwicklungsstufe eines männlichen Gonophors (Taf. II, Fig. 8) unterscheidet sich in keiner Richtung von ähnlichen Entwicklungsstadien der weiblichen. Die erste Anlage des Glockenkerns entsteht auch hier als eine untere Abspaltung des Ektoderms; die junge Anlage des Glockenkerns dringt wie beim weiblichen Gonophor in das Entoderm ein. Bald aber tritt ein bedeutender Unterschied zu Tage (Taf. II, Fig. 9); die schalenförmige ektodermale Anlage wird schon sehr früh von dem Entoderm fast völlig umgeben, das sich als eine einfache Zellschicht zwischen dem ektodermalen Glockenkern und dem Aussenektoderm des Gonophors hervorschiebt; nur am Apex des Gonophors findet man eine sehr kleine rundliche Partie, wo das Ektoderm während der ganzen Entwicklung des Gonophors an das Aussenektoderm stösst. Die entodermale Zellschicht ist im Gegensatz zu dem weiblichen Gonophor durchaus einfach und weist weder jetzt noch später in der Gonophorenentwickel-

lung irgend eine Andeutung von Radialkanälen auf. Die Radialkanäle des weiblichen Gonophors sind also bei dem Männchen ganz und gar verschwunden.

Auch während der weiteren Entwicklung beobachten wir grosse Unterschiede zwischen den weiblichen und den männlichen Gonophoren. Bei den letzteren wird die Schicht der Keimzellen niemals von dem entodermalen Spadix apikal durchgebohrt, und das Keimzellenepithel bedeckt somit während der ganzen späteren Entwicklung des Gonophors den Spadix wie der Handschuh den Finger. Das umbrellare Entoderm bildet um den Glockenkern eine fast vollständige kontinuierliche Hülle und lässt nur eine ganz kleine velare Partie frei, die erst dann durchbrochen wird, wenn die reifen Spermien entleert werden. Wie beim Weibchen wird ziemlich spät in der Entwicklung eine doppelte ektodermale Zellschicht an der Aussenseite des Glockenkerns durch Abspaltung gebildet, die das subumbrellare Ektoderm darstellt; diese Zellschicht lässt sich bei schwächeren Vergrößerungen nicht beobachten (Taf. II, Fig. 10). Die Glockenhöhle ist bis zum völligen Verschwinden rudimentär geworden. Der Spadix wird nicht durchbrochen.

Während das weibliche Gonophor eine typische Meduse ohne Tentakeln und mit rudimentärem Ringkanal darstellt und somit nach KÜHN (1913) als «eumedusoid» zu bezeichnen ist, verharret das männliche Gonophor beim Stadium der Cryptomedusoide. Der Geschlechtsdimorphismus ist somit bei *Tubularia regalis* ein ziemlich tiefgreifender.

Tubularia indivisa LINNÉ.

Die mit *Tubularia regalis* nahe verwandte Art *Tubularia indivisa* tritt auch in dem Trondhjemsfjorde sehr häufig auf und erreicht wie die erstere ihre üppigste Entwicklung auf *Lima excavata* in der Korallenregion. Beim Studium der Literatur stellt sich heraus, dass auch bei dieser Art die Gonophoren vielfältig variieren. HINCKS (1868, p. 116) und ALLMAN (1872, p. 404) sind in Betreff des Vorkommens von Tentakelrudimenten verschiedener Meinung; BONNEVIE (1899, p. 24) gibt für *Tubularia indivisa* keine Tentakelrudimente an, beschreibt dagegen unter dem Namen von *Tubularia obliqua* (1898, p. 474) eine neue Art, deren Gonophoren mit einem Tentakelrudiment ausgestattet sind. Endlich weist SWENANDER (1904, p. 10) nach, dass der rudimentäre Tentakel bei den weiblichen Gonophoren sehr gewöhnlich auftritt, während er bei männlichen Gonophoren immer fehlt; auch zeigt er, dass *Tubularia obliqua* BONNEVIE nur das Weibchen von *Tubularia indivisa* ist. Während nun die früheren

Untersucher bis vier Radialkanäle bei den Gonophoren der vorliegenden Art erwähnen, kommt SWENANDER zu dem Resultat, dass keine solche vorhanden sind; dagegen findet er konstant einen Ringkanal vor.

Das Studium der Gonophorenentwicklung gibt uns nunmehr den Schlüssel zum Verständnis dieser anscheinenden Widersprüche. Die erste Anlage des Gonophors stimmt mit der bei *Tubularia regalis* völlig überein. Bereits bei dem eindringenden Glockenkern aber (Taf. II, Fig. 11) beobachten wir einen Unterschied, indem die apikalen Zellen hier eine radiäre Anordnung von dem Gonophorenapex ausstrahlend zeigen. Die Bedeutung dieser Anordnung der Zellen zeigt sich sehr bald; sie ist für die Entstehung einer Glockenhöhle sehr vorteilhaft, und wir sehen denn auch, dass eine solche im Gegensatz zu *Tubularia regalis* in der Entwicklung der weiblichen Gonophoren sehr frühzeitig auftritt (Taf. II, Fig. 12). Zur selben Zeit wächst das Entoderm gegen den Apex des Gonophors heran, und von dem inneren Lumen des Gonophors dringen vier Radialkanäle an der äusseren Seite des Glockenkerns entlang in das Entoderm hervor. — Bei etwas weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadien können wir einen schwach asymmetrischen Bau der weiblichen Gonophoren von *Tubularia regalis* beobachten (Taf. II, Fig. 6 a); diese Asymmetrie ist bei *Tubularia indivisa* viel stärker ausgesprochen (Taf. III, Fig. 13), indem die velare Partie des Gonophors hier stark seitlich verschoben ist. An dieser Entwicklungsstufe ist das Lumen der Glockenhöhle bei *Tubularia indivisa* ziemlich stark reduziert worden; ebenso hat sich das Lumen der Radialkanäle an den Seiten des Gonophors entlang stark verengt, während es andererseits eine Erweiterung an der äusseren Spitze der Radialkanäle aufweist; diese Erweiterung dehnt sich seitwärts aus und gibt zur Bildung eines vollständigen Ringkanals Anlass, der bei dem abgebildeten Stadium schon vorhanden ist.

Wegen des Wachstums hat sich nunmehr die periphere Partie des Glockenkerns gegen die Basis des Gonophors stark vorgeschoben, und wir beobachten jetzt eine ausgesprochene Differenzierung unter den Zellen des Glockenkerns. Die Keimzellen bilden um die proximale Partie des Spadix einen geschlossenen Ring, während sich das Ektoderm distal in ein hochzelliges Zylinderepithel umgebildet hat, das den distalen Teil des Manubriums bedeckt. Das niedrige subumbrellare Ektoderm bildet die Fortsetzung dieses Zylinderepithels an der Oberfläche des Keimzellenringes, das subumbrellare Ektoderm bedeckt die sonstige Innenfläche der Glocke und grenzt in der velaren Partie des Gonophors direkt an das Aussenektoderm. — Auf einem

etwas späteren Stadium (Taf. III, Fig. 14) sieht man, dass das Lumen der Radialkanäle vollständig rückgebildet ist, und während der späteren Entwicklung des Gonophors können oft auch die entodermalen, die Lage der früheren Radialkanäle andeutenden Verdickungen verschwinden. Der kürzere Radialkanal, der zu dem «Tentakelrudiment» führt, persistiert gewöhnlich jedenfalls als Entodermverdickung während des ganzen Lebens der Gonophoren. Der Ringkanal behält gewöhnlich auch bei völlig entwickelten Gonophoren sein Lumen bei.

Während dieser Zeit der Gonophorenentwicklung, wo die Grenzen zwischen den einzelnen Keimzellen meistens verwischt werden, lässt sich die Glockenhöhle nur als kleine, unregelmässig auftretende Hohlräume zwischen dem Manubrium und der Glockenwand beobachten. Im Laufe der späteren Entwicklung aber, und besonders dann wenn die eigentliche Larvenentwicklung vor sich geht, nimmt die Glockenhöhle besonders auf Kosten des Ektoderms des Manubriums wiederum erheblich an Grösse zu; sie ist aber auch während dieser Zeit nicht in Schnitten besonders auffällig, da sie von dem Embryo fast völlig ausgefüllt wird.

Das «Tentakelrudiment» tritt erst bei grossen Gonophoren auf. Es wird durch eine Ausbuchtung der Glockenwand gebildet und ist somit den gewöhnlichen Tentakeln der Hydroidgonophoren gar nicht homolog; die Bezeichnung «Tentakelrudiment» ist demnach bei *Tubularia indivisa* irreführend. — Der mehr oder weniger deutlich vortretende Höcker zeigt einen ganz eigentümlichen Bau (Taf. III, Fig. 15). Das Aussenektoderm wandelt sich auf der Ausbuchtung in ein unregelmässiges hochzelliges Zylinderepithel um. Die Stützenmembrane hat sich in eine dicke homogene Lamelle umgewandelt, die sich Farbstoffen gegenüber ähnlich wie das Periderm verhält. Das Entoderm dringt unter diese Lamelle hervor und ist nur durch eine sehr dünne Membrane von dem ektodermalen subumbrellaren Epithel getrennt. Auf Schnitten beobachten wir wie der Radialkanal an der einen (proximalen) Seite des Höckers entlang vordringt und an den Gipfel desselben blind endet; sonst stellt das Entoderm in dem ganzen Höcker ein einzelliges Epithel dar. — Der ganze Aufbau des Höckers zeigt uns, dass er als Tentakelrudiment gar nicht aufgefasst werden kann, sondern wir müssen ihn als eine Neuerscheinung beurteilen, die für *Tubularia indivisa* charakteristisch ist, deren Bedeutung wir aber augenblicklich nicht ersehen können. Er ist in den meisten Fällen bei den grösseren weiblichen Gonophoren vorhanden, kann aber auch hier mitunter fehlen.

Während nun die weiblichen Gonophoren bei *Tubularia*

indivisa in mehreren Beziehungen von denen der *Tubularia regalis* abweichen, so stimmen andererseits die männlichen Gonophoren so völlig überein, dass sowohl Zeichnungen als auch Beschreibungen der letzteren Art ohne weiteres auf *Tubularia indivisa* übertragen werden können. Wir haben somit hier wiederum ein Beispiel von ziemlich tiefgreifendem Geschlechtsdimorphismus unter den Hydroiden, indem auch hier das Weibchen eumedusoide, das Männchen aber cryptomedusoide Gonophoren erzeugt.

Corymorpha groenlandica (ALLMAN).

Die einzigen bisher vorliegenden Auseinandersetzungen über Bau und Entwicklung der *Lampra*-Gonophoren verdanken wir BONNEVIE (1898 und 1899). Sie sind aber leider etwas cursorisch gehalten und ausserdem nach weniger gut konserviertem Material entworfen, und deswegen konnte KÜHN (1913, p. 189) auch nicht mit Sicherheit feststellen, zu welcher seiner Gonophorentypen die *Lampra*-Gonophoren gezogen werden müssen; er spricht als seine Vermutung aus, sie seien zu den Cryptomedusoiden zu rechnen. BONNEVIE (1899, p. 18) teilt mit, dass man in den *Lampra*-Gonophoren ausserhalb der Keimzellen nur zwei Zellschichten vorfindet, nämlich eine innere einfache Entodermschicht und ausserhalb dieser das Aussenektoderm des Gonophors; keine subumbrellare Ektodermis schicht lässt sich nach BONNEVIE spüren.

Corymorpha groenlandica wurde zuerst von ALLMAN (1876, p. 257) beschrieben und in seine Gattung *Monocaulus* eingereiht. Eine eingehende Beschreibung der Art wird später von SWENDER (1904, p. 6) geliefert, der sie im Trondhjemsfjorde gefunden und als unbekannt aufgefasst hat; er reiht sie unter dem Namen *Lampra socia* in die BONNEVIE'sche Gattung *Lampra* ein. Dieser Gattungsname kann aber unter keinen Umständen aufrechtgehalten werden. Da sich die *Lampra*-Arten allein in der Organisation der Gonophoren nur unwesentlich von *Corymorpha* trennen und sonst von den Arten dieser Gattung lediglich in ihrer Farbe abweichen, liegt keine Ursache vor, um sie in eine eigene Gattung neben *Corymorpha* einzureihen. Ausserdem ist der Name *Lampra* bereits früher für einen Käfer aus der Familie der Buprestidae in Anspruch genommen¹⁾.

Die erste Anlage des Glockenkerns entsteht bei *Corymorpha groenlandica* in genau derselben Weise wie bei den beiden bisher behandelten Arten von *Tubularia*. Die abgespaltene ektodermale

¹⁾ Für die jetzige Art *Pocilonota rutilans* (FABR.).

Anlage schiebt das Entoderm vor sich vor und liegt bald (Taf. IV, Fig. 16) als ein allseitig abgegrenzter Zellenkomplex zwischen dem Aussenektoderm und dem Entoderm an dem Apex des jungen Gonophors. Bald schiebt sich aber eine einfache Zellschicht an der äusseren Seite des Glockenkerns entlang von dem Entoderm hervor (Taf. IV, Fig. 17); diese Schicht wächst nicht apikal zusammen, sondern es bleibt immer, wo der Glockenkern an das Aussenektoderm grenzt, ein kleiner rundlicher Raum apikal übrig.

Der Glockenkern nimmt bald die gewöhnliche Schalenform an und bedeckt den sich zentral vorschiebenden entodermalen Spadix wie eine Mütze, die während des Wachstums immer tiefer wird (Taf. IV, Fig. 18). Die zwischen dem Glockenkern und dem Aussenektoderm hervorgedrungene Entodermsschicht ist von ziemlich grossen Zellen aufgebaut und erinnert uns in den Präparaten sehr stark an das Entoderm der Polypentakeln. Keine Andeutungen von Radialkanälen lassen sich während der ganzen Gonophorenentwicklung wahrnehmen. Es ist dagegen möglich, dass man die Zellenanordnung des umbrellaren Entoderms an der Spitze der Gonophoren (Taf. IV, Fig. 19) als die letzten Spuren eines ehemaligen Ringkanals ansehen darf.

In dem ektodermalen Glockenkern tritt eine Differenzierung der Zellen während der Entwicklung der Gonophoren zu Tage (Taf. IV, Fig. 18). Die Keimzellen sammeln sich auch bei *Corymorpha groenlandica* in einer breiten ringförmigen Zone um die mittleren und proximalen Partien des Spadix an; an der Aussen-seite dieses Ringes und noch deutlicher näher der Gonophorenspitze reiht sich das übrige Glockenkernepithel in zwei einfachen Schichten ein, die dem subumbrellaren Ektoderm der eumedusoiden Gonophoren entsprechen. Eine Glockenhöhle kommt dagegen während der Gonophorenentwicklung nicht zum Vorschein. — Die Gonophoren sind bei *Corymorpha groenlandica* in beiden Geschlechtern gleich. Nur dringt das Keimepithel während der Entwicklung der Geschlechtszellen beim Männchen früher als beim Weibchen zwischen dem Spadix und dem subumbrellaren Epithel der Gonophorenspitze vor.

* * *

Die Gonophoren der Tubulariiden sind in systematischer Rücksicht von grossem Interesse. STECHOW (1913, p. 36) behält in den Tabellen seiner neulich erschienen Arbeit über die Hydroiden Ostasiens das alte Gattungsmerkmal freie Medusen im Gegensatz zu sessilen Gonophoren durchaus bei. BONNEVIE (1898) hat schon früher die *Lampra*-Gonophoren als Gattungsmerkmal her-

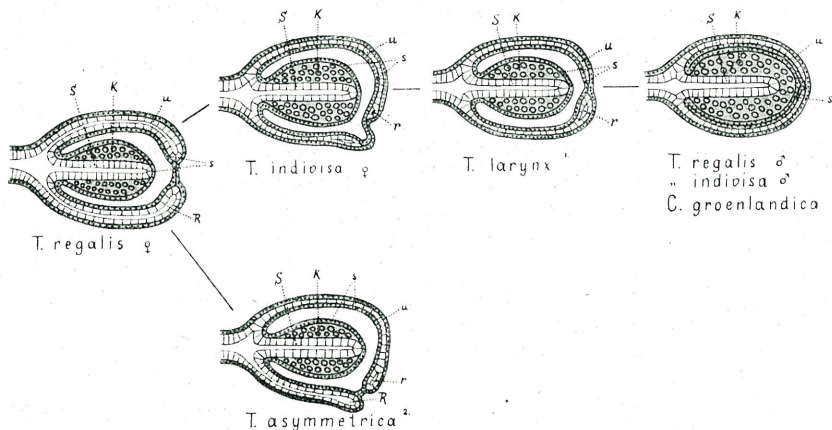
vorgehoben, und KÜHN (1913, p. 230) schliesst sich ihr an, indem er die Trennung zwischen *Lampra* und *Corymorpha* aufrechterhält; die erstere Gattung soll cryptomedusoide Gonophoren, die letztere dagegen freie Medusen hervorsprossen lassen. Hierzu ist aber zu bemerken, dass STECHOW (1912, p. 339) bei *Corymorpha vardöensis* LOMAN, die er deswegen zu der Gattung *Amalthaea* zieht, sessile Medusen oder nach KÜHN'S Terminologie eumedusoide Gonophoren festgestellt hat; solche werden auch von BONNEVIE (1899, p. 23) bei *Corymorpha Sarsii* STEENSTRUP angegeben, während die Gonophoren bei *Corymorpha glacialis* M. SARS nach BONNEVIE (l. c.) noch reduzierter sind.

Wenn wir nunmehr eine solche generische Trennung zwischen Arten mit eumedusoiden und cryptomedusoiden Gonophoren bei *Tubularia* durchführen wollten, so müssten folgerichtig die Männchen von *Tubularia regalis* und *Tubularia indivisa* von dem Weibchen derselben Arten generisch getrennt werden. Die Absurdität bedarf keines näheren Nachweises.

In der Tat lehren uns die Untersuchungen dass wir noch weit davon entfernt sind, die Gonophorenverhältnisse der einzelnen Hydroidenarten derart zu kennen, dass wir ihre Charaktere in dem grossen Aufbau der Hydroidensystematik erschöpfend beurteilen können. So viel geht jedenfalls hervor, dass sie als Artmerkmale zu verwerthen sind, obwohl auch hier Vorsicht zu empfehlen ist, wie es die Verhältnisse bei den Tubulariiden zeigen. Über die generische Trennung zwischen Arten mit sessilen eumedusoiden Gonophoren und Arten mit freien Medusen spricht sich schon KÜHN (1913, p. 226) sehr behutsam aus; zur Vorsicht mahnen auch die Resultate GIARDS (1899) bei *Campanularia calyculata* HINCKS und die Resultate BEHNERS (1914) bei *Campanularia compressa* CLARK. Es erhellt jedenfalls aus allen Untersuchungen, dass man die Merkmale, die aus der Gonophorenentwicklung zu holen sind, nicht als Gattungsmerkmale benutzen darf.

Eine Zusammenfassung von diesen und älteren Gonophorenstudien bei nordischen Tubulariiden leitet uns zu dem Resultate, dass die Gonophoren der Tubulariiden eine sehr schöne Reihe darstellen, die entschieden für die Auffassung der sessilen Gonophoren als reduzierter Medusen spricht. Ein ganz besonderes Interesse knüpft sich an die weiblichen Gonophoren von *Tubularia indivisa*, bei denen die Radialkanäle während der früheren Entwicklungsstadien der Gonophoren auftreten, später aber rückgebildet werden. Ein solches rudimentäres Auftreten lässt sich nur dadurch erklären, dass die Gonophoren der Vorfahren wohl ausgebildete Radialkanäle besaßen und somit der freien

Meduse näher als die jetzigen Gonophoren standen. — Die beige-fügten schematischen Zeichnungen (Textfigur A) zeigen uns die ganze Reduktionsreihe, wie sie von den Tubulariiden des Trondhjemsfjordes dargestellt wird. Das der freien Meduse am nächsten stehende Gonophor der weiblichen *Tubularia regalis* stellt eine vollständige Meduse dar, die sich zwar nicht losreißt, die sich aber sonst nur durch den Ersatz der Tentakeln durch auswendige Längsrippen von den gewöhnlichen Medusen unterscheidet. *Tubularia asymmetrica* nimmt eine etwas seitliche Stellung in der Reihe ein, indem hier einer von den Radialkanälen in voller Entwicklung beibehalten wird, während die übrigen reduziert sind; die Art zeigt insofern eine Annäherung zu der *Hybocodon-*



Textfigur A. Schematische Längsschnitte der Gonophoren bei den Tubulariiden des Trondhjemsfjordes, die Reduktion der Gonophoren zeigend. Das Ektoderm ist durch dunklere Farbtöne hervorgehoben. S = Spadix, K = Keimzellen, s = subumbrellares Ektoderm, u = umbrellares Ektoderm, R = Radialkanal, r = Ringkanal.

Meduse, in der ein Radialkanal, der zu den völlig entwickelten Tentakeln führt, stärker als die übrigen entwickelt ist, die zu reduzierten oder gänzlich verschwundenen Tentakeln führen. Eine ähnliche, etwas schiefe Entwicklung ist auch beim Weibchen von *Tubularia indivisa* zu beobachten, in dem der kürzere Radialkanal der zu dem Höcker führt, zuletzt rückgebildet wird und oft, jedenfalls spurenweise, während des ganzen Lebens der Gonophoren persistiert; bei den Gonophoren dieser Art ist der

¹⁾ nach DELSMAN (1911).

²⁾ nach BONNEVIE (1899).

Ringkanal noch vollständig ausgebildet. Einen Schritt weiter in die rückgehende Entwicklung kommt *Tubularia larynx*, bei der nach DELSMAN (1911, p. 213) die Radialkanäle zwar angedeutet sind, niemals aber ein Lumen besitzen; erst spät entsteht an der einen Seite der Gonophorenspitze in dem Entoderm ein Hohlraum, der als die letzten Reste eines Ringkanals gedeutet werden muss; auch dieses Gonophor ist demnach schief entwickelt. Die weiteste Reduktion zeigen uns die Gonophoren von *Corymorpha groenlandica* und von dem Männchen der *Tubularia regalis* und der *Tubularia indivisa*; hier sind alle Andeutungen von Radialkanälen verschwunden und die letzten Spuren eines Ringkanals lassen sich nur in der Anordnung der Zellen an der Spitze der Gonophoren undeutlich nachweisen. Die Glockenhöhle, die bei den früher erwähnten Arten auffritt, ist verschwunden und nur das doppelte ektodermale Epithel des Glockenkerns deutet an, dass die Vorfahren eine solche Höhle gehabt haben müssen.

Das Beibehalten der Glockenhöhle im weiblichen Geschlecht bei *Tubularia regalis* und *Tubularia indivisa* versteht sich leicht. In den zahlreichen untersuchten Gonophoren wurde meistens nur ein Embryo, seltener zwei, in Entwicklung vorgefunden; sie durchlaufen aber hier die ganze Entwicklung zu der ziemlich grossen, in der Glockenhöhle frei liegenden Actinularve. Wegen der Grösse der Actinularve muss die Glockenhöhle ziemlich geräumig sein. In *Tubularia indivisa* ist die Glockenhöhle zuerst sehr klein, wird aber später während der Entwicklung der Larve grösser, obschon sie auch hier deswegen wenig auffällt, weil sie von dem Embryo fast völlig ausgefüllt wird; bei *Tubularia regalis* hingegen wird dem Embryo grösserer Raum gewährt, so dass es sich jedenfalls während der späteren Zeit seiner Gefangenschaft ziemlich lebhaft bewegt. Nach den Erörterungen BONNEVIES (1899, p. 21) werden die Eier bei *Lampra Sarsii* BONNEVIE (= *Corymorpha abyssalis* BROCH 1910, p. 196) schon frühzeitig ausgestossen. Es gelang mir leider nicht diese Verhältnisse bei *Corymorpha groenlandica* festzustellen; doch deuten der fehlende Hohlraum der Gonophoren und die vielen Eier des Gonophors (es werden meistens etwa 20 Eier im Gonophor entwickelt) darauf hin, dass die Eier auch bei dieser wie bei der nahestehenden Art frühzeitig ausgestossen werden; in diesem Falle macht die Larvenentwicklung auf das Auftreten einer wohl ausgebildeten Glockenhöhle keine Ansprüche.

Trondhjem am 28. November 1914.

Verzeichnis der zitierten Litteratur.

- ALMANN, G. J., 1872, A Monograph of the Gymnoblasic or Tubularian Hydroids. Ray-Society, London.
—»— 1876, Diagnoses of new Genera and Species of Hydroida. (Journal Linn. Soc., Zoology, Vol. XII) London.
- BEHNER, ALFRED, 1914, Beitrag zur Kenntnis der Hydromedusen. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 111) Leipzig.
- BONNEVIE, KRISTINE, 1898, Zur Systematik der Hydroiden. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 63) Leipzig.
—»— 1899, Hydroiden. (Norske Nordhavs-Ekspedition 1876—1878, No. 26) Christiania.
- BROCH, HJ., 1909, Die Hydroiden der arctischen Meere. (Fauna Arctica, Bd. V) Jena.
- DELSMAN, H. C., 1911, Über die Gonophoren von *Hydractinia echinata* (Zool. Anzeig., Bd. 37) Leipzig.
- GIARD, A., 1899, Sur l'étiologie du *Campanularia calyculata* Hincks. (Comptes rendus Soc. Biol., T V) Paris.
- GOETTE, A., 1907, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolypen. (Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 87) Leipzig.
- HADZI, J., 1909, Ontogeneza i filogeneza hidromeduze. (Rada Jugoslav. Akad., Knj. 179) Zagreb.
—»— 1912, Jos o ontogenezi i filogenezi hidromeduze. (Rada Jugoslav. Akad., Knj. 190) Zagreb.
- HINCKS, TH., 1868, A History of the British Hydroid Zoophytes. London.
- KÜHN, A., 1910, Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen. Studien zur Ontogenese und Phylogenese der Hydroiden II. (Zool. Jahrb., Anat. Bd. 30) Jena.
—»— 1913, Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Die Hydroiden. (Ergebn. und Fortschr. Zool. Bd. 4) Jena.
- STECHOW, E., 1912, Hydroiden der Münchener Zoologischen Staatssammlung (Zool. Jahrb., Syst., Bd. 32) Jena.
—»— 1913, Hydroidpolypen der japanischen Ostküste. II. Teil: Campanularidae, Halecidae, Lafoeidae, Campanulinidae und Sertularidae, nebst Ergänzungen zu den Athecata und Plumularidae. (Abh. Akad. Wiss., III. Suppl.-Bd.) München.
- SWENANDER, G., 1904, Über die Athecaten Hydroiden des Drontheimsfjordes. (Kgl. norske Vidensk. Selsk. Skr. 1903) Trondhjem.

Erklärung der Abbildungen:

(Alle Figuren sind mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparats gezeichnet)

Fig. 1—7. *Tubularia regalis* ♀.

Tafel I.

Fig. 1. Erste Vorwölbung der zweiblättrigen Gonophorenanlage (× 300).

- Fig. 2. Längsschnitt durch ein fortgeschrittenes Glockenkernstadium ($\times 300$).
 Fig. 3. Glockenkernbildung und Vorwuchern des Entoderms ($\times 130$).
 Fig. 4. Heranwachsen der Radialkanäle und des Spadix ($\times 130$).
 Fig. 5. Querschnitt der jungen Gonophorenknospe in der Mitte der Keimzellenzone ($\times 300$).
 Fig. 6. Junges Gonophor.
 a. Medianer Längsschnitt; keiner der Radialkanäle ist in seiner ganzen Länge getroffen ($\times 130$).
 b. Querschnitt desselben Stadiums ($\times 130$).

Tafel II.

Fig. 7. Querschnitt durch die Mitte eines alten Gonophors mit reifem Ei ($\times 130$).

Fig. 8—10. *Tubularia regalis* ♂.

- Fig. 8. Erste Anlage des Glockenkerns ($\times 300$).
 Fig. 9. Eindringen des Glockenkerns und Vorwuchern der Entoderm-lamelle ($\times 300$).
 Fig. 10. Längsschnitt eines Gonophors mittleren Alters; der Schnitt liegt gerade neben der Medianebene ($\times 130$).

Fig. 11—15. *Tubularia indivisa* ♀.

- Fig. 11. Eindringen des Glockenkerns und Heranwachsen der Radialkanäle ($\times 300$).
 Fig. 12. Anlage der Glockenhöhle und Vordringen des entodermalen Spadix ($\times 300$).

Tafel III.

- Fig. 13. Längsschnitt eines jungen Gonophors mit Radialkanälen und Ringkanal ($\times 130$).
 Fig. 14. Querschnitt eines etwas älteren Gonophors mit Radialkanälen, die in Rückbildung begriffen sind ($\times 130$).
 Fig. 15. Längsschnitt durch das «Tentakelrudiment» eines alten Gonophors ($\times 300$).

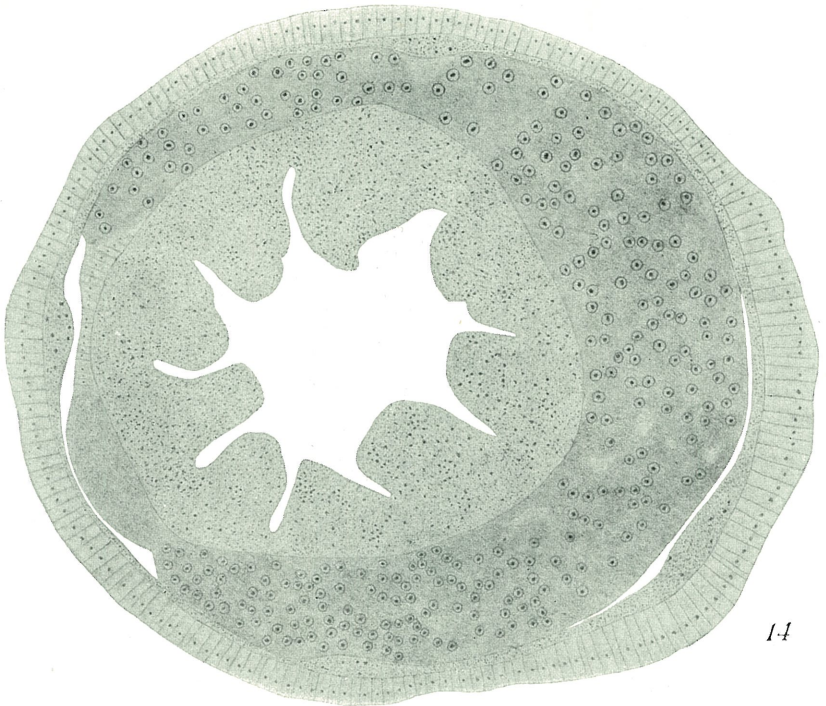
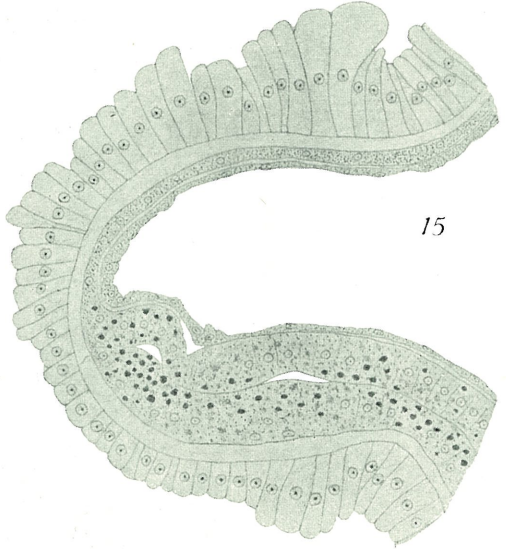
Tafel IV.

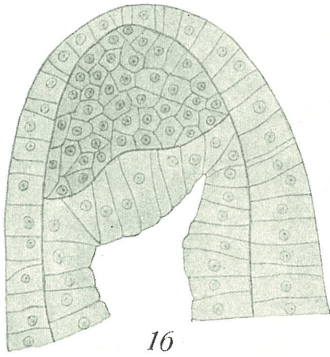
Fig. 16—19. *Corymorpha groenlandica*.

- Fig. 16. Eindringen des Glockenkerns ($\times 300$).
 Fig. 17. Vorwuchern der Entoderm-lamelle ($\times 300$).
 Fig. 18. Medianer Längsschnitt durch ein weibliches Gonophor mit subumbrellarem Ektoderm ($\times 130$).
 Fig. 19. Längsschnitt durch den Apex eines alten männlichen Gonophors ($\times 300$).

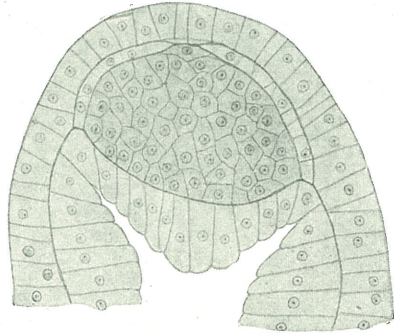








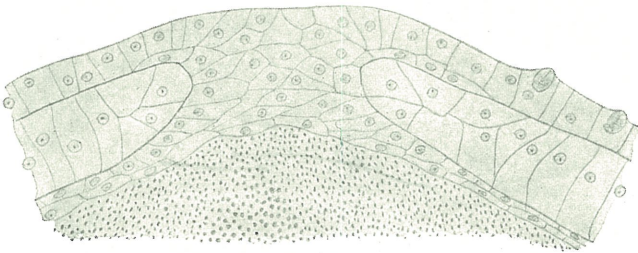
16



17



18



19