

3. Ordnung: SIPHONOPHORA

(VON FANNY MOSER in Berlin)

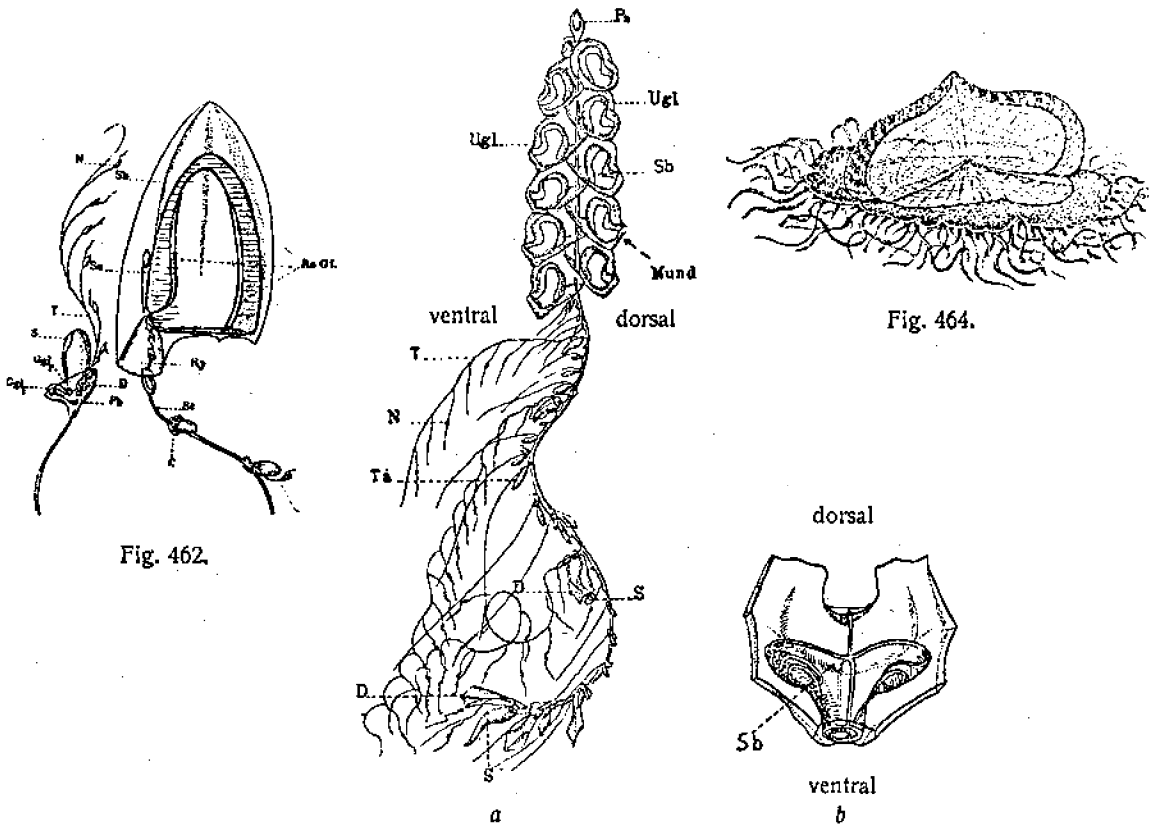


Fig. 462.

Fig. 464.

Fig. 463.

Fig. 462. SIPHONOPHORA — Einglockige Calycophora: *Muggitaea kochi* (Will). Fünfkantige Oberglocke mit Stammscheide (Hydröcium *Hy*) ventral, aus der der Stamm (*St*, Mittelteil weggelassen) mit den Cormidien (*C*) herabhängt; diese entstehen alle proximal (oben). Sie bestehen aus dem Deckblatt (*D*) mit Phylozyste (*Ph*), dem Saugmagen (*S*) und einer Geschlechtslocke (*Ggl*), an deren Stiel eine zweite (*Ggl*) hervorsproßt. Der Tentakel (*T*) trägt Seitenfäden mit Nesselknöpfen (*N*). *Ra.Gf.* Radialgefäße; *So* Somatozyste; *Sb* Subumbrella der Glocke. (Nach Chun)

Fig. 463. SIPHONOPHORA — Typische Physophora: a) *Halistemma pictum* Metschnikoff. Die Oberglocke ist zur Gasblase (Pneumatophore *Pn*) umgewandelt. Viele Unterglocken, durch sekundäre Einstellung zweizeilig angeordnet, sind hinzugekommen, und sitzen am Oberteil (Nectosom) des Stammes. Der Unterteil (Siphosom, gekürzt) trägt die komplizierten Cormidien (*Ta* Taster). Sie entstehen teils proximal (oben) am Siphosom, teils in den Zwischenräumen (Internodien). (Nach Metschnikoff) b) Unterglocke von *Agalma okeni* Eschscholtz. (Nach Bigelow)

Fig. 464. SIPHONOPHORA — Stark umgewandelte Physophora: *Velevia spirans* Forskäl. Die Pneumatophore ist zu einer knorpelartigen Scheibe (Mantel) mit senkrechtem Segel geworden, unter der ein zentraler Saugmagen nebst konzentrisch angeordneten Genitalmagen und dicke, unverzweigte Tentakel sitzen. (Nach Agassiz)

Diagnose:

Die Siphonophoren sind proliferierende, bilateral-symmetrische Medusen (Heteromedusen) mit exumbrellarem (aboralem) Magenrohr (Stamm) und indirekter Entwicklung. Es sind Einzelindividuen mit Arbeitsteilung zwischen Organen gleicher Herkunft (Organpolymorphismus) auf dem Wege zum Generationswechsel und zur Koloniebildung. Durch Knospung entstehen am Stamm sekundäre Saugmagen mit Basaltentakel und medusenähnliche Geschlechtsglocken (Protomedusen), nebst deren Abkömmlingen (Deckblätter, Taster usw.). Die Geschlechtsglocken lösen sich z. T. ab, einzeln, oder im Verband mit anderen Anhängen als Eudoxien, um die Geschlechtsprodukte zur Reife zu bringen. Aus diesen gehen die geschlechtlich erzeugten Heteromedusen d. h. ihre Larven hervor. Sinnesorgane, Randtentakel, Polypoide, Blastostyle und Medusoide fehlen noch vollkommen.

Er-
forschungs-
geschichte

Die eigenartige Gestalt und das wunderbare Aussehen vieler Siphonophoren, so besonders von *Velella* und *Physalia*, hatte schon von alters her die Aufmerksamkeit der Seefahrer auf sich gelenkt, doch erst gegen Ende des 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts begann man sich ernstlich mit diesen zarten, blumengleichen Tieren zu befassen. Damals zeitigten die Entdeckung der mediterranen Siphonophoren durch FORSKÅL (1775) und die Weltreisen von PÉRON und LESUEUR, QUOY und GAIMARD, CHAMISSO, ESCHSCHOLTZ, LESSON u. a., die eine Fülle Material ergaben, eine ganze Reihe wichtiger Arbeiten. Ein tieferes Eindringen in das eigentliche Wesen der Ordnung hatte aber erst die eingehende Untersuchung des lebenden Tieres um die Mitte des 19. Jahrhunderts zur Folge. Namentlich der feinere Bau, die Entwicklung und die Geschlechtsverhältnisse wurden erforscht. So konnte CLAUSS 1863 den Gegenstand fast für erschöpft erklären, daß wenig Aussicht für größere Entdeckungen bleibe. Das wundervolle Material der Challenger in der glänzenden Bearbeitung HAECKELS (1888), die eine Zusammenfassung der ganzen, bisherigen Kenntnisse brachte, und die neueren Untersuchungen, so die Entdeckung der Larve von *Muggiaea* durch CHUN mit den weitgehenden Folgerungen, die er daran knüpfte, charakterisieren die 3. Forschungsperiode. Die 4. Forschungsperiode wird eingeleitet durch das unvergleichliche, von Vanhöffen während der Deutschen Südpolar-Expedition (Gauss) gesammelte Material.

Trotzdem die namhaftesten Gelehrten, wie L. und A. AGASSIZ, CHUN, CLAUSS, GEGENBAUR, HAECKEL, HUXLEY, KÖLLIKER, LEUCKART, METSCHNIKOFF, VOGT und WEISMANN sich eingehend mit den Siphonophoren befaßt haben, sind sie bis auf den heutigen Tag ein Streitobjekt geblieben und steht selbst in Grundfragen vielfach „Beobachtung gegen Beobachtung, Behauptung gegen Behauptung“. Besonders über ihre Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Abstammung gehen die Ansichten weit auseinander. Nicht einmal darüber herrscht Einigkeit, welche der beiden Unterordnungen die primitivere ist. Allerdings werden sie fast ausnahmslos auf die Hydrozoen zurückgeführt, wobei sie meist als polymorphe Kolonien betrachtet und von festsitzenden Polypen oder Hydroidstöckchen oder deren Larven abgeleitet werden. Arbeitsteilung und hochgradige Rückbildung einzelner Individuen hat dann zur Entstehung von Medusoiden, Polypoiden, Blastostylen usw. geführt. Andere dagegen, wie AGASSIZ, HUXLEY und METSCHNIKOFF fassen sie als Einzelmedusen mit subumbrellarem (oralem) proliferierendem Stamm und enorm vermehrten, z. T. verlagerten Organen auf. Modifikationen dieser Ansichten vertreten HAECKEL (Medusomtheorie), DELAGE und HÉROUARD, BROOKS, WOLTERECK u. a. Diese Theorien scheinen in vielen Beziehungen unvereinbar mit den neueren Forschungsergebnissen. Meine in diesem Kapitel niedergelegte Auffassung ist ein Versuch, auf einem anderen Wege zu einer Lösung der Probleme zu gelangen. Die Siphonophoren weisen so viele primitive Züge in ihrem Bau auf, daß sie, nach dieser Urmedusentheorie, als die primitivsten Cnidarier erscheinen, und zwar als Urmedusen, als Einzelindividuen mit stark vermehrten, z. T. umgewandelten, niemals aber verlagerten Organen am exumbrellaren (aboralen) Magenrohr (Stamm). Sie bilden eine Vorstufe der Polypen auf dem Wege zur Koloniebildung und zum Polymorphismus. Ihre Organe sind erst im Begriff, zu Individuen zu werden. Es fehlen daher Medusoide, Polypoide, Blastostyle usw. noch vollkommen.

Die folgende Darstellung unterscheidet sich wesentlich von allen bisherigen, unter denen diejenige CHUNS die meisten Anhänger gefunden hat.

Als primitiv erscheinen die Siphonophoren, die eine Größe von 2 bis 3 und mehr Metern erreichen können, namentlich durch ihre einfache histologische Struktur (z. B. Bau des Nervensystems, Mangel an Sinnesorganen), die Entwicklung eines großen Teiles der Glocken durch den primitiven Glockenpfropf, Vorläufer des Glockenkernes, und dadurch, daß die Gonophoren und anderen Teile nirgends eine so weitgehende Rückbildung erfahren wie bei den übrigen Hydrozoen. Zudem sind sie noch vollständig der freien Lebensweise angepaßt. Sie sind morphologisch wie physiologisch Individuen, Einzelmedusen von eigentümlichem Bau, die als Heteromedusen zu bezeichnen sind, zum Unterschied von den „echten“ Medusen. Sie unterscheiden sich von diesen radikal durch bilaterale Symmetrie, den exumbrellaren (aboralen) Ursprung des Magenrohres, des sog. Stammes; der sekundäre Saugmagen und Geschlechtsglocken mit ihren Abkömmlingen in vielfacher Wiederholung hervorsproßt, den Mangel an Randtentakeln und Sinneskörpern, und hochgradige Arbeitsteilung zwischen ursprünglich gleichen Organen gleicher Herkunft, was ich als Organpolymorphismus bezeichne. Ein Generationswechsel fehlt noch vollkommen, denn sowohl die losgelösten Geschlechtsglocken wie die losgelösten Stammgruppen (Eudoxien) sind keine Personen, auch nicht aus solchen hervorgegangen. Erstere können sich weder ernähren noch verteidigen; letztere sind nur ein Verband von Organen, die zur physiologischen und morphologischen Einheit der Heteromeduse gehören (Saugmagen, Tentakel). Bei den höchsten Siphonophoren stehen die Geschlechtsglocken im Begriff, zu Individuen, Antomedusen, zu werden, und bereiten dadurch den Generationswechsel und die Koloniebildung vor. Diese Gonophoren sind daher als Protomedusen, Vorläufer der „echten“ Medusen, die ich Genitalmedusen nenne, zu bezeichnen. Mit diesen haben sie das subumbrellare (orale) Magenrohr, in welchem sich die Geschlechtsprodukte entwickeln und, bei den höchsten Formen, die radiale Symmetrie gemein.

Obwohl eine Gastrula anscheinend nur den höchsten Siphonophoren zukommt, besteht der Körper aus Ektoderm und Entoderm, meist mit einer zwischenliegenden Stützlamelle, die häufig eine deutliche Struktur aufweist; sie schwillt besonders bei den Hauptglocken und Geschlechtsglocken zu einer mächtigen Gallertschicht an, die vielfach von elastischen Fasern gestützt wird, auch von knorpelartiger Beschaffenheit sein kann.

Das Nervensystem entspricht morphologisch und histologisch ziemlich jenem der Hydromedusen, steht aber, namentlich bei Calycophoren, auf einer bedeutend niedrigeren Stufe, indem es im allgemeinen mehr diffus ist, d. h. in Form von Gangliengeflechten ohne gegenseitigen Zusammenhang auftritt. Erst bei Physophoren finden sich Anfänge einer Zentralisation, z. B. durch Bildung eines, wenn auch noch schwachen und einfachen, subumbrellaren Ringnerven am Glockenrand, der den Diphyiden ganz fehlt (?), ferner durch nervöse Verbindung der Hauptglocken und Deckblätter mit dem Stamm mittels der hier höchst ausgebildeten Stiele (Apophysen). Ein Zentralnervensystem im Stamm fehlt dagegen vollständig. Zum Teil weist das Nervensystem in seiner Lagerung einen merkwürdigen Gegensatz zu jenem der Medusen auf. Ob allen oder nur einigen Siphonophoren auch ein entodermales Nervensystem zukommt, ist fraglich.

Sinnesorgane fehlen primär, daher auch ihre Rudimente. Sinneszellen sind sehr verbreitet.

Das Epithel der Körperoberfläche entspricht im wesentlichen jenem der Medusen, steht also ebenfalls im Dienst mannigfachster Funktionen und weist die verschiedensten, über den ganzen Körper verteilten Zellformen auf. In der Hauptsache besteht es aus Epithelmuskelzellen und ist häufig bewimpert. So findet sich ein Wimperepithel, außer bei den Larven, das diese ganz überzieht, z. B. bei den Tastern, Gonophoren und Nesselknöpfen; dieses kann einen kräftigen Wulst bilden, z. B. an den Magenschläuchen, an der Basis der Tentakel usw. Drüsenzellen, zerstreut oder zu Polstern vereinigt, sind sehr verbreitet. Eine besondere Eigentümlichkeit ist das dicke Drüsenpolster der Stammblase (Pneumatophore), das Gas abscheidet. Nesselzellen finden sich überall verstreut, besonders an den Glocken, Deckstücken und Tasterspitzen; sie vereinigen sich zu dicken Polstern am Basalmagen, an der ganzen Oberfläche der Tentakeltaster von *Physalia* usw. Charakteristisch ist die Vereinigung einer großen Anzahl

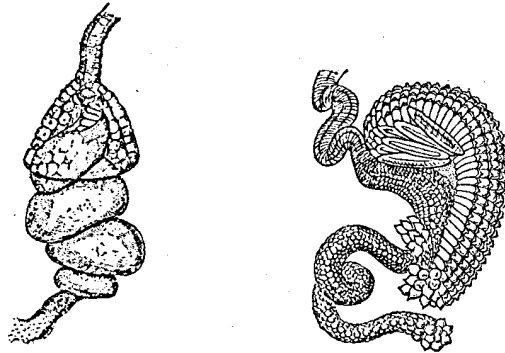


Fig. 465. SIPHONOPHORA — Zwei Nesselknöpfe.
Rechts: Calycophora (*Diphyidae*). Links: Physophora (*Halistemma*).
(Nach Haeckel und Fewkes)

Nesselzellen zu ganzen Batterien, die, zusammen mit Muskelfasern, elastischen Bändern und Sinneszellen die Nesselknöpfe (Fig. 465) an den Enden der Seitenfäden der langen Tentakel bilden. Diese Nesselknöpfe zeigen die verschiedenste Gestalt, oft einen sehr komplizierten Bau, und sind die Hauptwaffe der Siphonophoren. Die Nesselkapseln sind sehr verschieden gebildet. Eigentümlich sind die Riesenzellen in den Nesselknöpfen, in manchen Pneumatophoren (Figg. 469, 470) und an der Dorsalfläche des Physophorenstammes; sie stellen ziemlich die größten bekannten Zellen dar. Die leuchtende Färbung der meisten Siphonophoren, so die rote und gelbe der Nesselknöpfe, die blaue, violette, rosa und grüne Zeichnung der *Chondrophoren* und *Physalien* rührt von Pigment her, das diffus oder als Körnchen in den Ektodermzellen verteilt ist.

Das Entoderm weist, wie bei *Medusen*, die meisten ektodermalen Zellformen auf und ist meist bewimpert, oft mit Geißeln versehen. Nur Nesselzellen scheinen zu fehlen. Bei manchen Formen (*Chondrophora*, *Physalia*) entsendet es lang ausgezogene Fasern und Zellen oder vielfach verästelte Ausläufer und Zellstränge in die Gallerte, oder durchsetzt diese mit einem verästelten Gefäßnetz, wodurch eine eigentümliche, mesodermartige Verbindung entsteht. Häufig ist

eine starke Pigmentierung, so in den „Leberwülsten“ und Zotten der Saugmagen, in den Tastern, z. B. von *Forskalia*.

Muskulatur und Nerven treten zu primitiven Organanlagen zusammen, ähnlich wie bei Medusen. Die Muskulatur ist besonders mächtig im Stamm, und sowohl entodermaler wie ektodermaler Herkunft, ferner in den Saugmagen und im Schwimmsack (Subumbrella) der Glocken. Sie zerfällt in Längs- und Ringfaserzüge, zu denen ein schwach entwickeltes Radialfasersystem hinzukommen kann; zum Teil ist sie quergestreift.

Der Körper mit seinen vielerlei Anhängen läßt sich auf fünf Grundteile zurückführen (Fig. 466): 1. ein definitives Apicalorgan, bei *Calycophoren* die

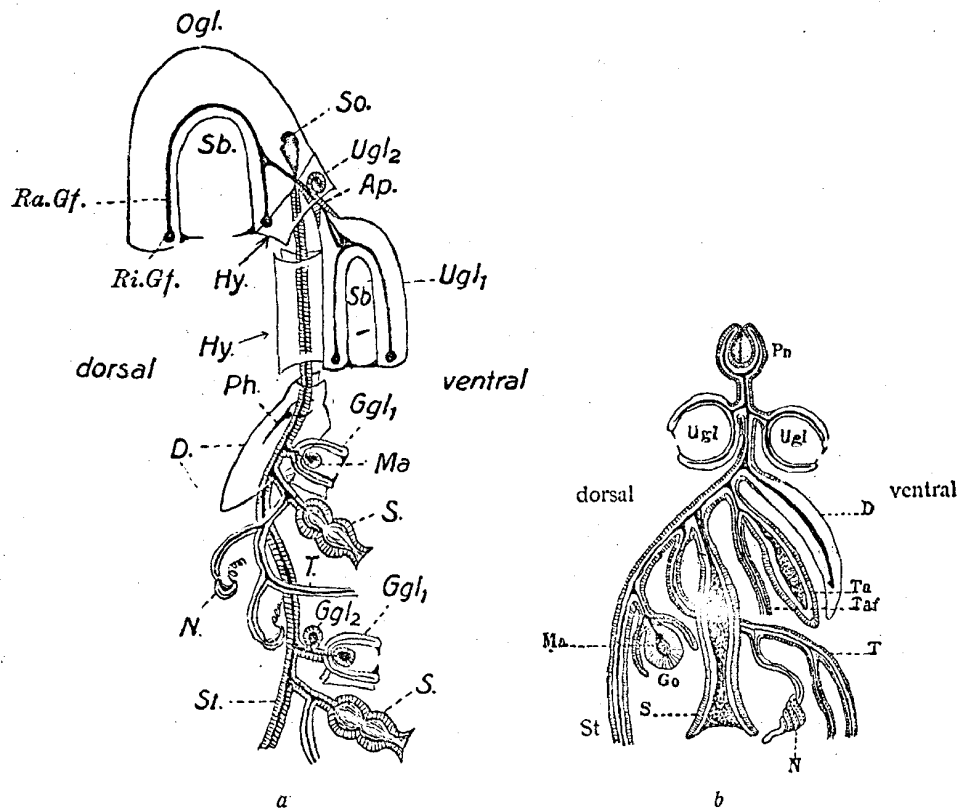


Fig. 466. Schema der Siphonophoren. *a* Calycophora (*Diphyes*) (Original). *b* Physophora (*Siphonecta*). (Nach Hertwig.) Ap Apophyse; D Deckblatt = Deckstück; Ggl Geschlechtsglocke; Hy Hydröcium; Ma Manubrium; N Nesselknopf; Ogl Oberglocke; Ph Phylozyste; Pn Pneumatophore; Ra.Gf. Radialgefäß; Ri.Gf. Ringgefäß; S Saugmagen; Sb Subumbrella; So Somatozyste; St Stamm; T Tentakel; Ta Taster; Taf Tastfaden; Ugl Unterglocke; Ektoderm schraffiert; Entoderm hell, in den Glocken und Deckblättern mit Gallerte; Gefäßsystem schwarz

Oberglocke, der Medusenglocke ähnlich, bei *Physophoren* die Pneumatophore, aus ersterer, nicht, wie bisher angenommen, aus der Larvenglocke hervorgegangen; 2. den proliferierenden, exumbrellaren (aboralen) Stamm; 3. den Saugmagen mit Basaltentakel; 4. die Gonophoren; als solche sind alle Glocken, die Geschlechtsprodukte zur Reife bringen oder von diesen abstammen, wie die sterilen Spezialschwimglocken, zu bezeichnen; 5. die Unterglocken, die nur den primitivsten und höchsten Formen fehlen. Sie sind wahrscheinlich aus Gonophoren hervor-

gegangen und sitzen in verschiedener Zahl und Anordnung, oft zu Hunderten unter dem Apicalorgan, und zwar stets auf der gleichen Seite des Stammes wie die Gonophoren und Saugmagen mit ihren Abkömmlingen, den Deckblättern, Deckstücken, verschiedenen Tastern usw. Diese sind entweder zu Gruppen, den Cormidien (Fig. 467), in regelmäßigen Abständen (Internodien) vereinigt oder treten unregelmäßig in den verschiedensten Verbindungen, auch einzeln und zerstreut auf.

Alle Teile haben im Laufe der phylogenetischen Entwicklung hochgradige Modifikationen erfahren, namentlich der Stamm. Relativ ursprüngliche Verhältnisse finden sich nur noch bei *Calycophoren*. Die *Physophoren* stammen von ihnen ab und lassen sich fast in allen Beziehungen auf diese zurückführen.

Über die zur Verständigung nötige Orientierung des Körpers besteht keine Einigkeit, z. T. infolge der sehr verschiedenen morphologischen und bio-

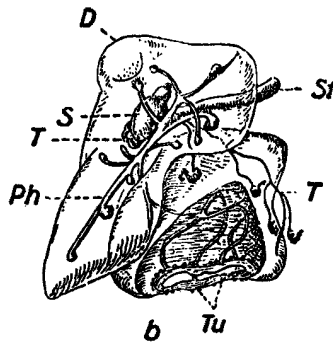
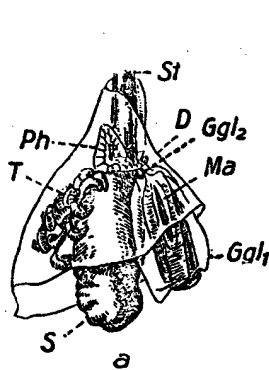


Fig. 467.

Fig. 467. SIPHONOPHORA — Zwei ältere Cormidien, die sich zu Eudoxien entwickeln werden. *a* *Diphyes sieboldi* Köll. Deckblatt kragenartig um den Stamm entwickelt, die große Phylozyste des Deckstückes bereits angelegt. Eine Geschlechtsglocke, mit der Anlage einer zweiten an ihrem Stiel. *b* *Lilyopsis diphyes* (Vogt). Deckblatt kompakt, einseitig am Stamm entwickelt, mit vielfach verzweigter Phylozyste. Eine Spezialschwimmglocke, um deren Mund kleine Tuberkeln (*Tu*) sitzen; die Geschlechtsglocke wird später an deren Stiel hervorsprossen. Bezeichnungen wie Fig. 466. (Original)

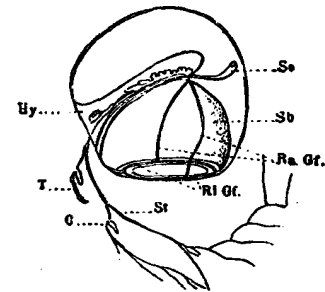


Fig. 468.

Fig. 468. SIPHONOPHORA — Einglockige Calycophora: *Sphaeronectes köllikeri* Huxley. Glatte, rundliche Oberglocke. Stammwurzel apical. Bezeichnungen wie Fig. 466. (Nach Chun)

logischen Verhältnisse. Aus rein praktischen Gründen ist die Siphonophore und ihre Eudoxie stets so zu orientieren, daß das Apicalorgan der ersteren, das Deckstück der letzteren oben ist, der Stamm mit seinen Anhängen senkrecht nach unten hängt. Die Ventralseite des Stammes ist jene Seite, welche die Cormidien und Unterglocken trägt, die Dorsalseite ihr entgegengesetzt. Diese Bezeichnungen sind, im Gegensatz z. B. zu CHUN und HUXLEY, direkt vom Stamm auf alle Teile zu übertragen, so daß das Ganze ein Ventral und Dorsal hat.

Wir besprechen nun getrennt das definitive Apicalorgan, den Stamm, die Unterglocken und die Cormidien mit den aus diesen hervorgegangenen Eudoxien.

Das definitive Apicalorgan ist, als einziges, stets in der Einzahl vorhanden, erhält sich normal zeitlebens, wird nie gewechselt, sitzt zu oberst am Stamm und ist eine dorsale Bildung, damit sämtlichen anderen Organen, auch den larvalen opponiert. Es ist der eigentliche Lebensträger, besonders in der

Jugend, und daher niemals vollständig rückgebildet. Gestalt, Größe und Bau sind sehr verschieden.

a) Die Oberglocke, das Apicalorgan der *Calycophoren* (Fig. 468, 462), ist sehr verschieden in Größe und Gestalt, bilateral symmetrisch, hochgewölbt, mit tiefer Schwimmhöhle (Subumbrella), glatt oder gezähnt, mit oder ohne Kanten und Fortsätzen. Die Schirmöffnung, der sog. Mund mit dem Velum, sieht immer nach unten und ist manchmal mit kleinen Tuberkeln und Pigmentflecken in unregelmäßiger Anordnung ausgestattet, ähnlich wie manche Unterglocken und Gonophoren (Fig. 467 b), die fälschlich als rudimentäre Tentakel und Sinnesorgane gedeutet werden. Der Stamm, der von verschiedener Länge ist, sitzt ventral auf der Außen-

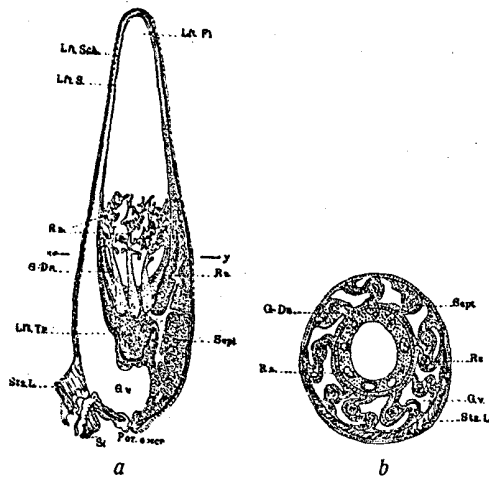


Fig. 469. SIPHONOPHORA — Pneumatophore der *Physonecten* (*Physophora hydrostatica* Forskål). Halbschematisch. a Längsschnitt: rechts Septum (Sept) mit Verzweigungen einer Riesenzelle (Rz); die Gasdrüse (G.Dr.) mit drei Riesenzellen dargestellt, die im Lufttrichter (Lft.Tr.) entspringen; Lft.Sch. Luftschirm; Lft.S. Luftsack; Lft.Fl. chitinige Luftflasche; G.v. Gefäßraum; Stz.L. Stützlamelle. b Querschnitt in der Richtung x...y von Fig. a mit den Septen. (Nach Chun)

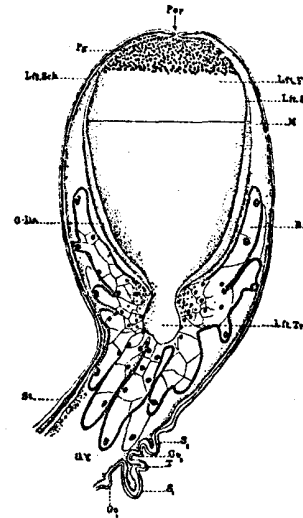


Fig. 470. SIPHONOPHORA — Pneumatophore der *Rhizophysen* (*Rizophysa filiformis* Forskål). Halbschematisch. Bezeichnungen wie Fig. 469. Pg pigmentierter Teil des Luftsackes; por apicaler Porus; M oberer Rand der Gasdrüse; Go Knospen für Geschlechts-trauben. (Nach Chun)

seite (Exumbrella) des Schirmes, höher oder tiefer, selten apical, und hängt neben der Glocke herab. Diese umgibt ihn, außer bei Galeolarien, mit einer unten offenen Scheide (Hydröcium), von Flügeln der Lateralseiten gebildet, die mehr oder weniger tief ist und verschiedene Form und Größe hat. Sie ist häufig unten zu einem Fortsatz verlängert (Fig. 462). Der Schirm ist meist sehr dick, hauptsächlich aus gallertreichem Stützgewebe gebildet, von Ektoderm ganz überzogen und mit einer kräftigen, quergestreiften, subumbrellaren Muskulatur versehen. Das Gefäßsystem besteht aus den vier Radialgefäßen, die sehr verschiedenen Verlauf haben, oft verzweigt sind, auch Anastomosen (Gefäßplatten) bilden können, und am Glockenrand in das Ringgefäß einmünden. Zwischen ihnen spannt sich die einheitliche Entodermmlamelle aus (Fig. 498). Sie entspringen aus dem Stielgefäß. Dieses geht aus dem Saftbehälter (Somatozyste, fälschlich auch Ölbehälter genannt) hervor und tritt höher oder tiefer (Fig. 462), selten apical (Fig. 468)

an die Subumbrella heran. Die Somatozyste ist ein erweiterter Gefäßast von sehr verschiedener Gestalt und Größe, einfach oder verzweigt, mit großen Saftzellen ausgekleidet und steht in Verbindung mit dem Stammkanal.

b) Die Pneumatophore, das Apicalorgan der Physophoren, ist eine meist radialsymmetrische Gasblase aus dem äußeren Luftschirm (Exumbrella) und dem inneren Luftsack (Subumbrella) bestehend, mit zwischenliegendem entodermalem Gefäßraum, der unten fast unmittelbar in den Stammkanal übergeht. Der Innenraum (Luftflasche) ist mit Gas gefüllt. Diese Gasblase ist umgekehrt orientiert wie die Oberglocke, aus der sie hervorgegangen ist, mit dem Schirmrand und dem, nur bei Anecten als Porus vorhandenen Mund nach oben

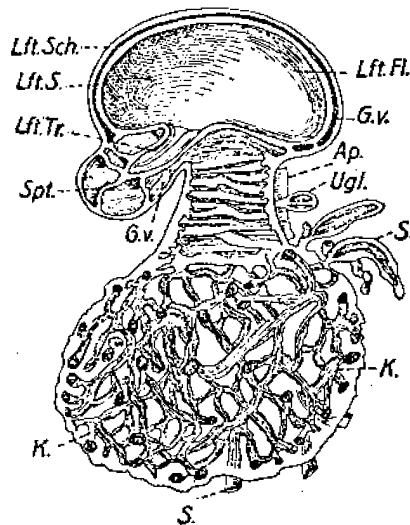


Fig. 471.

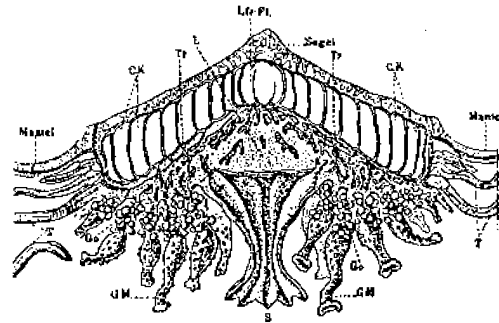


Fig. 472.

Fig. 471. SIPHONOPHORA — Pneumatophore der *Rhodaliiden* (*Angelopsis dilata* Bigelow). Bezeichnungen wie Fig. 469. Ap Apophysen abgefallener Unterglocken. Der Stamm ist verkürzt, außerordentlich verdickt, knorpelartig, von Kanälen (K) durchzogen. Die Pneumatophore ist stark erweitert. Der Lufttrichter und die Radialsepten (Spt) sind ganz verlagert (Haeckels Aurophore). (schematisiert nach Bigelow)

Fig. 472. SIPHONOPHORA — Pneumatophore von *Veella spirans* Forskål. Längsschnitt, Mantel und Tentakel zu beiden Seiten abgeschnitten. Bezeichnungen wie Fig. 469. C.K. konzentrische Kammern, von denen nach unten die Tracheen (Tr) abgehen; GM Genitalmagen, auf denen die Gonophoren (Go) sitzen. Erstere umgeben vielreihig, wie die unverzweigten Tentakel, den einzigen zentralen Saugmagen, über dem die große „Leber“ (L) sitzt. (Nach Haeckel)

gekehrt. Meist sitzt hier ein, gewöhnlich dunkler Pigmentfleck. Wo ein Porus vorhanden ist, befindet sich hier ein kräftiger Ringmuskel zu dessen Verschluß. Ein Velum fehlt. Der Bau ist kompliziert und sehr verschieden. Bei den typischen Physophoren (Fig. 469, 463) ist die Blase geschlossen und klein. Das Ektoderm des Luftsackes scheidet nach innen eine Chitinlamelle aus, welche die Luftflasche überzieht. Diese hat unten eine Einschnürung (Trichterpforte), die in den Lufttrichter führt, dessen Ektoderm die mehrschichtige Gasdrüse bildet. Letztere dringt in die Luftflasche vor, überkleidet ihren Basalteil und scheidet das Gasgemenge aus. Im Lufttrichter wurzeln auch die Riesenzellen, die, vielfach verzweigt, die Radialsepten durchsetzen, welche meist den Gefäßraum in Taschen teilen; die Riesenzellen dringen in die Luftflasche vor und enden hier entweder blind oder bilden ein Maschenwerk. Die Schirmgallerte ist meist zu

einer dicken, elastischen Stützlamelle im Luftschirm reduziert, dessen Muskulatur kräftig, jene des Luftsackes schwach entwickelt ist. Ein diffuser Nervenplexus wurde an beiden Schirmseiten festgestellt. Bei *Rhizophysen* (Fig. 470) ist die Pneumatophore meist sehr groß, mit apicalem Porus, ohne Septen, aber mit Riesenzellen, die wurzelartig den Gefäßraum erfüllen. Auf diese beiden Pneumatophoren lassen sich alle anderen zurückführen, so die Riesenblase der *Rhodaliidae* (Fig. 471), von *Physalia* (Fig. 511), bei der die Pneumatophore ganz in den blasenartig umgewandelten, stark verkürzten Stamm aufgenommen ist, die knorpelartige, in den horizontalen Mantel und das vertikale Segel zerfallende Pneumatophore von *Velella* (Fig. 464) usw. Einzelne Teile sind dabei auf Kosten anderer enorm erweitert, oder eigentümlich verlagert usf. Bei *Chondrophoren* ist die chitinige Luftflasche in konzentrische Kammern geteilt (Fig. 472), die nach unten verästelte Röhrchen (Tracheen) entsenden, welche die Saugmagen und Genitalmagen, an denen die Geschlechtsglocken sitzen, umspinnen. Diese Kammern münden bei *Porpita* durch schornsteinförmige Erhebungen nach außen.

Der Stamm, der bei *Calycophoren* immer relativ kurz ist, bei *Physophoren* dagegen eine außerordentliche Länge erreichen kann, ist hohl, oft gegliedert, sehr kontraktile mit kräftiger Längs- und Ringmuskulatur. Die elastische Stützlamelle bildet ein Skelettrohr mit radial angeordneten, senkrecht gestellten Platten (Septen) um den Zentralkanal (Fig. 473). Bei *Physophoren* liegt dieser exzentrisch, der Ventralseite genähert. Ganglienzellen finden sich überall zerstreut, Nesselzellen nur ausnahmsweise. Der Stamm ist einheitlich bei *Calycophoren*, lediglich aus dem Cormidienträger (Siphosom) bestehend, da nur die älteste Unterglocke direkt mit ihm verbunden ist. Bei *Physophoren* kommt proximal der Glockenträger (Nectosom) hinzu, da hier die Unterglocken dem Stamm alle direkt aufsitzen. Ihre Ansätze bilden auf ihm einen raupenartigen Längswulst. Jeder dieser Abschnitte trägt proximal die Keimzone der betreffenden Anhänge und verlängert sich von hier aus distalwärts, so daß letztere distal an Alter zunehmen. Bei manchen *Physophoren* kommt ein internodiales Wachstum hinzu, wobei Cormidien oder einzelne Anhänge selbständig in den Internodien entstehen können. Umgekehrt findet bei eudoxienproduzierenden *Calycophoren* eine ständige Kürzung des Stammes am Distalende statt durch Loslösung der untersten Cormidien. Die Anordnung der letzteren und der Glocken ist entweder Folge ihrer Genese, so z. B. die Opposition der Ober- und Unterglocke bei *Calycophoren*, oder sekundärer Einstellungen, unabhängig von ihrem Ansatz, wie bei den Unterglocken von *Hippopodius* und *Physophoren*, und hat nichts zu tun mit den, bei letzteren häufigen Spiralwindungen des Stammes. Dieser zeigt die verschiedensten Modifikationen. So ist bei *Rhizophysen*, *Chondrophoren* und *Physalia* das Nectosom mit den Unterglocken vollständig unterdrückt; er ist also wieder einheitlich wie bei *Calycophoren*. Er kann verkürzt oder verdickt, blasig erweitert sein (Fig. 511), von knorpelartiger Beschaffenheit (Fig. 471), zu einer Scheibe abgeplattet (Fig. 464) usf. Dementsprechend ist die Anordnung der Anhänge eine sehr verschiedene, z. B. konzentrisch bei *Chondrophoren*. Das Siphosom ist bei *Calycophoren* in die Hauptglocken vollständig zurückziehbar, bei *Physophoren* überhaupt nicht.

Die Unterglocken unterscheiden sich wesentlich von der Oberglocke in 3 Punkten: 1. sie erhalten ständigen Ersatz durch nachrückende Glocken von identischer Gestalt, die die älteren verdrängen (*Diphyidae superpositae*) oder

sich in geringer (*Praya*) oder größerer Zahl (*Hippopodius*, *Physophoren*) neben ihnen erhalten; 2. sie sitzen ventral, also dem definitiven Apicalorgan primär opponiert, und gehen direkt (*Physophoren*) oder, mit Ausnahme der ersten, indirekt (*Calycophoren*) aus einer selbständigen Knospe, die als Ventraalknospe zu bezeichnen ist, hervor, neben oder über der Stammknospe, der Mutterknospe für die Cormidien; 3. sie fehlen den primitivsten und höchsten Siphonophoren und können alle Stufen der Rückbildung, bis zur vollständigen Unterdrückung zeigen; so sind sie bei manchen Arten zu Deckblättern (Hauptdeckblättern) reduziert.

Die Unterglocken sind sehr verschieden in Größe und Gestalt, mit gallertreichem Schirm, bei *Physophoren* einfacher gebaut als bei *Calycophoren*, da sie

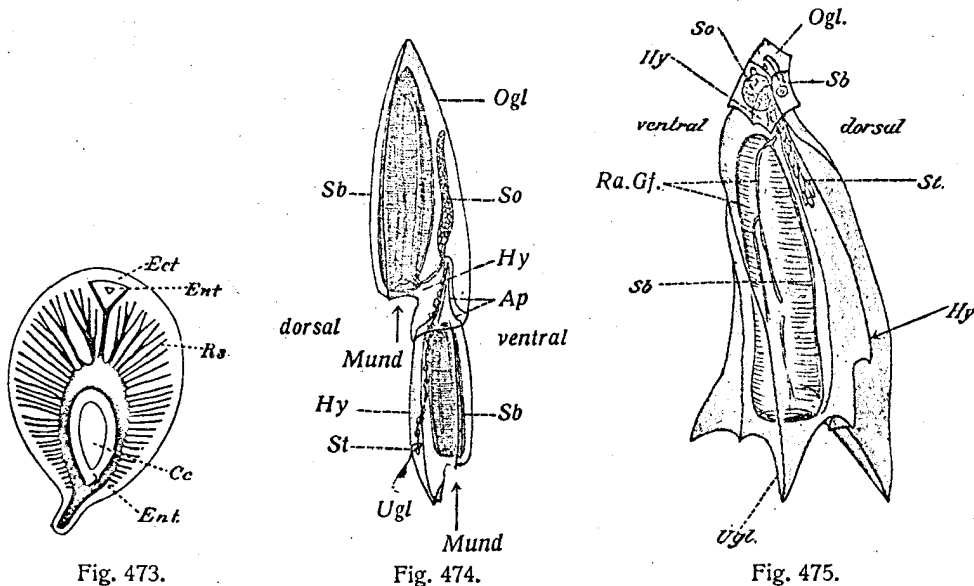


Fig. 473.

Fig. 474.

Fig. 475.

- Fig. 473. SIPHONOPHORA — Querschnitt durch den Stamm einer Physonecte: *Forskalia*. Cc Zentralkanal; Ect Ektoderm; Ent Entoderm; Rs Radialsepten der Stützlamelle. (Nach Schaeppi)
- Fig. 474. SIPHONOPHORA — Zweiglockige Calycoptere: *Diphyes sieboldi* Kölliker. Ober- und Unterglocke ähnlich, kantig; das Hydröcium der letzteren ist geschlossen
- Fig. 475. SIPHONOPHORA — Zweiglockige Calycoptere: *Abylopsis pentagona* Quoy & Gaimard. Oberglocke ganz klein, prismatisch, schief auf der riesigen, hochgradig asymmetrischen Unterglocke sitzend

dort nur zum Schwimmen, nicht auch als Schutz für die Cormidien dienen. Bei Calycopteren (Fig. 466a) gleichen sie im allgemeinen der Oberglocke (Fig. 474), wenn sie auch von der zugehörigen erheblich abweichen können (Fig. 475), indem sie hochgewölbt sind, mit tiefer Subumbrella, glatt oder gezähnt, mit oder ohne Kanten und Fortsätzen. Allerdings sind sie hier asymmetrisch, außer bei *Galeolarien*, infolge der Ausbildung eines mehr oder weniger komplizierten, offenen oder durch Klappen verschlossenen, röhren- oder taschenförmigen Hydröciums als Schutz für den Stamm mit den Cormidien. Bei *Physophoren* (Fig. 466b) sind sie niedrig, mit kleiner Subumbrella, mehr oder weniger abgeplattet und bilateral symmetrisch, das Hydröcium einfach, rinnenförmig (Fig. 463b). Der Mund mit dem Velum sieht hier statt nach unten mehr ventralwärts. Der entgegengesetzten Genese der Unterglocken entsprechend, sitzt alles umgekehrt wie bei der Oberglocke, die Subumbrella ventral, das Hydröcium dorsal. Die Verbindung mit

dem Stamm vermittelt ein Stiel (Apophyse), der sehr verschiedene Länge hat, bei den meisten *Calycophoren* einen einfachen, unbeweglichen Zweig des Stammes darstellt, mit einem zentralen Gefäß, bei *Praya*, *Hippopodius* und *Physophoren* dagegen beweglich und breit ist, mit Muskulatur und Nerven versehen. Die Glockenzahl ist sehr verschieden, 1–2 bei *Diphyiden*, bis zu mehreren hundert bei *Physophoren*, was in verschiedenster Weise zu gegenseitigen Anpassungen führt. Bei *Calycophoren* wird bei Vorhandensein mehrerer Glocken (*Hippopodius*) ein falscher Stamm (Pseudonectosom) aus den gemeinsamen Apophysen gebildet, der indirekten Entstehung dieser Unterglocken aus der Ventralknospe entsprechend. Die Unterglocken sind die einzigen Anhänge, die sich nie selbständig vermehren, sondern immer aus der Ventralknospe entstehen.

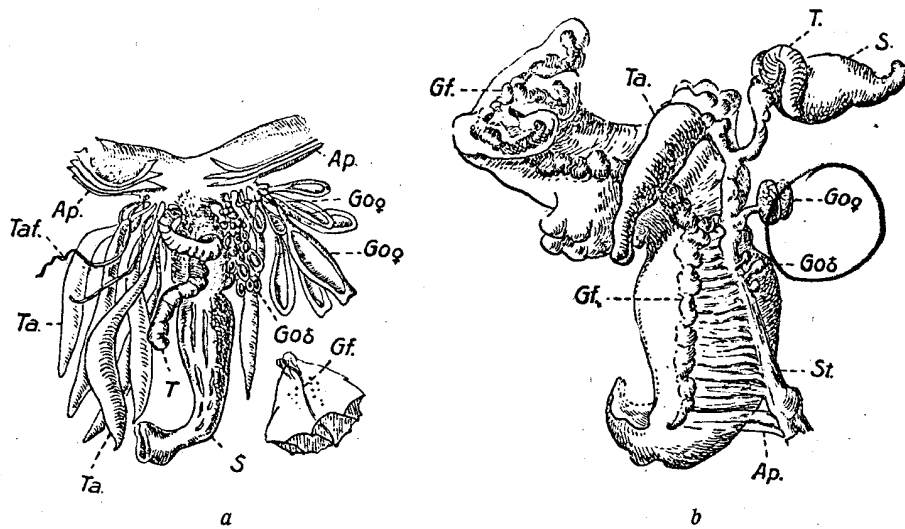


Fig. 476. SIPHONOPHORA — Zwei Cormidien von Physophoren.
 a *Agalma okeni* Eschscholtz. Ein Saugmagen mit Basalteil des Tentakels, viele Taster mit Tastfäden (Taf.), eine weibliche (Go♀) und eine männliche (Go♂) Gonophorentraube; von den Deckblättern sind nur die Apophysen angegeben. Rechts loses Deckblatt mit Gefäß. (Nach Bigelow)
 b *Steleophysema aurophora* F. Moser. Ein einziges Deckblatt mit verzweigtem Gefäß, ein Saugmagen und ein Taster auf gemeinsamem Stiel. Zwei polyovone Gonophoren (Go♀) und männliche Gonophoren (Go♂) auf dem Stiel des Cormidiums (St). (Original)

Die Cormidien sind eine Vereinigung von mindestens zwei verschiedenen Anhängen, fast ausnahmslos in größerer Zahl (durch größere oder kleinere Zwischenräume getrennt) vorhanden, gestielt oder ungestielt. Bei *Calycophoren* sind sie in regelmäßigen Abständen aufgereiht, alle von gleicher Beschaffenheit, und bestehen aus dem Saugmagen mit Tentakel, den Geschlechtsglocken, deren Zahl hier immer relativ gering ist, und dem Deckblatt (Fig. 467 a); eine sterile Gonophore (Spezialschwimglocke) kommt bei einzelnen *Diphyiden* hinzu (Fig. 467 b). Bei *Hippopodius* fehlen die Deckblätter und den untersten Cormidien merkwürdigerweise die Gonophoren. Bei *Physophoren* (Fig. 476) erfahren die Cormidien eine große Vermehrung und hochgradige Modifikationen 1. durch mehr oder weniger starke Vervielfältigung einzelner oder aller Teile, indem die Urknospe, die Mutterknospe für die Gonophoren jedes Cormidiums, eine gesteigerte Produktionskraft erhalten kann, ähnlich der Ventralknospe, und auch jene bei *Calycophoren* nur in der Einzahl vorhandenen Anhänge, nämlich das Deckblatt und der Saugmagen

mit ihren Abkömmlingen, sich selbständig vermehren können; 2. durch einschneidende Umwandlung aller Teile, die namentlich beim Geschlechtsapparat zu merkwürdigen Gestaltungen führt; so kommen die verschiedenartigen Taster, die oft sehr eigentümlich gebauten Geschlechtstrauben usf. zustande; 3. durch allgemeine oder lokale Reduktion gewisser Teile, z. B. der Deckblätter, die überhaupt oder nur gewissen Cormidien fehlen können; 4. durch graduelle Auflösung der Stammknospe, so daß ein Teil der Cormidien oder ihrer Komponenten selbständig und direkt auf der ganzen ventralen Stammseite hervorsprossen können. Es können auch neue Cormidien an den Stielen der alten entstehen, wodurch diese zu selbständigen Keimzonen für Cormidien werden. Schließlich verschwindet die Stammknospe ganz. Alles das ergibt die merkwürdigsten Kombinationen, oft wechselnd am gleichen Stamm: Cormidien mit vielen Saugmagen, oder einer Brut Taster neben dem einzigen Saugmagen; letzterer und die Gonophoren können ganz fehlen und statt dessen eine Tasterbrut mit Deckblattbrut ein Taster-

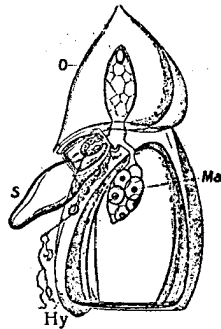


Fig. 477. SIPHONOPHORA — Eudoxie von *Muggiaea kochi* (Will) mit helmförmigem Deckstück aus einem kragenartigen Deckblatt hervorgegangen. Zwei weibliche Gonophoren und die Anlage einer dritten (nicht Blastostyl!) an ihrem Stiel.
(Nach Chun)

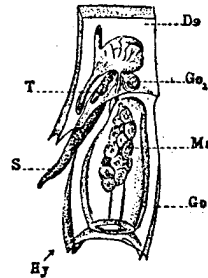


Fig. 478. SIPHONOPHORA — Eudoxie von *Abylopsis pentagona* Quoy & Gaimard. Deckstück kubisch mit komplizierter Phylozyste, aus einem einseitig entwickelten Deckblatt hervorgegangen. Eine Geschlechtsglocke mit der Anlage der zweiten an ihrem Stiel. Der Tentakel ist kontrahiert. (Nach Gegenbaur)

cormidium bilden; hierzu kann eine Gonophorenbrut kommen (Gonophorencormidium). Einzelne Teile, namentlich die Gonophoren, können isoliert oder mit einer Brut Nachkommen auftreten. Selbst nahe Verwandte zeigen hierin die größten Unterschiede. Eine besondere Eigentümlichkeit ist die Eudoxienbildung der *Calycophoren*: die untersten Cormidien reißen sich, wenn sie dazu reif sind, sukzessive los, um einige Zeit ein selbständiges Leben zu führen und die Geschlechtsprodukte dabei zur Reife zu bringen. Der Lostrennung geht eine Metamorphose des Deckblattes bei allen jenen Arten voraus, bei denen dieses blattartig ist und den Stamm kragenförmig umgibt (Fig. 467a), indem durch mächtige Gallertentwicklung und Bildung eines größeren Saftbehälters (Phylozyste) ein komplizierter Gallertkörper, das Deckstück der Eudoxie entsteht (Fig. 477). Zugleich wächst die Gonophore zum Schwimm- und Tragorgan der letzteren heran. Bei jenen Arten dagegen, deren Deckblatt von Anfang an ein kompakter Körper wie ein Deckstück ist und sich einseitig am Stamm entwickelt (Fig. 467b), findet die Umwandlung kontinuierlich, hauptsächlich durch allgemeine Vergrößerung statt (Fig. 478). Neben der ersten Gonophore wachsen weitere heran, die später die

älteren verdrängen, so daß nie mehr als zwei größere gleichzeitig neben den Knospen angetroffen werden.

Die einzelnen Teile der Cormidien und Eudoxien besprechen wir getrennt.

Die Deckblätter (Fig. 467, 476) sind durchsichtig, teils zart blattförmige, teils kompakte, oft knorpelartige Körper von sehr verschiedener Gestalt und Größe, mit einem Saftbehälter (Phylozyste). Dieser kann einfach, gefäßartig sein, oder blasig, verästelt usw. Die Deckblätter sind ganz von Ektoderm überzogen und häufig mit verstreuten oder zu Paketen vereinigten Nessel- und Sinneszellen ausgestattet. Die Stiele (Apophysen) sind einfach, wie bei *Diphyidenglocken*, oder breit, beweglich, mit Muskulatur und Nervelementen versehen wie bei *Physophorenglocken*. Bei *Calycophoren* sind sie stets nur in der Einzahl vorhanden, bei *Physophoren* meist sehr vermehrt und können hier den Stamm vollständig umhüllen. Jedenfalls sind sie aus Gonophoren, nicht aus Saugmagen hervorgegangen.

Die Saugmagen (Siphon) sind muskulöse Schläuche von oft erstaunlicher Größe mit vier mehr oder weniger entwickelten Abschnitten: einem Stiel, dem dickwandigen Magensack mit dickem Nesselpolster, dem dünnwandigen Hauptmagen mit zahlreichen entodermalen Drüsen, meist zu „Leberstreifen“ von oft rostbrauner Farbe vereinigt, welche die Verdauung besorgen, und dem kontraktile, rüsselförmigen Endabschnitt mit der Mundöffnung. Hier finden sich meist Sinnes- und Nesselzellen in großer Zahl. Manche Physophoren haben lange Zotten im Inneren. Bei Chondrophoren (Fig. 472, 496) ist eine umfangreiche, schwärzliche „Leber“ über dem Saugmagen und den Genitalmagen vorhanden, von zahlreichen, vielfach verästelten Kanälen durchzogen, in denen die Nahrungsfüssigkeit zirkuliert. Der Fangfaden (Tentakel), nach seiner Genese ein Teil des Saugmagens, sitzt meist auf dessen Stiel, seltener auf dem Magensack, ausnahmsweise (*Physalia*) selbständig am Stamm. Er ist ein dünner, muskulöser Schlauch von oft enormer Länge, mit zahlreichen Seitenfäden (Tentillen), die je in einen Nesselknopf enden. Ausnahmsweise fehlen die Äste mit den Nesselknöpfen oder auch nur letztere. Bei *Chondrophoren* sind die Fangfäden tasterartig, ohne Seitenfäden und Nesselknöpfe bei *Veella*, mit kurzen Seitenfäden und dicken, kugeligen Nesselknöpfen bei *Porpita*; sie bilden bei letzteren konzentrische Kreise um den einzigen Zentralmagen.

Die Taster (Palponen) (Fig. 476), den Saugmagen ähnlich, meist ohne Mundöffnung, finden sich an den verschiedensten Stellen des Stammes, oft in außerordentlicher Zahl. Sie sind schlanke, dünnwandige, sehr kontraktile Schläuche mit kräftiger Muskulatur, gestielt oder ungestielt. Nesselzellen sind besonders am Distalende dicht angehäuft. Zotten können im Innern vorkommen (*Physalia*). Meist sitzt an der Basis ein fadenförmiger, immer unverzweigter Tastfaden mit vielen, zerstreuten Nesselzellen. Die Taster stehen mit dem Stamnkanaal in direkter oder indirekter Verbindung und können sich oft von diesem durch kunstvolle Vorrichtungen abschließen. Sie sind wahrscheinlich verschiedener Herkunft. Neubildungen sind offenbar die kleinen Taster zwischen den Hauptglocken von *Apolemia*. Unter *Calycophoren* kommen Taster nur bei *Stephanophyes*, deren Stellung noch zweifelhaft ist, vor; unter *Physophoren* fehlen sie fast nur den *Chondrophoren*. Stellung und Anordnung ist sehr verschieden.

Die Genitaltaster (Fig. 482, 484) stehen immer in Verbindung mit den Genitaltrauben und sind sehr wahrscheinlich durch Erweiterung und Umwandlung des Stielendes und der Seitenäste der letzteren entstanden, ähnlich wie die Genitalmagen der *Chondrophoren* (Fig. 472), die hier die Gonophorenträger sind, aus den Traubenstielen hervorgegangen zu sein scheinen. Jedenfalls werden sie fälschlich als rückgebildete Polypen gedeutet. Erstere haben nie (?) eine Mundöffnung, gleichen den anderen Tastern, können auch im Inneren Zotten haben, besitzen häufig Tastfäden und kommen den meisten *Physophoren* zu. Letztere gleichen sehr den Saugmagen, sind jedoch einheitlich und haben keine Tentakel oder Tastfäden. Die „Gallertpolypoide“ (Fig. 484) an den Genitaltrauben der *Rhizophysen* und *Physalien* gehören jedenfalls hierher.

Außerdem finden sich noch verschiedene, eigentümliche Bildungen bei *Physophoren*, deren Funktion, Genese und morphologische Bedeutung unbekannt ist, so weiße kontraktile Kolben mit braunen Warzen bedeckt zwischen den Saugmagen von *Apolemia*, kontraktile Schläuche an der Basis der Tentakel (Tentakelbläschen) von *Physalia*, gestielte, über das ganze Siphosom verstreute Ölbläschen bei *Pyrostephos* usw.

Die Gonophoren sind nie polypoiden Ursprungs, da Polypen und damit ihre Abkömmlinge noch ganz fehlen. Es fehlen daher auch Blastostyle, ebenso eine „mit Geschlechtsprodukten erfüllte, zeitlebens sich erhaltende Urknospe“, die bei *Calycophoren* sukzessive die Gonophoren abschnüren und nachträglich an diese die Geschlechtsprodukte abgeben soll; sie wird als sehr reduziertes Blastostyl gedeutet. Die diesbezüglichen Angaben (z. B. CHUNS) beruhen auf falscher Deutung der betreffenden Befunde. Die Urknospe, d. h. die erste, knospenförmige Anlage sämtlicher Gonophoren eines Cormidiums, wandelt sich bei *Calycophoren* restlos zur ersten Gonophore um, einerlei ob diese zu einer Geschlechtsglocke oder Spezialschwimglocke wird, ebenso wie die zugehörige Ventralknospe unter der Stammwurzel sich restlos zur ersten Unterglocke umwandelt.

Die typischen und ursprünglichsten Gonophoren sind jene der *Calycophoren* (Fig. 477, 478). Sie sind als halbsessil zu bezeichnen, da sie gute Schwimmer sind, sich jedoch nicht selbst ernähren und daher, ähnlich den losgerissenen Unterglocken, nur begrenzte Zeit ein selbständiges Leben führen können; bei den Eudoxien produzierenden Formen sind sie auf den zugehörigen Saugmagen angewiesen. Sie sind hochgewölbte, bilateral- oder asymmetrische Glocken, mehr oder weniger ähnlich den zugehörigen Unterglocken, aber mit subumbrellarem Klöppel (Manubrium), der die Geschlechtsprodukte enthält und zur Reife bringt. Der Klöppel ist zapfenförmig, unten geschlossen, mit zentralem Gefäß, das oben mit den vier Radialgefäßen vom Stielgefäß entspringt. Eine apicale Apophyse verbindet die Gonophoren mit dem Stamm, dem sie meist direkt aufsitzen. Die Orientierung ist die gleiche wie bei den Unterglocken, der ebenfalls ventralen Entstehung entsprechend. Ausbildung und Größe sind sehr verschieden; bei den niedrigen *Calycophoren* relativ klein, einfach, generisch wenig differenziert, mit offenem, rinnenförmigem Hydröcium (Fig. 477) erreichen sie bei den höheren z. T. eine erstaunliche Größe und Ausbildung, selbst mit überdachtem Hydröcium.

Bei den meisten *Physophoren* und auch bei *Hippopodius* (Fig. 479) sind die Gonophoren zu Gemmen herabgesunken und daher sessil; sie haben ihre Schwimm-

fähigkeit mehr oder weniger eingebüßt; z. T. können sie sich nur noch mittels ihres Wimperüberzuges fortbewegen und zeigen alle Grade der Rückbildung. Diese kann so weit gehen, daß der Schirm dem Manubrium ganz anliegt, der

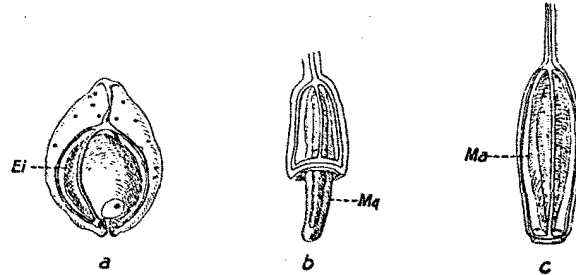


Fig. 479. SIPHONOPHORA — 3 Gemmen: a *Forskalia leuckarti* Bedot, ein Ei (monovon); b *Hippopodius luteus* Quoy & Gaimard, männlich. (Original) c *Agalma okeni* Eschscholtz, männlich. (Nach Bigelow)

Mund spät oder gar nicht durchbricht, und das Kanalsystem teilweise unterdrückt ist (*Rhizophysa*, *Physalia*). Die meisten Gemmen sind aber noch wohl ausgebildet, wenn auch klein, ganz einfach gebaut, radial symmetrisch, generisch kaum differenziert, mit engem Schirm, der vom Klöppel mehr oder weniger ausgefüllt ist und sogar unten aus dem Mund hervorragen kann. Sporosacs, d. h. einfache Säckchen die sich, als höchster Grad der Rückbildung, ohne Glocken-

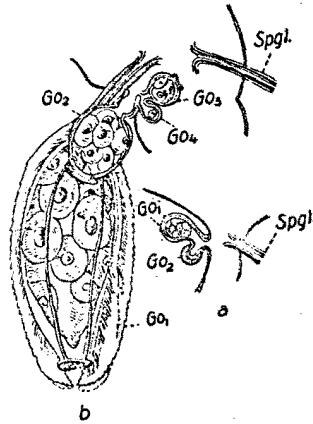


Fig. 480. SIPHONOPHORA — Weibliche Gemmen von Eudoxien mit Spezialschwimglocke (*Diphyes dispar* Chamisso & Eysenhardt). Letztere (*Spgl.*) ist nur durch ihren Stiel angedeutet. a aus einem jungen Cormidium: 2 Gemmen (Geschlechtsglocken) sind angelegt; b aus einer ausgewachsenen Eudoxie: 2 weitere polyovone Gemmen sind hinzugekommen. (Original)

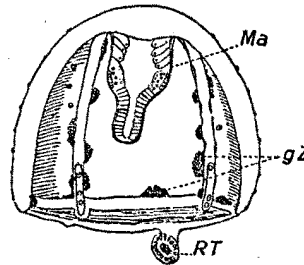


Fig. 481. SIPHONOPHORA — Junge *Chrysomitra* von *Veella*. Geschlechtsprodukte sind noch nicht angelegt. Es ist die am höchsten entwickelte Siphonophoren-Gonophore, die schon fast zu einer Anthomeduse geworden ist; noch fehlt dem Manubrium die Mundöffnung, und Randtentakel (*RT*) sind erst 1–2 als Stummel angedeutet. Die Ernährung besorgen gelbe Zellen (*gZ* Zoochlorellen). (Nach Metschnikoff)

pfropf oder Glockenkern entwickeln, sind dagegen noch nicht nachgewiesen worden. Umgekehrt kann die Schwimffähigkeit der Gonophoren durch Unterdrückung des Klöppels und höhere Ausbildung des Schirmes gesteigert werden. Das ist bei den sog. Spezialschwimglocken (Fig. 467b) der Fall; diese kommen nur bei einigen *Diphyiden*, vielleicht auch bei *Rhizophysen* und *Physalien* (?) vor. Sie

gehen bei ersteren immer als erstes aus der betreffenden Urknospe hervor. Sehr bedeutsam ist, daß die zugehörigen Geschlechtsglocken immer zu Gemmen herabgesunken sind (Fig. 480) zugunsten einer rascheren und besseren Entwicklung der Geschlechtsprodukte und des Klöppel.

Bei *Chondrophoren* erhalten die Geschlechtsglocken die höchste Ausbildung, so daß sie fast Anthomedusen entsprechen, nur hat das Manubrium noch keine Mundöffnung, Sinnesorgane fehlen und die Randtentakel sind erst durch ein bis zwei kleine Tentakelstummel angedeutet (*Chrysomitra*, Fig. 481). Diese Gonophoren reißen sich sehr früh los und bringen die Geschlechtsprodukte sehr spät zur Anlage und Entwicklung. Sie können sich lange am Leben erhalten durch die ihnen vom Muttertier mitgegebene Nahrung, gelbe Zellen (Zoochlorellen), die in Paketen zu beiden Seiten der Radialgefäße sitzen, allmählich zerfallen und dann resorbiert werden. So sind diese Gonophoren fast freilebend und bilden eine direkte Vorstufe der echten Genitalmedusen. Sie bereiten den Generationswechsel und die Koloniebildung vor. Deshalb bezeichne ich die Gonophoren der Siphonophoren als Protomedusen.

Die Gonophoren sind immer eingeschlechtlich. Bei *Calycophoren* sind die weiblichen Gonophoren stets polyovon. Bei Physophoren sind sie z. T. auch monovon, wobei die polyovonen Gonophoren meist die Keimstätte der letzteren bilden, indem sie sie hervorbringen und nachträglich die Eier an sie abgeben (Fig. 482), bis sie ganz in ihnen aufgegangen sind. Beide, polyovone und monovone Gonophoren können aber auch selbständig, sogar unabhängig von der Urknospe entstehen, z. B. am Stamm oder am Cormidienstiel oder am Stiel der polyovonen Gonophoren, und bringen in diesem Fall die monovonen Gonophoren die Eier selbst hervor (Fig. 483).

Die reifen Geschlechtsprodukte gelangen nach außen durch Platzen des Manubriums. Die Befruchtung findet erst nachher statt. Die Eier sind dotterreich, die Spermatozoen mit einem stecknadelförmigen Kopf versehen.

Die Geschlechtsverhältnisse sind sehr kompliziert, namentlich bei *Physophoren*, und vielfach noch ungeklärt. Die Zahl der Gonophoren steht immer in umgekehrtem Verhältnis zur Höhe ihrer Ausbildung, die ihrerseits in engstem Zusammenhang mit der Ausbildung der Schwimmsäule oder Unterglocke und dem Vorhandensein von Spezialschwimglocken steht. Bei den meisten *Physophoren*, wie bei *Hippopodius*, mit ihren hochausgebildeten Schwimmsäulen und der Reduktion der Gonophoren zu Gemmen, findet dementsprechend eine starke Vermehrung der letzteren statt und bilden sie mehr oder weniger verästelte Trauben in jedem Cormidium, die z. B. bei *Physalia* eine erstaunliche Größe erreichen. Bei *Chondrophoren* sinkt ihre Zahl wieder entsprechend herab. Bei *Calycophoren* verdrängen die jüngeren Gonophoren die älteren, so daß selten mehr als 4—6 an einem Cormidium oder einer Eudoxie angetroffen werden. Bei *Hippopodius* und den meisten *Physophoren* erhalten sie sich dagegen wie die Unterglocken zeit lebens nebeneinander. Ihr Alter ist dabei verschieden, da immer neue nachsprossen, außer bei *Rhizophysen*. Bei *Physophoren* sind an den Trauben meist Genitaltaster vorhanden, in verschiedener Zahl und Anordnung: basal, apical, zerstreut usw. Diese können sich ihrerseits durch Knospung vermehren (Fig. 482). Sie fehlen z. B. bei *Apolemia* und den *Rhodaliiden*. Die Stiele der Cormidien, wie auch die Internodien, können zu Keimstätten für isolierte Gonophoren oder Gonophoren-

trauben werden. Nächste Verwandte zeigen hierin oft die allerverschiedensten Verhältnisse. So sitzt z. B. bei *Halistemma rubrum* METSCHNIKOFF, ähnlich wie bei Rhizophysen, je eine Gonophorentraube zwischen zwei Saugmagen, nur ist diese nicht zweigeschlechtig (monöcisch) wie dort, sondern weiblich und die männlichen Gonophoren sind über das ganze Siphosom verstreut, einzeln oder zu Büscheln vereint. Bei *Physalia* stehen die Trauben in Verbindung mit den Saugmagen, den Tentakeln und eigentümlichen „Tentakelbläschen“; diese Cormidien zeigen keinerlei Gesetzmäßigkeit in ihrer Anordnung. Bei *Chondrophoren* wiederum sitzen die

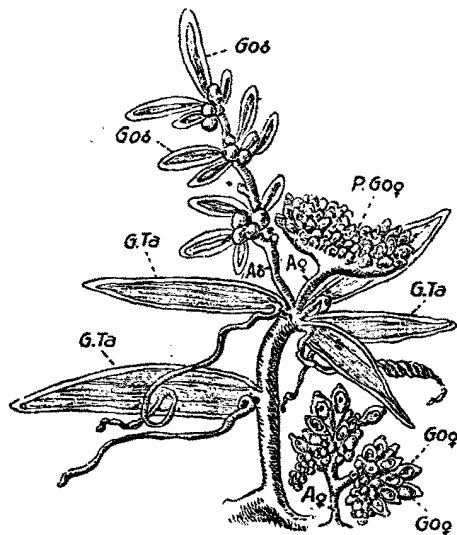


Fig. 482. SIPHONOPHORA — Geschlechtstraube von *Forskalia leuckarti* Bedot, mit zahlreichen Genitalastern (G.Ta) am Traubenstiel. Dessen einer Ast (Aq) trägt die zweiteilige polyovone Gonophore (P.Goq), aus der die monovonen Gonophoren (Goq) hervorsprossen, der zweite (Aq) die quirlartig geordneten männlichen Gonophoren (Goq). Zwei Quirle sind nur durch ihre Stiele (*) angedeutet. Rechts unten eine ältere, polyovone Gonophore, die vollständig in die monovonen aufgegangen ist. (Original)

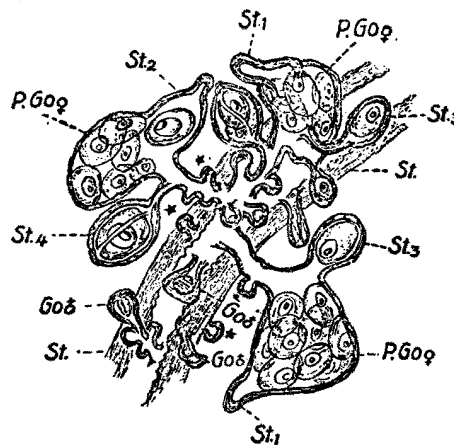


Fig. 483. SIPHONOPHORA — Gonophoren von *Steleophysema aureophora* Moser. Auf dem Stiel des Cormidiums (St) drei polyovone Gonophoren (P.Goq), aus denen Knospen hervorsprossen (Stadium 1 = St₁), in welche die Eier hinüberwandern (Stadium 2 = St₂); so entstehen die monovonen Gonophoren (St₃, 4). Neue Gonophoren (*) entstehen aber auch am Stiel der, polyovonen oder direkt am Stiel des Cormidiums. Diese sind z. T. männlich (Goq) und sprossen ihrerseits am Stiel neue männliche Gonophoren. Etwas schematisiert. (Original)

Gonophoren in Büscheln am Proximalabschnitt der Genitalmagen, die in Kränzen um den zentralen Saugmagen unter den Tentakelkränzen angeordnet sind (Fig. 472).

Die Geschlechtsverteilung scheint ganz regellos zu sein. Selbst bei nahe Verwandten unter *Calycophoren* findet man sowohl monöcische wie diöcische Kolonien und Cormidien, wobei im ersten Fall das Geschlecht regelmäßig oder unregelmäßig am Stamm wechseln kann. So sollen bei *Hippopodius* auf eine weibliche Gonophore zwei männliche kommen (?). Bei *Physophoren* ist nur *Apolemia* diözisch, vielleicht auch *Rhizophysa* und *Physalia* (?). Ihre Cormidien sind, wie die Trauben selbst, teils monözisch, teils diözisch. Männliche und weibliche Gonophoren haben dabei die verschiedenste Anordnung, so daß sie bald am gleichen Aste in verschiedener Verteilung vorkommen, bald auf verschiedene Äste verteilt sind. Es können auch eine männliche und eine weibliche Traube

dicht nebeneinander sitzen oder auf gemeinsamem Stiel. Sehr eigentümlich sind die Verhältnisse bei *Rhizophysen* und *Physalien* (Fig. 484). Hier trägt jeder Ast eine größere Anzahl Gemmen, die stark rückgebildet sind, ein bis zwei Genitaltaster und eine hochausgebildete Glocke an langem Stiel, deren Manubrium nur angedeutet ist. Nach einer Auffassung sind diese Gemmen alle männlich, die Glocken weiblich, und sollen die Eier erst nach Lostrennung zur Anlage bringen. Nach anderen sind die Kolonien diözisch, ihre Gemmen also männlich oder weiblich, während die Glocken Spezialschwimglocken seien. Ein Geschlechtsdimorphismus fehlt bei Siphonophoren vollkommen.

Ent-
wickelungs-
geschichte.

Die Entwicklung, über die noch relativ wenig bekannt ist, ist bemerkenswert durch sechs Tatsachen: 1. scheint eine Blastula und Gastrula nur den höchsten

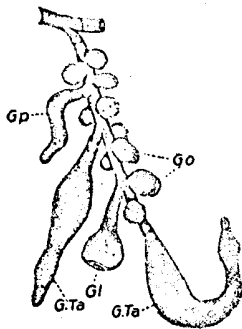


Fig. 484.

Fig. 484. SIPHONOPHORA — Ein Ast der Genitaltraube von *Rhizophysa* Péron u. Lesueur mit Gonophoren, Genitaltastern (G-Ta) „Gallertpolypoid“ (Gp) und Glocke (Gl). (Nach Steche)

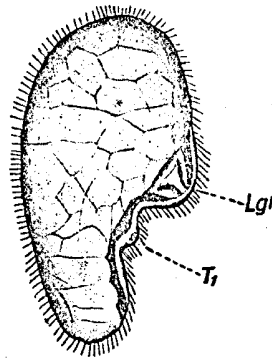


Fig. 485.

Fig. 485. SIPHONOPHORA — Fruchthof einer Calyophorenplanula (*Galeolaria quadrivalvis* Lesueur) mit Anlage der Larvenglocke (Lgl) und des Tentakels; jene des Saugmagens ist noch nicht erfolgt. (Nach Metschnikoff)

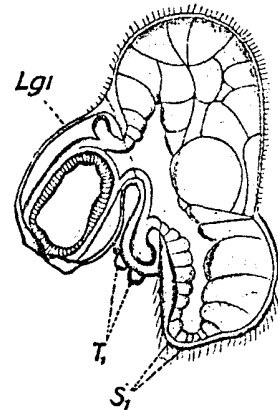


Fig. 486.

Fig. 486. SIPHONOPHORA — Weiter fortgeschrittenes Larvenstadium einer Calyophore (*Galeolaria quadrivalvis* Lesueur); die Larvenglocke (Lgl) ist bereits deutlich als solche zu erkennen, der Saugmagen angelegt. (Nach Metschnikoff)

Siphonophoren zuzukommen; 2. entwickeln sich die meisten Calyophorenglocken durch den Vorläufer des Glockenkernes, den Glockenpfropf, der bei Physophoren ganz verschwunden zu sein scheint; 3. besitzt nur der primitivere Teil beider Ordnungen echte Larven mit einem hinfalligen, larvalen Apicalorgan: Larvenglocke oder larvales Deckstück; bei den höheren ist dieses ganz unterdrückt; 4. kann bei Physophoren das larvale Apicalorgan, wie die meisten anderen Organe, durch selbständige Knospung eine Vervielfältigung erfahren; 5. haben die Physophoren Larvennebenorgane in Form larvaler Tentakel, die sich sogar zeitlebens erhalten können; 6. eine topographische Wanderung der Keimzellen findet jedenfalls bei Calyophoren nicht statt, sondern diese entstehen in den Gonophoren selbst, offenbar aus den Zellen der Gonophorenschichten, nicht aus interstitiellen, zwischen diese eingesprengte Zellen: ob sie dabei ektodermaler oder entodermaler Herkunft sind, ist strittig.

Reife Eier haben nie (?) ein Keimbläschen. Die Furchung ist eine totale, äquale, indeterminierte, mit Zweiteilung einsetzend. Blastula und Gastrula scheinen

außer bei Chondrophoren zu fehlen und ist der Ausgang der Keimblattbildung die mehrschichtige, echte Morula. Diese bedeckt sich mit Cilien. Die oberste Schicht sondert sich (Delamination) als Ektoderm entweder gleichzeitig an der ganzen Eioberfläche ab, oder zuerst aboral oder ventral, nie oral. Die Entodermis folgt nach, ebenfalls zuerst aboral oder ventral. Hier beginnen auch stets die ersten embryologischen Veränderungen durch Bildung des Fruchthofes. Dieser wird zu einer hügelartigen Vorrangung der oval-, birn- oder spindelförmig gewordenen Planula.

Als erstes knospt am Fruchthof (Fig. 485) das larvale Apicalorgan: die Larvenglocke (Fig. 486) oder das larvale Deckstück (Fig. 487) hervor. Der Saugmagen mit Tentakel folgt erst später, und zwar am Oralpol, außer bei jenen wenigen Physophoren wie *Athorybia*, die einen Dottersack haben. Hier sproßt

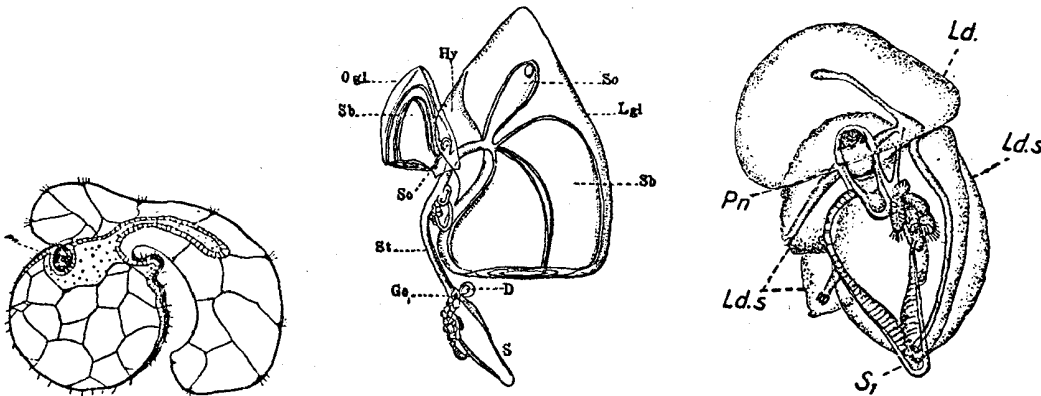


Fig. 487.

Fig. 488.

Fig. 489.

Fig. 487. SIPHONOPHORA — Larvenstadium von Physophorae (*Agalma*) mit larvalem Deckstück oben, daneben dorsal die Anlage der Pneumatophore (*Pn*) und ventral des ersten Tentakels. Der Saugmagen ist noch nicht angelegt. (Nach Woltereck)

Fig. 488. SIPHONOPHORA — Larvales Zweiglockenstadium von *Muggiaea kochi* (Will) mit der großen Larvenglocke, ventral, und der definitiven Oberglocke, dorsal. Cormidien ventral wie die Larvenglocke. (Nach Chun)

Fig. 489. SIPHONOPHORA — Älteres Larvenstadium von Physophorae (*Agalma elegans* Sars) mit sekundären, larvalen Deckstücken (*Ld.s*) unter dem primären Deckstück (*Ld*) und über der Pneumatophore. (Nach Metschnikoff)

er nachträglich ebenfalls am Fruchthof. Daraus folgt, daß die Planula nicht selbst zum Saugmagen wird, wie von manchen Seiten behauptet, sondern dieser ebenso ihr Produkt ist wie das Apicalorgan. Der Tentakel grenzt stets direkt an die Larvenglocke oder das Deckstück, wodurch diese als larvale Bildungen charakterisiert sind. Die Larvenglocke gleicht der Oberglocke (Fig. 488), nur daß sie umgekehrt sitzt, also ventral wie die Unterglocke. Das larvale Deckstück ist aus ihr hervorgegangen, entgegen bisheriger Auffassung, kappenförmig, glatt, mit einfacher oder verzweigter Somatozyste. Es kann leicht unterdrückt oder nachträglich rückgebildet werden durch ungünstige Lebensbedingungen. Bei einigen Physophoren bringt es eine Brut heteromorpher Ersatzdeckstücke von blattförmiger Gestalt mit gezähnten Kanten und Nesselzellen hervor (*Athorybia*-Stadium, Fig. 489).

Erst wenn die Larvenglocke nahezu ausgewachsen und ein längeres Stämmchen vorhanden ist, entsteht die Oberglocke, daher an diesem, statt am Ei, dorsal

über dem Primärcormidium (Fig. 488). Die Pneumatophore dagegen folgt dem larvalen Deckstück rasch nach, oft noch vor Erscheinen des Saugmagens und Tentakels (Fig. 487). Daher entsteht sie am Ei selbst, aus dem Fruchthof, dorsal wie die Oberglocke, vom Tentakel durch das Deckstück getrennt. Für die Homologisierung ist das wichtig. Dem Saugmagen können auch noch Ersatzdeckstücke und 1—4 Unterglocken vorausgehen.

Wenn ein larvales Apicalorgan fehlt, entsteht das definitive Apicalorgan als erstes an der Planula, auch die Oberglocke. Bei *Physophoren* sind solche frühe Stadien wiederholt beobachtet worden (Fig. 490), bei *Calycophoren* bisher nur bei *Hippopodius* (Fig. 491), wo sie aber unrichtig gedeutet wurden. Hingegen wurden hier neuerdings die jungen, auf sie folgenden, definitiven Einglocken-

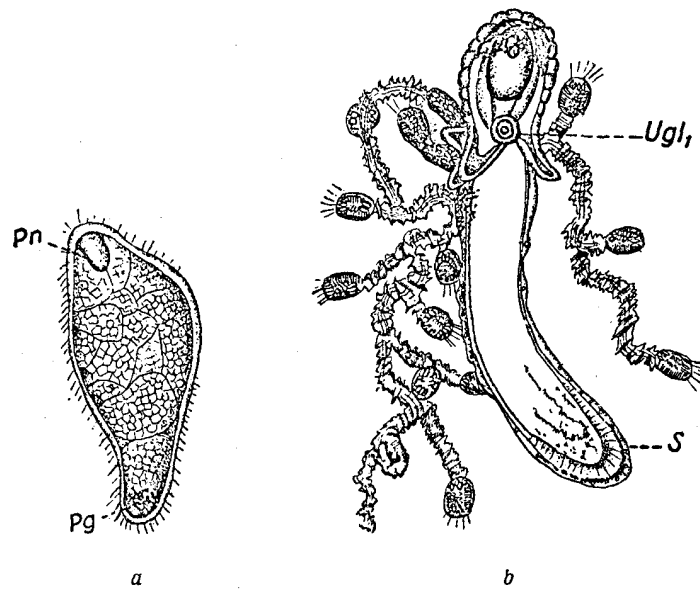


Fig. 490. SIPHONOPHORA — Zwei Larvenstadien von *Physophora* ohne Larvendeckstück (*Halistemma pictum* Metschnikoff). Bei *a* ist allein die Pneumatophore angelegt; bei *b* sind bereits auch die erste Unterglocke und der Saugmagen vorhanden nebst larvalen Tentakeln; *Pg* Pigment. (Nach Metschnikoff)

stadien mit noch sessilem Primärcormidium, also ohne Stämmchen (Fig. 492) und junge, definitive Zweiglockenstadien mit der Anlage der Unterglocke (Fig. 493, 494) zahlreich gefunden. Die erste Unterglocke entsteht bei *Calycophoren* spät, daher am Stamm, bei *Physophoren* sehr früh, daher am Ei. Hier folgen weitere Unterglocken oft ganz rasch. Die definitiven *Calycophoren*-Stadien unterscheiden sich von den entsprechenden larvalen durch die umgekehrte Lage der Hauptglocken; so sitzt bei der Larve die obere Glocke (Larvenglocke) ventral, die untere (Oberglocke) dorsal, beim definitiven Zweiglockenstadium dagegen die obere Glocke (Oberglocke) dorsal, die untere Glocke (Unterglocke) ventral. An dieser Umkehrung sind die Larven stets sofort als solche zu erkennen (vgl. Fig. 466 *a* und 488).

Die Larvenglocke wird abgestoßen lange vor Anlage der Unterglocke; das larvale Deckstück erhält sich dagegen lange, oft noch, wenn bereits viele Anhänge, darunter größere, funktionsfähige Unterglocken vorhanden sind. Über diesen

bildet es eine Art Schutzhelm. Larvententakel kommen meist nur dem ersten Saugmagen zu (Fig. 490b) und werden später durch die definitiven ersetzt (wie?); einzelne Arten haben deren mehrere, die sich zeitlebens an den untersten Cormidien erhalten.

Die eigentümlichen Larven von *Physalia* (Fig. 495) und *Chondrophoren* (Fig. 496) lassen sich auf jene der anderen *Physophoren* zurückführen.

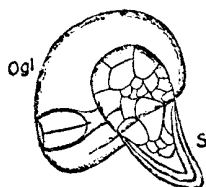


Fig. 491.

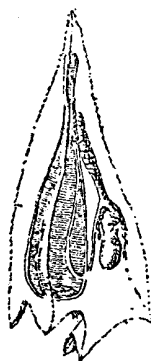


Fig. 492.

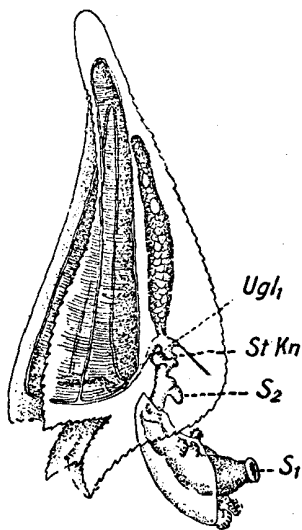


Fig. 493.

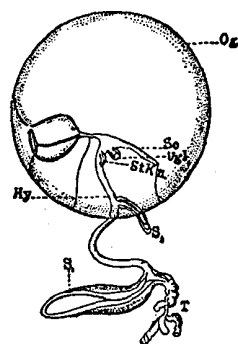


Fig. 494.

Fig. 491. SIPHONOPHORA — Larvenstadium von Calyophora ohne Larvenglocke (*Hippopodius*). Die definitive Oberglocke ist schon gut entwickelt, der Saugmagen erst angedeutet. (Nach Metschnikoff)

Fig. 492. SIPHONOPHORA — Definitives Einglockenstadium von Calyophora (*Diphyes dispar* Chamisso & Eysenhardt) mit sessilem Primärcormidium. (Original)

Fig. 493. SIPHONOPHORA — Definitives Zweiglockenstadium von Calyophora (*Diphyes sieboldi* Kölliker). Die Oberglocke ist jung, die erste Unterglocke angelegt, ventral (nur dorsalwärts umgeklappt) neben der Stammknospe (*St. Kn*); unter dieser die Anlage der ersten Cormidien (*S₁*, *S₂*). (Original)

Fig. 494. SIPHONOPHORA — Definitives Zweiglockenstadium von *Hippopodius*. Die definitive Oberglocke ist bereits gut entwickelt, die erste Unterglocke ventral angelegt, über der Stammknospe (*St. Kn*). (Nach Chun)

Entwicklung der einzelnen Organe:

Alle *Calyophorenglocken* scheinen sich durch Glockenpfropf zu entwickeln, mit Ausnahme von *Hippopodius*, vielleicht von *Prayinen*, und von allen jenen, mit Spezialschwimglocken verbundenen Gonophoren (Gemmaen). Bei dem larvalen und definitiven Apicalorgan konnte dies allerdings noch nicht nachgewiesen werden. Bei diesem Entwicklungsmodus stülpt sich die zweischichtige, bläschenförmige Glockenknospe am Oralpol handschuhfingerförmig in das Blastocoel ein. So entsteht der hohle, zweischichtige Glockenpfropf (Fig. 497), bei dem Glockenhöhle und Mund primär vorhanden sind, statt sekundär wie beim soliden, ektodermalen Glockenkern der Medusen (s. Broch, S. 437). Eine Velarplatte fehlt also und entsteht das Velum erst nachträglich. Der Pfropf wächst gegen den Bläschenstiel vor und verschmilzt dabei mit der Bläschenwand unter Aussparung

des Kanalsystems, das sich somit proximalwärts verlängert, wobei die einheitliche Entoderm lamelle, die das Gefäßsystem verbindet (Fig. 498), durch Verklebung der beiden, einander zugekehrten Entodermisichten entsteht. Der Klöppel

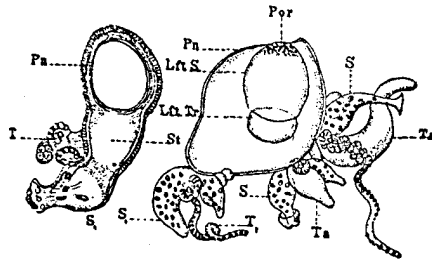


Fig. 495. SIPHONOPHORA — Larven von *Physalia* ohne larvales Deckstück. Die Pneumatophore ist bereits weit entwickelt. Anfangs ist noch ein Stamm zu erkennen; später wird er blasig und ganz von der sehr erweiterten Pneumatophore ausgefüllt. Bezeichnungen wie Fig. 466 u. 470. (Nach Huxley und Chun)

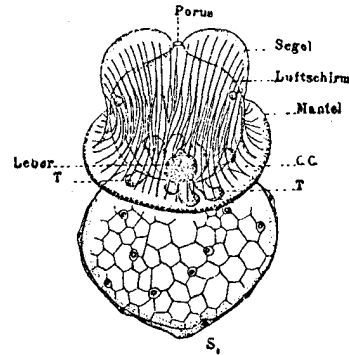


Fig. 496. SIPHONOPHORA — Larve von *Velella: Rataria*, ohne larvales Deckstück. Die Pneumatophore ist bereits weit entwickelt; sie wird zum scheibenförmigen Mantel mit senkrechtem Segel, an dem oben ein Porus vorhanden ist. Der Saugmagen ist noch sehr jung, über ihm die schwärzliche Leber zu erkennen. c.c Ringkanal am Mantelrand. (Nach Chun)

wird, ähnlich wie bei *Medusen*, durch Einsenkung der Pfropfenkuppe (Spadixplatte) gebildet. Die Entwicklung aller anderen Glocken findet offenbar durch Glockenkern statt, ebenso jene der Pneumatophore. Bei dieser senkt sich der Glockenkern in das Ei ein und wird zum Luftsack, während das Ektoderm der

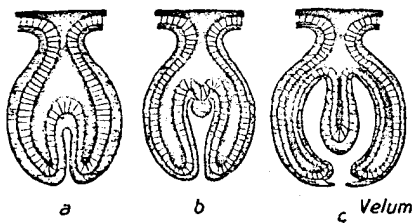


Fig. 497.

Fig. 497. SIPHONOPHORA — Schema der Entwicklung der Glocken durch Glockenpropf. Bei *a* ragt dieser als hohle, zweischichtige Einstülpung in das Blastocoel des zweischichtigen Bläschens vor. Bei *b* ist er gegen den Bläschenstiel vorgewachsen und beginnt an seiner Kuppe den Klöppel zu bilden. Bei *c* hängt letzterer in die Glockenhöhle herab; am Mund legt sich das Velum an. Blastocoel schwarz, Ektoderm schraffiert, Entoderm gestrichelt. (Original)

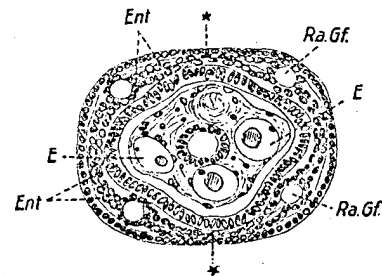


Fig. 498.

Fig. 498. SIPHONOPHORA — Querschnitt durch eine junge Geschlechtsglocke von *Diphyes antarctica* Moser. Die Gefäßplatte beginnt sich (bei *) zwischen den Radialgefäßen (*Ra. Gf.*) zu bilden. Ent Entoderm; E Eier. (Original)

Eioberfläche den Luftschirm bildet. Ein subumbrellares Manubrium wird, ebenso wie bei der Oberglocke, niemals angelegt, entgegen anders lautenden Angaben.

Alle Organe, außer den Apicalorganen, entstehen aus drei ventralen Knospen: die Unterglocken aus der Ventralknospe, die Cormidien aus der Stammknospe, die neben oder übereinander unter der Stammwurzel sitzen, und die

Gonophoren jedes Cormidiums aus der Urknospe. Letztere ist also in gleicher Zahl vorhanden wie die Cormidien und sproßt, je nachdem sie früher oder später entsteht, entweder aus der Stammknospe oder direkt am Stamm, dicht beim zugehörigen jungen Deckblatt. (Stammknospe und Urknospe werden häufig in der Literatur verwechselt.) Von diesen drei Knospen erhält sich die Stamm-

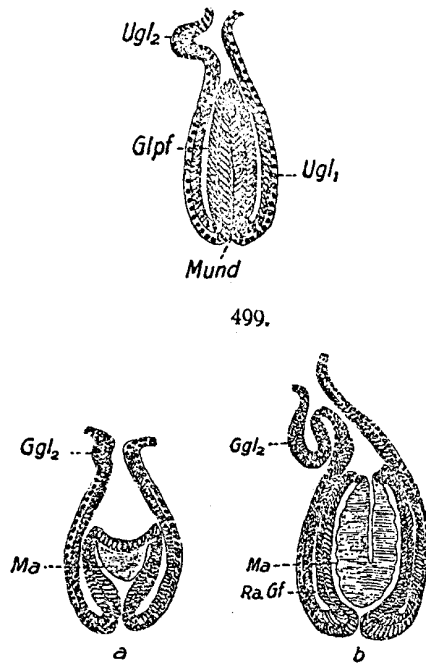


Fig. 499.

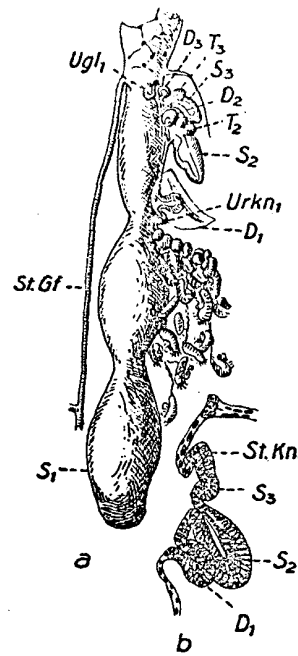


Fig. 500.

Fig. 499. SIPHONOPHORA — Entwicklung der Unterglocken bei *Calyophora* (*Diphyes sieboldi* Kölliker): größere Knospe der ersten Unterglocke (*Ugl1*) mit Glockenpfropf (*Glpf*) und einer Knospe für die zweite Unterglocke (*Ugl2*) an ihrem Stiel. (Original)

Fig. 500. SIPHONOPHORA — Cormidienentwicklung (*Diphyes dispar* Chamisso & Eysenhardt). *a* junger Stamm mit dem Primärcormidium (*S1, D1*), an dem eben die Urknospe (*Urkn1*) direkt unter dem jungen Deckblatt hervorsprossen beginnt. Darüber junge Cormidien (*S2, T2, D2*) und die Anlage der ersten Unterglocke dicht neben dem jüngsten Cormidium und der Stammknospe (*St.Kn.*), die hier aber verdeckt ist. *b* junge zweischichtige Knospengruppe, Längsschnitt, bei der der dritte Saugmagen eben aus der Stammknospe hervorsproßt. Das zweite Deckblatt, das ganz ebenso aus dieser hervorging, ist nicht getroffen. *St.Gf* Stielgefäß. (Original)

Fig. 501. SIPHONOPHORA — Gonophorenentwicklung bei *Diphyes sieboldi* Kölliker. *a* Die Urknospe hat sich restlos zur ersten Geschlechtsglocke umgewandelt. Der Klöppel (*Ma*) bildet sich an der Pfropfenkuppe. Am Stiel legt sich die zweite Geschlechtsglocke an; *b* älteres Stadium. (Original)

knospe zeitlebens, außer bei einigen der höchsten *Physophoren*, die Urknospe nie, die Ventralknospe nur bei *Physophoren*, deren Unterglocken alle direkt aus ihr hervorsprossen, und zwar in großer Zahl und beschleunigtem Tempo. Bei *Calyophoren* geht sie dagegen restlos in der ersten Unterglocke auf, an deren Stiel die zweite sproßt (Fig. 499), um ihrerseits die dritte zu erzeugen usw. Hier ist die Vermehrung eine sehr langsame und relativ beschränkte.

Die Entwicklung der Cormidien ist verschieden. Bei *Calyophoren* gehen ihre Komponenten meist einzeln und nacheinander aus der Stammknospe hervor, zuerst der Saugmagen, dann das Deckblatt, zuletzt die Urknospe (Fig. 500).

Letztere bilden manchmal eine Doppelknospe; sie können auch erst später direkt am Stamm entstehen. Bei *Physophoren* ist die Entwicklung eine sehr verschiedene, entsprechend der Vielgestaltigkeit der Cormidien und im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die einzelnen Organe selbst neue Organe in geringerer oder größerer Zahl hervorbringen können.

Die Gonophorenentwicklung entspricht bei *Calycophoren* jener der zugehörigen Unterglocken, indem die Urknospe restlos zur ersten Gonophore wird, an deren Stiel die zweite sproßt usw. (Fig. 501). Die Geschlechtsprodukte entstehen dabei offenbar erst spät im Klöppel, außer bei den Gemmen; hier entstehen sie sehr früh, bereits in der Wand des zweischichtigen Bläschens (Fig. 480). Keimstätte und Reifungsstätte sind identisch; eine topographische Wanderung der Geschlechtszellen findet nicht statt. Bei *Physophoren* sind die Verhältnisse viel komplizierter und bedürfen noch der Aufklärung. Jedenfalls hängen sie mit der außerordentlichen Beschleunigung in der Anlage und Entwicklung der Gonophoren und Geschlechtsprodukte zusammen, ferner mit der Tatsache, daß einzelne Gonophoren ihrerseits zu kleinen Entwicklungszentren für zahlreiche neue Gonophoren werden können. Dabei ist das männliche Geschlecht konservativer als das weibliche, daher leichter auf die Verhältnisse bei *Calycophoren* zurückzuführen. Ob hier eine topographische Wanderung der Geschlechtsprodukte stattfindet, ist strittig.

Das relative Entwicklungstempo, d. h. die Entwicklungsgeschwindigkeit eines Organes oder seiner Teile im Verhältnis zu jener anderer Organe oder übergeordneter Einheiten, wie der Cormidien oder Eudoxien, ist von vielen Faktoren abhängig, merkwürdigerweise am meisten von den künftigen Bedürfnissen dieser höheren Einheit. Es ist, als ob das betreffende Organ genau wisse, welchen Ansprüchen es zu einem bestimmten Zeitpunkt zu genügen haben werde, und danach sein Wachstum als Geschwindigkeit und als Form reguliert. So wird das relative Entwicklungstempo der Unterglocken beeinflusst von den späteren Bedürfnissen der Kolonie und der Funktionsfähigkeit des definitiven Apicalorganes; je nachdem entstehen sie früher oder später und entwickeln sich rascher oder langsamer. Das gleiche gilt von den Geschlechtsglocken, die sich ganz anders entwickeln, je nachdem eine Spezialschwimglocke, die sie von der Funktion des Schwimmens entlasten wird, vorausgeht oder nicht. Daher entwickelt sich auch die zweite Geschlechtsglocke anders als die erste, die dritte anders als die zweite.

Physiologie

Über die Physiologie der Siphonophoren ist wenig bekannt. Die Somatozyste der Hauptglocken ist keinesfalls ein hydrostatischer Apparat, der durch das in ihm enthaltene Öl die Haltung des Tieres herbeiführt, denn diese kommt selbst in der Ruhelage aktiv zustande und Öl ist nur ausnahmsweise in ihr vorhanden. Sie ist vielmehr eine Art Herz und Lunge, die das Atemwasser und die Nahrungsstoffe, wie Öl und Eiweiß aufnimmt, die ihr aus den Saugmagen durch den Stamm, der wie ein Pumpwerk arbeitet, zugeführt werden und an die Glocken verteilt. Die Pneumatophore hat ebenfalls als hydrostatischer Apparat, außer in der Jugend, bei den typischen *Physophoren* wenig Einfluß auf die Haltung und ist hauptsächlich ein sehr fein reagierendes Tastorgan, das die Bewegungen des ganzen Tieres leitet und beherrscht, und oft mit Blitzesschnelle auf kleine Widerstände reagiert. Wahrscheinlich ist sie auch für Licht- und Wärmestrahlen empfindlich, da oben fast immer ein dunkler Pigmentfleck vorhanden ist. Diese

Funktion tritt wahrscheinlich, Hand in Hand mit ihrer enormen Vergrößerung, z. B. bei *Rhizophysen*, zurück gegen jene als hydrostatischer Apparat. Das in ihr enthaltene Gas besteht aus Stickstoff, untermischt mit Sauerstoff und etwas Argon. Bei *Chondrophoren* findet eine vollständige funktionelle Umwandlung des Gesamtorganismus zugunsten der flottierenden Lebensweise statt, und dient dann die Pneumatophore hauptsächlich als Segel zur passiven Fortbewegung durch den Wind. Hier soll auch eine richtige Luftatmung stattfinden mittels der Tracheen. Viel wahrscheinlicher ist, daß letztere dem umgewandelten Lufttrichter entsprechen, gasbildende Zellen besitzen und Gas ausführen.

Die Verdauung ist offenbar intra- und extracellulär und erfolgt nicht nur durch die Saugmagen, sondern auch durch die Taster (?), wo häufig Nahrungsreste gefunden werden. Die Resorption der flüssigen Nahrung findet anscheinend durch das ganze Entoderm des Gefäßsystems statt, das auch in ausgedehntem Maße die Fähigkeit zu besitzen scheint, stickstoffhaltige Endprodukte des Stoffwechsels auszuscheiden. So findet man häufig Guaninkristalle in den Entodermzellen, namentlich in großen Mengen in der „Leber“ der *Chondrophoren*. Die Taster dienen aber in erster Linie als Fühler, z. T. auch zur Fortbewegung, indem sie sich ruckweise zusammenziehen und ausdehnen oder peitschenförmige Schwingungen ausführen. Die larvalen Deckstücke scheinen hauptsächlich Schutzorgane zu sein.

Sehr eigentümlich ist die Fähigkeit der Siphonophoren, sich willkürlich auf bestimmte Tiefen oder die Oberfläche einzustellen. Gewaltsam verdrängt, kehren sie automatisch immer wieder dorthin zurück, ohne erkennbare Bewegung. Bei Ctenophoren ist das Gleiche zu beobachten.

Außerordentlich empfindlich sind die Siphonophoren gegen die verschiedensten Reize, so gegen mechanische und chemische Reize, wie verunreinigtes Wasser, Mangel an Salz, Sauerstoff usw. Sie reagieren dagegen, außer durch Kontraktion und Flucht, hauptsächlich durch Selbstverstümmelung, die sehr verbreitet ist, bei den verschiedenen Arten und Teilen aber ganz verschieden entwickelt. Die größte Neigung zur Lostrennung haben die Cormidien, und bei diesen die Deckblätter, die geringste oder keine das definitive Apicalorgan. Sehr selten fehlt die Oberglocke, kaum jemals die Pneumatophore, während die Unterglocken sehr leicht abgestoßen werden, bei den älteren beginnend. Manche Arten, so z. B. *Forskalia*, können nach Belieben größere oder kleinere Stücke des Stammes abschnüren. Die Selbstverstümmelung steht unter dem Einfluß des Nervensystems. Die abgelösten Teile haben eine relativ lange Lebensdauer und eine große Selbständigkeit; sie benehmen sich wie selbständige Tiere, so die isolierten Unterglocken und Gonophoren, die einzelnen Saugmagen. Regeneration und Teilung scheint ganz zu fehlen. Manche Arten (*Hippopodius*, *Ceratocymba*) antworten auf Reiz durch milchige Trübung entweder des Ektoderms oder der Gallerte, die auf dem Erscheinen feinsten Körnchen beruht und früher oder später wieder verschwindet. Andere Formen, so *Forskalia*, reagieren durch Ausstoßen roten Farbstoffes aus den Tastern. Merkwürdig ist die geringe Empfindlichkeit selbst gegen starke und plötzliche Temperaturunterschiede, wie experimentelle Versuche ergeben haben und aus der weiten Verbreitung vieler Arten hervorgeht.

Alter und Geschlechtsreife bringen erhöhte Färbung mit sich, so z. B. bei den Hauptglocken. Bei der reifen Eudoxie von *Abyla* entwickelt sich z. B. ein

smaragdgrüner, leuchtender Fleck am Saugmagen, dem Klöppel zunächst. Die Siphonophoren sind Leuchttiere, vielleicht ohne Ausnahme. Stärke und Ausdehnung des produzierten Lichtes zeigt viele Abstufungen. Manche Geschlechtslocken können plötzlich aufblitzen.

Ökologie

Ein Teil der Siphonophoren, so *Verella*, *Porpita* und *Physalia*, lebt in Schwärmen von oft unermesslicher Ausdehnung. Kleinere Schwämme bilden z. B. *Physophora* und *Forskalia contorta* (Vogt), während die anderen Forskalien, wie die meisten Siphonophoren, mehr vereinzelt aufzutreten scheinen. Ihre Hauptfeinde sind, außer rauhes und stürmisches Wetter, die Crustaceen, die mit Vorliebe die Knospen unter der Stammwurzel und die Manubrien fressen. Schmarotzende Distomeen trifft man häufig in den Tastern, Glocken usw. Symbiose ist nur bei *Chondrophoren* bekannt: hier finden sich gelbe Zellen (Zoochlorellen) zu Paketen vereint an den Enden der Verzweigungen der „Lebergefäße“, besonders am Mantelrand. Sie werden den Gonophoren auch als Nährsubstanz mitgegeben.

Geographische Verbreitung

Die meisten Siphonophoren sind sehr gute Schwimmer, doch spielt das keine Rolle bei ihrer geographischen Verbreitung im Vergleich zum Einfluß der Meeresströmungen und von Wind und Wellen. Ihre Empfindlichkeit gegen Temperaturunterschiede ist gering. So sind gegen ein Dutzend Arten, darunter *Dimophyes arctica* (CHUN), *Galeolaria truncata* (SARS) und *Galeolaria australis* LESUEUR, vollkommene Kosmopoliten, leben also unterschiedslos am Äquator und in den Polarmeeren an der Oberfläche. Die meisten Warmwasserformen bekunden auch stark eurytherme Neigungen in ihrer horizontalen und vertikalen Verbreitung. Die Larven mancher ausgesprochenen Oberflächenformen, so die der *Chondrophoren* und von *Physalia*, entwickeln sich in der Tiefe und steigen erst später empor. Eine scharfe Sonderung der entsprechenden Gruppen in horizontaler oder vertikaler Richtung besteht demnach nicht und findet eine ständige Durchmischung innerhalb gewisser Grenzen statt. Ob die ausgesprochenen Tiefseeformen auch bis an die Oberfläche kommen, z. B. nachts, ist allerdings zweifelhaft.

Außer den vollkommenen Kosmopoliten und den ausgesprochenen Tiefsee- und Oberflächenformen sind nur drei Gruppen zu unterscheiden: 1. die kosmopolitischen Kaltwasserformen, die in mittleren Breiten mehr in der Tiefe, in höheren an der Oberfläche leben; 2. die Kaltwasserformen, die die Antarktis und Subantarktis bevölkern, während in der Arktis und Subarktis nur die vollkommenen Kosmopoliten zu leben scheinen; 3. die Warmwasserformen. Diese bevölkern ziemlich gleichmäßig den ganzen Warmwassergürtel, denn Arten, die auf einen Ozean beschränkt sind, bilden eine große Ausnahme. Eine Verschleppung durch den Golfstrom bis zum nördlichen Eismeer scheint nicht stattzufinden. Merkwürdigerweise scheinen die vollkommenen Kosmopoliten an der Atlantischen Küste Nordamerikas ganz zu fehlen, ebenso einige von ihnen im nördlichen Pazifik. Eine eigentümliche Stellung nimmt das Mittelmeer ein, indem hier viele, weitverbreitete und gemeine Warmwasserformen und ein Teil der vollkommenen Kosmopoliten gänzlich fehlen, trotzdem die Meerenge von Gibraltar für Siphonophoren in keiner Weise eine Barriere bildet. Auch innerhalb des Mittelmeeres zeigen sich noch ungeklärte Unterschiede im Vorkommen der einzelnen Arten.

Im Süßwasser und Brackwasser sind Siphonophoren noch nicht festgestellt worden. Das Entwicklungszentrum ist jedenfalls der Warmwassergürtel gewesen.

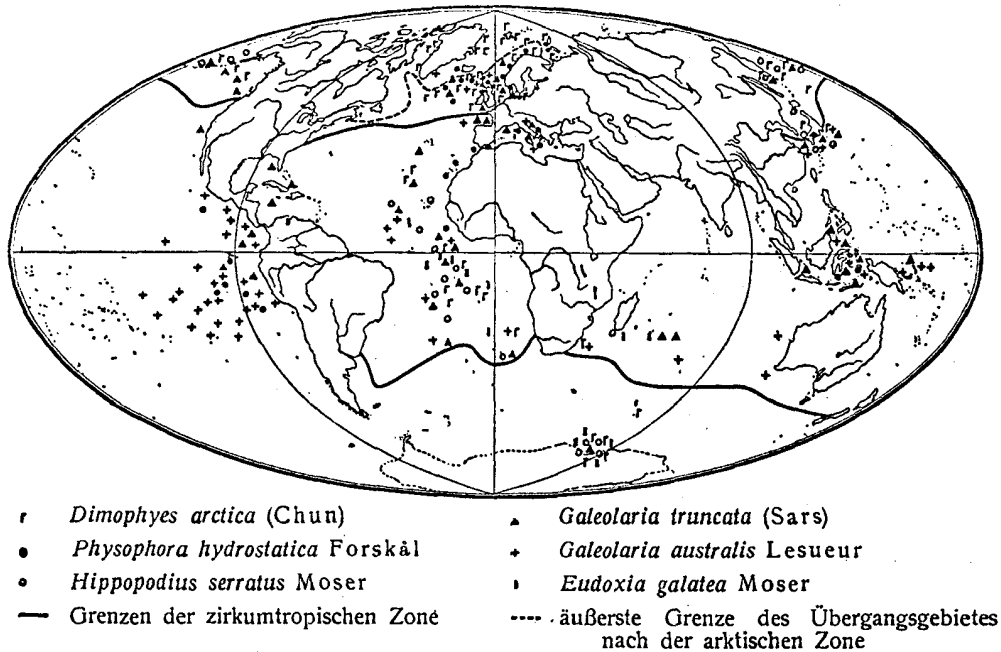


Fig. 502. SIPHONOPHORA. — Karte der Verbreitung einiger kosmopolitischer Arten, die bisher zum Teil als typisch arktisch galten.

Von den vier als arktisch bezeichneten Arten: *Galeolaria biloba* (Sars), *Dimophyes arctica* (Chun), *Cupulita cara* (Agassiz) und *Diphyes sieboldi*; von denen die beiden ersten bestimmt nie in das wärmere Gebiet vordringen sollten, die letztere dagegen als besonders unempfindlich gegen Temperaturniedrigung galt, ist tatsächlich keine einzige spezifisch arktisch.

Diphyes sieboldi gehört zu den Siphonophoren des Warmwassers. Diese bevölkern fast unterschiedslos die wärmeren Zonen aller drei Ozeane zwischen den schwarzen Grenzlinien der Karte. In der wärmeren Jahreszeit dringen sie im Atlantischen Ozean zum Teil weiter nördlich vor, jedoch höchstens bis zur punktierten Grenzlinie. Auf *Diphyes* trifft das aber nicht zu, und gehört sie zu den empfindlicheren Formen, denn sie wurde nie weiter als 48° n. Br. und 40° s. Br. angetroffen.

Dimophyes arctica ist ein vollkommener Kosmopolit. Ohne Unterbrechung wurde sie an der Oberfläche von Spitzbergen und Grönland bis hinunter zur Gaussbucht gefangen, ferner im Beringsmeer, an der japanischen Küste, bei Port Natal. Im Mittelmeer fehlt sie.

Galeolaria biloba ist ebenfalls ein vollkommener Kosmopolit, da ihre Identität mit *Galeolaria australis* Lesueur unzweifelhaft ist. Allerdings wurde sie noch nicht südlich vom 36° s. Br. nachgewiesen, dagegen bei Grönland (Gegenbaur), östlich von Island, im tropischen und subtropischen Atlantik und Pazifik. Im Mittelmeer ist sie gemein.

Cupulita cara ist sehr wahrscheinlich identisch mit *Halistemma pictum* Metschnikoff, und dann ebenfalls ein vollkommener Kosmopolit, da letztere gemein ist im tropischen Atlantischen und Pazifischen Ozean, erstere noch unter dem 82° n. Br. (Robesonkanal) nachgewiesen wurde.

Ein vollkommener Kosmopolit ist auch *Galeolaria truncata*, die im kalten Norden und warmen Süden fehlen sollte, denn sie scheint sich im allgemeinen ähnlich wie *Dimophyes* zu verhalten, wenn sie auch bisher nicht höher als der 63° n. Br. nachgewiesen wurde; dafür wurde sie in der Gaussbucht gefangen, ferner wiederholt im tropischen und subtropischen Atlantik und Pazifik. Im Mittelmeer ist sie heimisch.

Seitdem die Identität von *Physophora borealis* Sars mit *Physophora hydrostatica* feststeht, gehört sie zu den vollkommenen Kosmopoliten; ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich von 74° n. Br. (Nowaja Semlja, Island usw.) bis zum 20° s. Br. mindestens. Im Mittelmeer ist sie ebenso gemein wie im hohen Norden.

Hippopodius serratus und *Eudoxia galatea* sind dagegen Kaltwasserkosmopoliten, denn in mittleren Breiten, so im Atlantischen Ozean, bei Madagaskar, Südjapan, leben sie offenbar nur in den tieferen Wasserschichten. Beide sind gemein in der Antarktis, erstere auch im Beringsmeer, letztere dagegen noch nicht nördlich von den Kap Verden festgestellt; ihre Zugehörigkeit ist noch zweifelhaft.

Für die weite Verbreitung der meisten Siphonophoren spricht auch die Tatsache, daß kürzlich z. B. *Forskalia leuckarti* Bedot, die nur im Mittelmeer und bei den Kanaren gefunden worden war, plötzlich an der Südküste Japans und zahlreich südlich von Island festgestellt wurde.

Stammes-
geschichte

Keine *absolut*, nur *relativ primitive* Formen sind erhalten. *Übergangsglieder zwischen den größeren Gruppen fehlen*, denn was wandlungsfähig war, ist in der Wandlung aufgegangen. Kaum eine erhaltene Form ist direkter Vorläufer einer anderen, und besteht der Stammbaum hauptsächlich aus Seitenzweigen, während die direkten Verbindungsglieder untergegangen sind. Der Gesamtorganismus mit den Eudoxien stellt phylogenetisch keine Einheit dar, sondern jeder Teil ist bei der Umwandlung bis zu einem gewissen Grad selbständig. So zeigen die einzelnen Formen oft das merkwürdigste Gemisch hoher und niedriger Entwicklung. Die typischen *Physophoren* z. B. stehen tiefer als die höheren *Calycophoren* durch den Besitz eines larvalen Apicalorganes, während sie in jeder anderen Beziehung weit höher stehen. Die Entwicklungstendenz geht nach allgemeiner Vergrößerung mit Vermehrung der Cormidien und ihrer Komponenten. Die Entwicklung der Schwimmsäule und der Gonophoren ist eine divergente: je höher die erstere entwickelt ist, um so tiefer stehen die letzteren und umgekehrt.

Die Siphonophoren bilden einen in sich geschlossenen Kreis, indem die Endglieder wieder dem Ausgang ähnlich werden insofern aus dem Einfachen das Komplizierte und aus diesem wiederum das Einfache wird. Die beiden Endglieder sehen aber ganz verschieden aus: am Anfang kleine, larvenähnliche Formen mit einziger kleiner Glocke, kurzem Stämmchen, wenigen, komplizierteren Cormidien und halbsessilen Geschlechtsglocken — am Ende riesige Formen, ebenfalls mit einziger, aber ganz umgewandelter Glocke (Pneumatophore) von oft erstaunlichen Dimensionen, mit sehr langem oder ganz verändertem Stamm, z. T. vereinfachten Cormidien, z. B. keine Deckblätter, in großer Zahl und Geschlechtsglocken, die *fast zu Anthomedusen* geworden sind. Dazwischen hochentwickelte Formen mit zahlreichen Glocken, langem Stamm, vielgestaltigen, hochkomplizierten Cormidien, aber sessilen Geschlechtsglocken (Gemmen).

An den Ausgang, die einglockigen *Monophyiden*, schließen sich die primitivsten, zweiglockigen Formen, die *Galeolarien* mit primitiver, gonophorenähnlicher Unterglocke, ohne organische Verbindung mit der Oberglocke an. Diese Verbindung entwickelt sich erst bei *Diphyinen* zugleich mit fortschreitender Komplikation, Verlängerung des Stammes und Vermehrung der Cormidien. Eine Steigerung dieser Verhältnisse weisen die *Prayinen* auf, bei denen zudem die Zahl der gleichzeitig vorhandenen Unterglocken zwei beträgt. Hier ist auch die Verbindung mit der Oberglocke durch Übergang von der Supposition zur Opposition enger geworden, der Stamm mit den Keimzonen besser geschützt. Bei *Polyphyiden* ist bereits eine ansehnliche Schwimmsäule entstanden, die tragfähig und zugleich beweglich ist. Dadurch ist die Eudoxienbildung überflüssig geworden: die Geschlechtsglocken sinken zu Gemmen herab und die Deckblätter sind unterdrückt, da der Stamm zudem von der Schwimmsäule, in die er ganz zurückgezogen werden kann, genügend Schutz erhält, zum Unterschied von den *Physophoren*. Eine interessante Korrelation macht sich dabei auch zwischen der Ausbildung der Ober- und Unterglocke bzw. Schwimmsäule geltend: mit der Höherentwicklung der letzteren hat eine relative Rückbildung der ersteren stattgefunden, die zu einem mehr nebensächlichen Anhang herabgesunken ist, der hauptsächlich in der Jugend Bedeutung hat.

Diese Verhältnisse leiten zu den *typischen Physophoren* über, deren Oberglocke, in Korrelation zur hohen Ausbildung der Schwimmsäule, ein unansehn-

licher Anhang (Pneumatophore) geworden ist, wobei sie eine tiefgreifende Umwandlung und einen Funktionswechsel erfahren hat, der sie jedenfalls vor dem Untergang rettete. So gelangt sie hier allmählich zu neuer Blüte und Bedeutung. Der Stamm ist, der Größe der Schwimmsäule und der großen Zahl Unterglocken entsprechend, sehr lang, die Cormidienzahl enorm, ihre Ausbildung sehr kompliziert, mit zahllosen, schützenden Deckblättern, da die Schwimmsäule keinen Schutz gewährt. Die Gonophoren sind Gemmen. Von diesen typischen Physophoren leiten Formen mit verkürztem und erweitertem Siphosom (*Physophora*) zu jenen über, bei denen das Nectosom ebenfalls ähnlich umgewandelt ist (*Athorybia*, *Rhodalia*). Der Höhepunkt der Umwandlung und damit die Rückkehr zur einglockigen Form wird bei den *Rhizophysen*, *Physalien* und *Chondrophoren* erreicht, die eine interessante Übereinstimmung in der Vereinfachung der Cormidien und in den Geschlechtsverhältnissen aufweisen, trotzdem sie ganz verschiedener Herkunft sind. Die Ursache ist eben die gleiche: die Unterdrückung der Unterglocken in Korrelation mit der Umwandlung des definitiven Apicalorgans und des Stammes. Die freie Beweglichkeit ist dadurch fast völlig aufgehoben; dafür hat eine hochgradige Anpassung an die passive Fortbewegung durch Wind und Wellen stattgefunden. Diese Rückbildung der Schwimmsäule hat notwendig eine Höherentwicklung der Geschlechtsglocken zur Folge gehabt zugunsten besserer Verbreitung der Geschlechtsprodukte: sie sind *fast zu Anthomedusen* geworden.

Diese Feststellungen geben die Grundlage zur Beantwortung der Frage nach Ursprung und Verwandtschaftsbeziehungen der Siphonophoren. Offenbar war die Ursiphonophore larvenähnlich und damit ähnlich den primitivsten *Monophyiden*, aber viel kleiner und einfacher. So gelangt man zu einem einfachen, radial symmetrischen Glöckchen, durch Glockenpfropf entwickelt, das am Aboralpol ein einziges, primitives Cormidium an kurzem, exumbrellarem Stämmchen trug, welches frei neben dem Glöckchen herabhing. Dieses Primärcormidium bestand nur aus dem Saugmagen mit Basaltentakel und einigen einfachen Geschlechtssäckchen. Der allgemeinen Entwicklungstendenz entsprechend vergrößerte sich das Glöckchen und der Stamm, und sekundäre Cormidien kamen hinzu, um dem erhöhten Nahrungsbedürfnis zu genügen. In Korrelation damit entstand das Hydröcium und damit die Bilateralsymmetrie der Oberglocke. Die Geschlechtssäckchen wandelten sich allmählich zu primitiven Geschlechtsglocken um, indem wahrscheinlich distal durch Faltenbildung ein Randsaum entstand, der sich allmählich proximalwärts vertiefte und schließlich als Schirm das Geschlechtssäckchen ganz umgab. Dieses entwickelte sich nun seinerseits durch Glockenpfropf. Aus den Gonophoren gingen die Deckblätter hervor. So gelangen wir zu CHUNS *Protomonophyes*. Die Verlängerung des Stammes, und die Vermehrung der Cormidien machte später die Entlastung der wenig tragfähigen oder wenig schwimmfähigen Hauptglocke durch Eudoxienbildung nötig: damit stehen wir direkt vor den *Monophyiden*.

Die Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen erhält z. T. ihre Antwort durch die Befunde bei den höchsten Siphonophoren: wenn die begonnene Umwandlung des Gesamtorganismus weitergeht, so daß außer der aktiven auch die passive Beweglichkeit verloren wird, dann müssen die Geschlechtsglocken ihre höchste Ausbildung erhalten, und die Protomedusen werden zu „echten“ Medusen, indem aus dem Manubrium der orale Magenstiel wird, in welchem die Geschlechts-

produkte entwickelt werden. Diese sind als Genitalmedusen zu bezeichnen, zum Unterschied von den Heteromedusen mit aboralem Magenstiel, in welchem Geschlechtsprodukte nicht erzeugt werden. Das ist ein relativ kleiner Schritt. Die zur sessilen Lebensweise, unter Reduktion der Glocke umgewandelte Siphonophore, die Genitalmedusen und sekundäre Saugmagen hervorbringt, ist aber nichts anderes als ein Hydropolyp, der selbst steril ist und am aboralen Stolo prolifer Genitalmedusen und sekundäre Saugmagen, d. h. wiederum sterile Polypen entsprossen läßt. Damit ist der von den Siphonophoren vorbereitete Generationswechsel entstanden, der zur Koloniebildung und zum echten Polymorphismus, im Gegensatz zum Organpolymorphismus der ersteren führt. Die direkte Entwicklung der Hydropolypen (ohne Glockenkern und Glockenpfropf) entspricht dabei der Entwicklung der Saugmagen der Heteromeduse. Das Ursprüngliche wäre also, nach dieser Urmedusentheorie, die Heteromeduse, aus welcher der Polyp durch Rückbildung der Glocke und des Basaltentakels hervorgeht, und die freie, nicht die festsitzende Lebensweise. Die Frage ist also nicht, wie der festsitzende Polyp oder das Hydroidstöckchen zur freien Lebensweise überging, sondern wie die freilebende Heteromeduse zum festsitzenden Hydroidstöckchen werden konnte. Jedenfalls geschah das in einem frühen Zeitpunkt der ontogenetischen Entwicklung, indem sich die Planula, noch vor Anlage des Apicalorganes, mit ihrer aboralen Wimperplatte festsetzte; aus dieser ging dann die Basalplatte (Haftplatte) des Heteropolypen, wie dieser Polyp seinem Ursprung entsprechend zu bezeichnen ist, als Anlage der Hydorrhiza hervor, die das Homologon der Siphonophorenglocke darstellt.

Von dieser Urmedusentheorie und den Siphonophoren ausgehend sind sechs Fälle denkbar, die wahrscheinlich alle bei den übrigen Cnidariern vorhanden sind, die als *Polypozoa* zusammengefaßt und den Siphonophoren als *Medusozoa* gegenübergestellt werden sollten: a) beide Generationen, der Heteropolyp und die Genitalmeduse sind wohlentwickelt; das ist bei den *Tubulario-Anthomedusen* der Fall, die in jeder Beziehung am direktesten an die Siphonophoren anschließen; b) die 1. Generation, der Heteropolyp, hat sehr an Bedeutung verloren, kann auch ganz fehlen: *Scyphozoa*?; c) die 1. Generation ist vollständig unterdrückt; das ist der Fall bei *Narcomedusen*, die sicher keine primitiven, sondern rückgebildete Formen sind; d) die 2. Generation, die Genitalmeduse, ist stark rückgebildet; e) die 1. Generation ist ganz unterdrückt und die 2. hat ihrerseits eine starke Rückbildung erfahren, indem aus der freischwimmenden Genitalmeduse ein festsitzender Genitalpolyp auf ganz ähnliche Weise wurde, wie aus der freischwimmenden Heteromeduse der festsitzende Heteropolyp. Ersterer würde sich von letzterem dadurch unterscheiden, daß er die Geschlechtsprodukte in seinen Wandungen zur Entwicklung bringt, ähnlich wie die Genitalmedusen, bei denen nur die höchsten (proliferierenden) Formen Gonophoren, als Ausdruck fortgeschrittener Ausbildung, erzeugen.

Keinesfalls sind aber die Siphonophoren die direkten Vorläufer der Hydrozoen, sondern sie sind ein in sich abgeschlossener Seitenzweig des Metazoenstammbaumes, ähnlich wie z. B. die Calyphoren und Physophoren beide Seitenzweige des gemeinsamen Siphonophorenstammbaumes sind, mit vielen gemeinsamen Zügen, aber auch wieder mit Unterschieden, die eine direkte Ableitung unmöglich machen. Immerhin erscheint aber die Ursiphonophore als

Urmeduse, aus der alle Cnidarier abgeleitet werden können, wobei die Siphonophoren dieser Urmeduse am nächsten stehen, während die übrigen Cnidarier als Ganzes bedeutend höher entwickelt sind. Die Urform der letzteren mußte bereits einen vollentwickelten Generationswechsel besitzen und stand damit dicht vor der Koloniebildung, denn die Ausbildung der Protomeduse zur „echten“ (Genital-) Meduse ging ja Hand in Hand mit der Entstehung des Hydropolypen aus der freischwimmenden Heteromeduse.

Die Siphonophoren zerfallen in zwei natürliche Unterordnungen, die nunmehr *neu definiert und eingeteilt* werden auf Grund der vorliegenden neuen Forschungsergebnisse. Jede von ihnen zerfällt ihrerseits in zwei Unterabteilungen, je nach Besitz oder Fehlen von Unterglocken, während bisher verschiedene Einteilungsprinzipien hier verwandt wurden. Das Auftreten und Wiederverschwinden der Unterglocken ist von einschneidender Bedeutung für den ganzen Organismus und die Lebensweise der Siphonophoren und ist daher bei beiden Unterordnungen das denkbar beste Einteilungsmittel. Systematik

I. Unterordnung: Calycophora

Eine Oberglocke und meist Unterglocken in geringer Zahl, die sich sukzessive ersetzen, seltener nebeneinander erhalten. Stamm nur aus dem Siphosom bestehend, das in die Hauptglocken zurückziehbar ist. Cormidien eines Stammes gleich gebaut, nie internodial, werden meist als Eudoxien frei. Gonophoren meist halbsessil, daher wohlentwickelt, aber gering an Zahl, selten rückgebildet (Gemmen), daher sessil aber zahlreich.

A. Legio: Mononecta

Nur Oberglocke.

Familie *Monophyidae*. Cormidien wohl entwickelt. Gonophoren halbsessil. Eudoxien.

Unterfamilie *Sphaeronectinae*. Oberglocke mützenförmig oder halbkugelig, glatt. Somatozyste und Phylozyste unverzweigt. Deckstück glatt, rundlich. *Sphaeronectes* HUXLEY (Fig. 468), *Monophyes* CLAUS.

Unterfamilie *Muggiaelinae*. Oberglocke pyramidenförmig, kantig. Somatozyste und Phylozyste unverzweigt. Deckstück helmförmig, kantig. *Muggiaea* BUSCH (Fig. 462, 477, 488).

Unterfamilie *Nectopyramidinae*. Oberglocke kegelförmig oder zylindrisch, glatt. Somatozyste und Phylozyste reich verzweigt. Deckstück glatt. *Nectopyramis* BIGELOW.

Unterfamilie *Heteropyramidinae*. Oberglocke pyramidenförmig, stark dorso-ventral abgeplattet, kantig. Somatozyste unverzweigt, Phylozyste verzweigt. Deckstück ähnlich der Oberglocke. *Heteropyramis* F. MOSER.

B. Legio: Polynecta

Außer der Oberglocke Unterglocken in verschiedener Zahl. Diese können auch rückgebildet sein.

Familie *Diphyidae*. Eine, seltener gleichzeitig zwei Unterglocken. Cormidien wohlentwickelt. Gonophoren halbsessil; manchmal Spezialschwimglocken mit sessilen Gemmen. Meist Eudoxien. (Fig. 465.)

1. Tribus *Superposita*. Ober- und Unterglocken untereinander gelegen, unähnlich; Gefäße einfach.

Unterfamilie *Galeolariinae*. Ober- und Unterglocke ungefähr gleich groß, lose verbunden. Oberglocke pyramidenförmig, ohne Hydröcium. Stammwurzel und Gefäßpol basal. Somatozyste unverzweigt. Unterglocke zylindrisch, bilateralsymmetrisch. Hydröcium rinnenförmig. Deckblatt schuppenförmig. Teils Eudoxien. Deckstück helmförmig. Phylozyste unverzweigt. *Galeolaria* LESUEUR (Fig. 485, 486).

Unterfamilie *Diphyinae*. Ähnlich *Galeolaria*, aber Oberglocke mit Hydröcium, ventral, in welches die Unterglocke mit der Stammwurzel tief eingesenkt ist. Hydröcium

der letzteren hochentwickelt, asymmetrisch. Eudoxien. *Diphyes* CUVIER (Fig. 467a, 474, 480, 492, 493, 498, 499, 500, 501).

Unterfamilie *Ceratocymbinae*. Oberglocke klein, pyramidenförmig, mit zentralem Hydröcium. Somatozyste große Blase. Unterglocke groß, pyramidenförmig, hochgradig asymmetrisch. Deckblatt und Deckstück prismatisch. Phylozyste ovoide Blase mit Ästen. Eudoxien. *Ceratocymba* CHUN.

Unterfamilie *Abylinae*. Oberglocke klein, prismatisch, mit zentralem Hydröcium. Somatozyste große Blase. Unterglocke groß, pyramidenförmig, hochgradig asymmetrisch. Deckblatt und Deckstück prismatisch. Phylozyste große Blase mit Ästen. Eudoxien. *Abylopsis* CHUN (Fig. 475, 478), *Abyla* QUOY & GAIMARD, *Bassia* QUOY & GAIMARD.

2. Tribus *Intermedia*. Ober- und Unterglocke halbopponiert, ziemlich ähnlich. Vier Unterfamilien mit seltenen, unvollständig bekannten Vertretern.

3. Tribus *Opposita*. Oberglocke (meist abgefallen) und zwei Unterglocken, opponiert, ähnlich. Gefäße der Unterglocken kompliziert.

Unterfamilie *Prayinae*. Glocken rundlich, kantenlos. *Praya* BLAINVILLE (Fig. 503), *Lilyopsis* CHUN (Fig. 467b), *Nectodroma* BIGELOW.

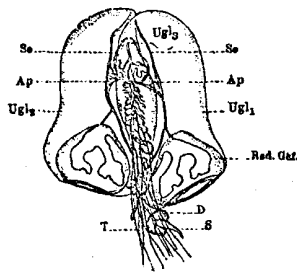


Fig. 503.

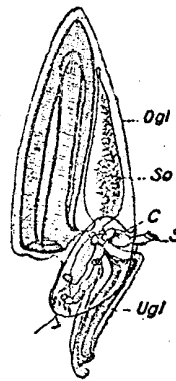


Fig. 504.

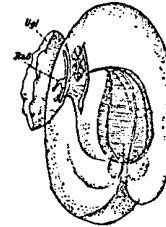


Fig. 505.

Fig. 503. SIPHONOPHORA — *Praya cymbiformis* Delle Chiaje. Oberglocke abgefallen, drei Unterglocken vorhanden; (Stamm und Tentakel gekürzt). (Nach Chun)

Fig. 504. SIPHONOPHORA — *Dimophyes arctica* (Chun). (Original)

Fig. 505. SIPHONOPHORA — *Mitrophyes peltifera* Haeckel. (Original)
Ap Apophyse; C Cormidium; D Deckblatt; Ogl Oberglocke; Rad. Gef. Radialgefäße; S Saugmagen; So Somatozyste; T Tentakel; Ugl Unterglocke.

Familie *Dimophyidae*. Diphyiden, deren Unterglocke mehr oder weniger rückgebildet ist. Cormidien wohlentwickelt. Gonophoren halbsessil. Eudoxien.

Unterfamilie *Dimophyinae*. Rückgebildete *Diphyine*. Unterglocke verkümmert. Stamm scheibenförmig. Deckblatt und Deckstück helmförmig. Phylozyste Blase mit zwei Fortsätzen. Eudoxien. *Dimophyes* F. MOSER (Fig. 504).

Unterfamilie *Amphicaryoninae*. Rückgebildete *Prayine*. Unterglocke stark verkümmert, schildförmig, Subumbrella geschlossen. Stamm scheibenförmig. Deckstück mützenförmig. Eudoxien. *Amphicaryon* CHUN.

Unterfamilie *Mitrophyinae*. Sehr stark rückgebildete *Prayine*. Unterglocke schildförmig, ohne Subumbrella, nur Rest der Gefäße. Langer Stamm (?). Eudoxien (?). *Mitrophyes* HAECKEL. (Fig. 505).

Unterfamilie *Cuboidinae*. Rückgebildete *Abyline* (?). Oberglocke kompliziert, pyramidenförmig, kantig. Keine Unterglocke. Stamm verkümmert (?). Eudoxien. Deckstück würfelförmig. *Cuboides* HUXLEY.

Familie *Polyphyidae*. Zahlreiche Unterglocken, biserial an Pseudonectosom angeordnet. Keine Deckblätter. Gemmen. Keine Eudoxien. *Hippopodius* QUOY & GAIMARD (Fig. 506, 479b, 491, 494).

Familie *Stephanophyidae*. Stellung problematisch. Vier kranzförmig angeordnete Hauptglocken. Stamm nicht in diese zurückziehbar. In den Internodien „tasterartige Polypen mit heteromorphen Nesselknöpfen“. Gemmen und Spezialschwimglocken zu Trauben vereinigt. Keine Eudoxien. *Stephanophyes* CHUN.

II. Unterordnung: Physophora

Oberglocke zur Pneumatophore umgewandelt. Meist Unterglocken in großer Zahl, die sich zeitlebens erhalten. Stamm meist aus Nectosom und Siphosom bestehend, letzteres nicht in die Hauptglocken zurückziehbar. Cormidien eines Stammes meist verschieden gebaut, häufig internodial, werden nie als Eudoxien frei. Gonophoren teils Gemmen, daher zahlreich und meist zu Trauben vereinigt, teils freilebend, daher hochentwickelt, medusenförmig.

A. Legio: *Physonecta*

Unterglocken und Nectosom. Pneumatophore ohne apicalen Porus. Cormidien wohlausgebildet mit Deckblättern. Gemmen.

Familienreihe: *Siphonecta*

Siphosom und Nectosom mit Unterglocken wohlausgebildet. Pneumatophore unscheinbar.

Familie *Apolemiidae*. Glocken biserial angeordnet. Cormidien gleichgestaltet, durch nackte Internodien getrennt, ungestielt, mit zahlreichen Saugmagen und Tastern. Tentakel unverzweigt. *Apolemia* ESCHSCHOLTZ (Fig. 507).

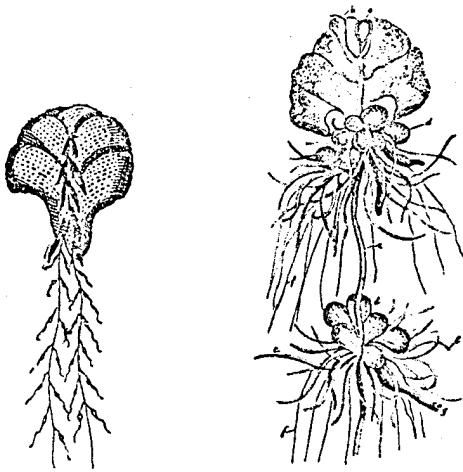


Fig. 506.

Fig. 507.

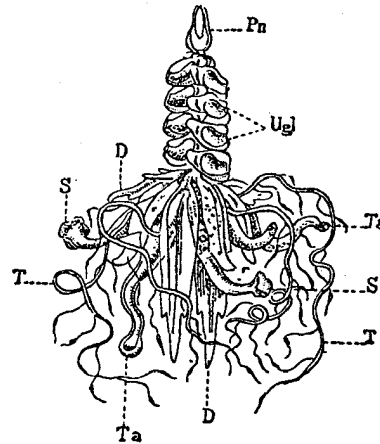


Fig. 508.

Fig. 506. SIPHONOPHORA — *Hippopodius luteus* Quoy & Gaimard. Die Oberglocke ist abgefallen, der Stamm in die hufeisenförmigen Unterglocken zurückgezogen. Nur zwei Tentakel hängen heraus. (Nach Huxley)

Fig. 507. SIPHONOPHORA — *Apolemia uvaria* Lesueur. Der untere Stammteil ist weggelassen. Die Pneumatophore oben ist zwischen die zweizeiligen Unterglocken eingezogen. Nur zwei Cormidien sind zu sehen mit zahlreichen Deckblättern, Tastern, Saugmagen und nackten Tentakeln; Seitenzweige und Nesselknöpfe fehlen. (Nach Gegenbaur)

Fig. 508. SIPHONOPHORA — *Nectalia loligo* Haeckel. D Deckblatt; S Saugmagen; T Tentakel; Ta Taster; Ugl Unterglocke; Pn Pneumatophore. (Nach Haeckel)

Familie *Forskaliidae*. Glocken multiserial angeordnet. Cormidien vielgestaltig und kompliziert, gestielt. Tentakel verzweigt. *Forskalia* KÖLLIKER (Fig. 479 a, 482). *Erenna* BEDOT, Stellung noch problematisch.

Familie *Agalmidae*. Glocken biserial angeordnet. Cormidien vielgestaltig und kompliziert. Tentakel verzweigt. *Agalma* ESCHSCHOLTZ (Fig. 476 a, 479 c, 487, 489), *Halistemma* HUXLEY (Fig. 463, 465, 490), *Anthemodes* HAECKEL, *Lychnagalma* HAECKEL, *Stephanomia* PÉRON & LESUEUR.

Familie *Pyrostephidae*. Glockenanordnung? Zahlreiche, gestielte Ölblasen über das Siphosom verstreut. Nesselknöpfe ähnlich Dimophyes, mit zwei tauartig aufgewundenen, elastischen Bändern. *Pyrostephos* F. MOSER.

Familienreihe: Cryptosiphonecta

Siphosom verkürzt, blasig erweitert. Nectosom und Unterglocken wohl ausgebildet. Pneumatophore ansehnlicher.

Familie *Nectaliidae*. Glocken biserial angeordnet. Darunter Kranz großer, starrer Deckblätter. *Nectalia* HAECKEL (Fig. 508).

Familie *Physophoridae*. Glocken biserial angeordnet. Darunter 1—2 Kränze großer Taster. *Physophora* FORSKÅL (Fig. 509, 469).

Familienreihe: Asiphonecta

Siphosom und Nectosom stark verkürzt und umgewandelt. Unterglocken mehr oder weniger umgewandelt. Pneumatophore ansehnlich bis sehr groß und blasenförmig.



Fig. 509.

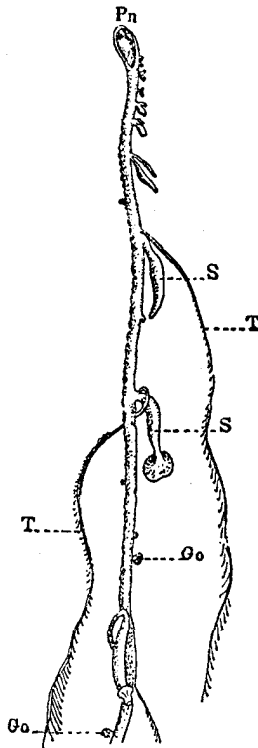


Fig. 510.

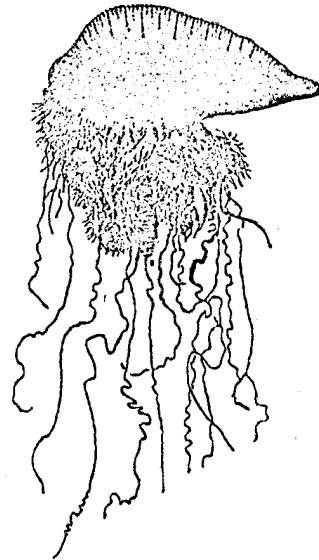


Fig. 511.

Fig. 509. SIPHONOPHORA — *Physophora hydrostatica* Forskål. Nur ein Saugmagen ist in der Mitte des Tasterkranzes eingetragen, durch den oben die Geschlechtstrauben hindurchschimmern. Die Tentakel sind gekürzt. (Nach Claus)

Fig. 510. SIPHONOPHORA — *Rhizophysa filiformis* Forskål. Go Anlage der Gonophorentraube; S Saugmagen; T Tentakel; Pn Pneumatophore. (Nach Gegenbaur)

Fig. 511. SIPHONOPHORA — *Physalia physalis* Linné. Die Tentakel sind gekürzt. (Nach Agassiz)

Familie *Athoriidae*. Statt der Unterglocken ein Kranz Hauptdeckblätter mit Rest der Schwimmhöhle. Pneumatophore ansehnlich, birnförmig. Stamm ganz kurz. Ein einziges Cormidium mit zentralem Saugmagen von Tasterkranz umgeben. *Athoria* HAECKEL.

Familie *Anthophysidae*. Pneumatophore teils ähnlich *Physophora*, aber groß, teils ähnlich *Physalia*, ganz das verkürzte und blasenartig erweiterte Siphosom ausfüllend. Statt Unterglocken mehrere Kränze großer, starrer Hauptdeckblätter. Zahlreiche Cormidien. *Athorybia* ESCHSCHOLTZ, *Anthophysa* BRANDT.

Familie *Rhodaliidae* (= *Auronectidae*). Pneumatophore außerordentlich groß, blasenartig, stark verändert, der Lufttrichter zu kleiner, dorsaler Blase (Aurophore)

umgewandelt. Stamm sehr verkürzt, meist stark verdickt. Ein Kranz Glocken. Zahlreiche Cormidien. *Angelopsis* FEWKES (Fig. 471), *Archangelopsis* LENS u. VAN RIEMSDIJK, *Dromalia* BIGELOW, *Rhodalina* HAECKEL, *Steleophysema* F. MOSER (Fig. 476b. 483).

B. Legio: *Anecta*

Unterglocken und Nectosom verschwunden. Pneumatophore mit apicalem Porus. Cormidien stark vereinfacht. Keine Deckblätter. Gonophoren z. T. medusenförmig, z. T. Gemmen.

Familienreihe: Rhizophysidae

Siphosom wohlausgebildet. Pneumatophore ähnlich *Cryptosiphonecta*, aber mit apicalem Porus und Wurzelzellen. Gonophoren jeder Traube z. T. medusenförmig, z. T. Gemmen.

Familie *Rhizophysidae*. *Rhizophysa* PÉRON & LESUEUR (Fig. 510, 484, 470), *Bathypysa* STUDER (= *Pterophysa* FEWKES.)

Familienreihe: Epibuliidae

Rhizophysidae, deren Siphosom verkürzt und blasenartig ist. Taster statt Unterglocken.

Familie *Epibuliidae*. Tentakel verzweigt, ohne Nesselknöpfe. *Epibulia* ESCHSCHOLTZ.

Familienreihe: Physaliidae

Siphosom zu enormer Blase umgewandelt, die ganz von der blasenförmigen Pneumatophore ausgefüllt ist und auf der Unterseite die Cormidien trägt. Gonophoren jeder Traube z. T. medusenförmig, z. T. Gemmen.

Familie *Physaliidae*. *Physalia* LAMARCK (Fig. 511, 495).

Familienreihe: Chondrophora

Siphosom scheibenförmig. Pneumatophore ganz umgewandelt, knorpelartig. Ein einziger, zentraler Säugmagen, umgeben von den saugmagenartig umgewandelten Traubenstielen (Genitalmagen). Gonophoren alle medusenförmig. Tentakel randständig, tasterartig.

Familie *Velellidae*. Scheibe elliptisch mit aufrechtem Segel. Tentakel fadenförmig, unverzweigt. *Velella* LAMARCK (Fig. 464, 472, 481, 496).

Familie *Porpitidae*. Scheibe rund, ohne Segel, mit radiären Furchen. Tentakel keulenförmig mit gestielten Nesselknöpfen. *Porpita* LAMARCK, *Porpema* HAECKEL.

Literatur zur Ordnung Siphonophora

Literatur

1. Zusammenfassende Darstellungen

HENRY B. BIGELOW (1911) The Siphonophorae. *Rep. Scientif. Results Exped. to the Eastern Tropical Pacific. U. St. Fish Commission Steamer Albatross 1904/05. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Col., Vol. 38* (ausführl. Literaturverzeichnis).

ERNST HAECKEL (1888) Report on the Siphonophorae, in: *Rep. Scientif. Results Voy. Challenger. Zool., Vol. 28* (ausführl. Literaturverzeichnis).

FANNY MOSER (1924) Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar-Expedition 1901/03, zugleich eine neue Darstellung der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung dieser Klasse (ausführl. Literaturverzeichnis); ferner

CARL CHUN (1897) Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. *Verh. D. Zool. Ges. Kiel.*

CARL CHUN (1889) Coelenterata. *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches II. Bd., 2. Abt. Leipzig 1889—1892.*

CARL CHUN (1897) Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. *Ergebn. Plankton-Exp. d. Humboldt-Stift., Bd. 2. Kiel u. Leipzig* (ausführl. Literaturverzeichnis).

CARL CHUN (1892) Die Canarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. II. Die Monophyiden. *Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M., Bd. 18.*

- FANNY MOSER (1921) Die Siphonophoren in neuer Darstellung. *Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., München, Mai 1921.*
- FANNY MOSER (1921) Ursprung und Verwandtschaftsbeziehungen der Siphonophoren: Versuch einer Urmedusentheorie. *Sitz.-Ber. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, XXVIII, Juli 1921.*
- K. C. SCHNEIDER (1896) Mitteilungen über Siphonophoren: II. Grundriß der Organisation der Siphonophoren. *Zool. Jahrb., Abt. Anatomie. Bd. 9.*
- K. C. SCHNEIDER (1898) Desgl. III. Systematische und andere Bemerkungen. *Zool. Anzeiger, Band 21.*

2. Entwicklungsgeschichte

- W. K. BROOKS und E. G. CONKLIN (1891) On the structure and development of the Gonophores of a certain Siphonophore belonging to the order Auronectae (HAECKEL). *John Hopkins Univ. Circulars, Bd. 10.*
- CARL CHUN (1885) Über die zyklische Entwicklung der Siphonophoren. 2. Mitt. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin; XXVI.*
- CARL CHUN (1886) Über Bau und Entwicklung der Siphonophoren. 3. Mitt. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin; XXXVIII.*
- CARL CHUN (1891) Die Canarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen: I. Stephanophyes superba und die Familie der Stephanophyiden. (Entwicklung der Gonophoren S. 56/68). *Abh. Senckenb. Naturf.-Ges. Frankfurt a. M. Bd. 16. Heft 3.*
- C. CLAUS (1863) Neue Beobachtungen über Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 12.*
- J. W. FEWKES (1885) On the Development of Agalma. *Studies Newport Marine Lab. Bull. Mus. Comp. Zool., Bd. 11, Nr. 11.*
- KARL GEGENBAUR (1854) Beiträge zur näheren Kenntnis der Schwimmpolypen. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 5.*
- ERNST HAECKEL (1869) Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Naturkundige Verhand. Prov. Utrechtsch. Genootsch. Utrecht.*
- L. LOCHMANN (1914) Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 58.*
- E. METSCHNIKOFF (1874) Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 24.*
- FANNY MOSER (1923) Die larvalen Verhältnisse der Siphonophoren in neuer Beleuchtung. *Bibl. Zoologica, Bd. 28, 1. Lief., Heft 73. Stuttgart.*
- WALTER RICHTER (1907) Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 86.*
- OTTO STECHE (1907) Die Genitalanlagen der Rhizophysalien. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 86.*
- A. WEISMANN (1883) Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. *Jena.*
- R. WOLTERECK (1904) Über die Entwicklung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. *Zool. Jahrb., Suppl., Bd. 7.*
- R. WOLTERECK (1905) Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 82.*

3. Morphologie

- M. BEDOT (1904) Siphonophores provenant des Campagnes du Yacht Princesse Alice. *Résultats Camp. scient. Monaco 27.*
- CARL CHUN (1881) Das Nervensystem der Siphonophoren. I. Der Bau und das Nervensystem der Velelliden. *Zool. Anz., Bd. 4, Nr. 77.*
- CARL CHUN (1882) Die Gewebe der Siphonophoren. II. *Zool. Anz., Bd. 5, Nr. 117.*
- CARL CHUN (1887) Zur Morphologie der Siphonophoren. II. Über die postembryonale Entwicklung von Pysalia. *Zool. Anz., Bd. 10, Nr. 263. 264.*
- CARL CHUN (1891) Die Canarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen: I. Stephanophyes superba und die Familie der Stephanophyiden. *Abh. Senckenb. Naturf.-Ges. Frankfurt a. M., Bd. 16. Heft 3.*
- CARL CHUN (1913) Über den Wechsel der Glocken bei Siphonophoren. *Sitz.-Ber. Mathem.-physik. Kl. Kgl. Sächs. Ges. f. Wissensch. Leipzig, Bd. 65.*
- C. CLAUS (1860) Über Physophora hydrostatica nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 10.*
- C. CLAUS (1863) Neue Beobachtungen über die Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. *Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 12.*
- C. CLAUS (1878) Über Halistemma tergestinum nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoriden. *Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 1.*
- A. KOROTNEFF (1882) Zur Histologie der Siphonophoren. *Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 5.*

- R. LEUCKART (1853) Zoologische Untersuchungen: Die Siphonophoren. *Gießen*.
 HEINRICH MÜNTER (1912) Morphologie und Histologie von *Hippopodius hippopus* Forskal, nebst entwicklungsgeschichtlichen Bemerkungen. *Dissert. Erfurt*.
 THEODOR SCHAEPPi (1898) Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren. *Jen. Zeitschr. Naturwiss.*, Bd. 32.
 K. C. SCHNEIDER (1892) Einige histologische Befunde an Coelenteraten. *Jen. Zeitschr. Naturwiss.*, Bd. 27.
 K. C. SCHNEIDER (1895) Mitteilungen über Siphonophoren. I. Nesselzellen. *Zool. Anz.*, Bd. 19.

4. Geographische Verbreitung

- HENRY B. BIGELOW (1913) Medusae and Siphonophorae collected by the U. S. Fisheries Steamer „Albatross“ in the Northwestern Pacific 1906. *Proc. United St. Nat. Mus.*, Bd. 44.
 HENRY B. BIGELOW (1918) Some Medusae and Siphonophorae from the Western Atlantic. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, Bd. 62.
 HENRY B. BIGELOW (1911) The Siphonophorae. Biscayan Plankton collected during a Cruise of H. M. S. „Research“ 1900. *Trans. Linn. Soc. Zool.*, Bd. 10.
 CARL CHUN (1887) Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zur Oberflächenfauna. *Bibl. Zoologica*, Bd. 1. Heft 1. Kassel.
 FANNY MOSER (1915) Die geographische Verbreitung und das Entwicklungszentrum der Röhrenquallen. *Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde, Berlin*, Jahrg. 1915, Nr. 6.
 FANNY MOSER (1915) Neue Beobachtungen über Siphonophoren. *Sitz.-Ber. Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin*, Juli 1915.
 FANNY MOSER (1917) Die Siphonophoren der Adria und ihre Beziehungen zu denen des Weltmeeres. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Abt. 1*, Bd. 126, Heft 9.
 FANNY MOSER (1920) Nordische Siphonophoren. *Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin*, Jahrg. 1920, Nr. 4—7.
 FRITZ RÖMER (1902) Die Siphonophoren. RÖMER und SCHAUDINN: *Fauna Arctica*, Bd. 2, Lief. 1.
 E. VANHÖFFEN (1906) *Nordisches Plankton*, Lief. 5, XI, S. 10—39.

5. Systematik

- ALEXANDER AGASSIZ (1865) North American Acalephae. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, Bd. 1.
 MAURICE BEDOT (1893) Revision de la Famille des Forskalides. *Revue Suisse Zool.*, Bd. 1.
 MAURICE BEDOT (1896) Les Siphonophores de la Baie d'Amboine. Étude suivie d'une révision de la famille des Agalmides. *Revue Suisse Zool.*, Bd. 3.
 T. H. HUXLEY (1859) The oceanic Hydrozoa. *London*.
 A. KÖLLIKER (1853) Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina. *Leipzig*.
 A. D. LENS und TH. VAN RIEMSDIJK (1908) The Siphonophorae of the Siboga-Expedition. „Siboga“-Expeditie. *Monogr.*, Bd. 38.