

SITZUNG VOM 13. JANUAR 1913.

Über den Wechsel der Glocken bei Siphonophoren.

Von

CARL CHUN.

Vor längerer Zeit führte ich den Nachweis, daß die Larven der Calycophoriden eine müthenförmige Schwimmglocke zur Ausbildung bringen, welche durch heteromorph gestaltete Glocken ersetzt wird¹⁾ (Fig. 1). Diese definitiven Glocken treten entweder in der Einzahl (Monophyiden), oder in der Zweizahl (Diphyiden) oder in einer Vielzahl (Polyphyiden) auf. Bei den Diphyiden werden die definitiven Glocken durch Nachrücken von identisch gestalteten Reserveglocken ersetzt, und zwar betrifft dieser Ersatz sowohl die obere wie die untere Schwimmglocke.

Den Nachweis einer heteromorphen larvalen Glocke vermochte ich allerdings nur für die Anfangs- und Endglieder der Reihe zu führen, nämlich für eine Monophyide (*Muggiaea*) und für eine Polyphyide (*Hippopodius*). Aus den Abbildungen von früheren Autoren — insbesondere von METSCHNIKOFF — läßt sich allerdings mit Sicherheit erschließen, daß alle Calycophoriden eine hinfällige larvale Glocke zur Ausbildung bringen.

Ich versuchte nun weiterhin darzulegen, daß die Larvenglocke der Calycophoriden homolog ist der Pneumatophore der Physophoriden. Wenn auch dieser Nachweis mir für die einheitliche Auffassung des Baues der Siphonophoren bedeutungsvoll erscheint, so ist er doch bisher nahezu unbeachtet geblieben. Ich gestatte mir daher nochmals zu betonen, daß alle Siphonophoren eine larvale Glockenanlage zur Ausbildung bringen, die bei den Calycophoriden

1) C. CHUN, Über die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitz.-Ber. Akad. Wissensch. Berlin 1882, LII p. 1155, Taf. XVII. — Ders. Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Bibl. Zoologica 1887, Bd. I, p. 13—15, Taf. II, Fig. 1—3. — Ders. Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verhandl. D. Zoolog. Gesellsch. 1897.

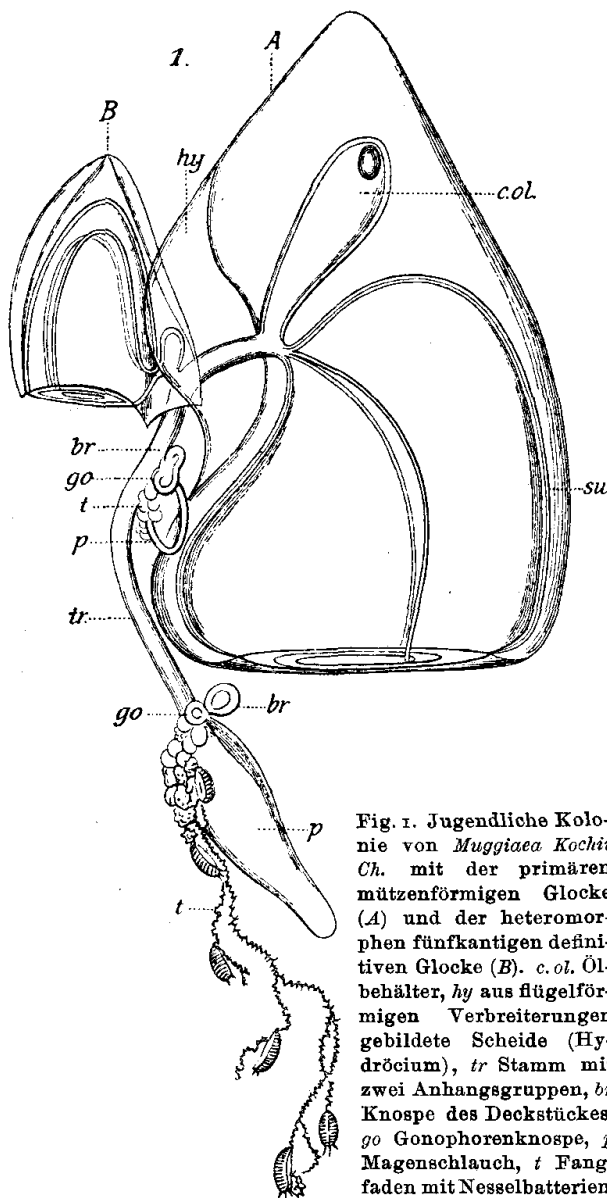


Fig. 1. Jugendliche Kolonie von *Muggiaea Kochii* Ch. mit der primären mützenförmigen Glocke (A) und der heteromorphen fünfkantigen definitiven Glocke (B). c.ol. Ölbehälter, hy aus flügelartigen Verbreiterungen gebildete Scheide (Hydröcium), tr Stamm mit zwei Anhangsgruppen, br Knospe des Deckstückes, go Gonophorenknospe, p Magenschlauch, t Fangfaden mit Nesselbatterien.

abgeworfen und durch heteromorph gestaltete definitive Glocken ersetzt wird, bei den Physophoriden dagegen zu einer Pneumatophore sich entwickelt. Sie erhält sich neben den heteromorph gestalteten Glocken oder unterdrückt durch ihre mächtige Entwicklung die Ausbildung von weiteren Schwimmglocken.

Seit der Veröffentlichung meiner — allerdings recht kurz gefaßten — Mitteilungen über den Glockenwechsel der Calycophoriden hat kein Beobachter den Versuch gemacht, an lebendem Material meine Angaben zu prüfen oder sie auf jene Calycophoriden auszuweiten, deren larvaler Glockenwechsel unbekannt ist. Wohl aber hat es nicht an Versuchen gefehlt, die Be-

deutung dieser Befunde herabzusetzen und sie in anderem Lichte erscheinen zu lassen. Neuerdings hat in drei Publikationen F. Moser¹⁾

1) F. Moser, Über Monophyiden und Diphyiden, Zool. Anzeiger Bd. XXXVIII, Nr. 18/19. 1911. — Dies. Über die verschiedenen Glocken der Siphonophoren und ihre Bedeutung, ibid. Bd. XXXIX, Nr. 11/12. 1912. — Dies. Die Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung. Verh. D. Zool. Gesellsch. 1912, p. 320.

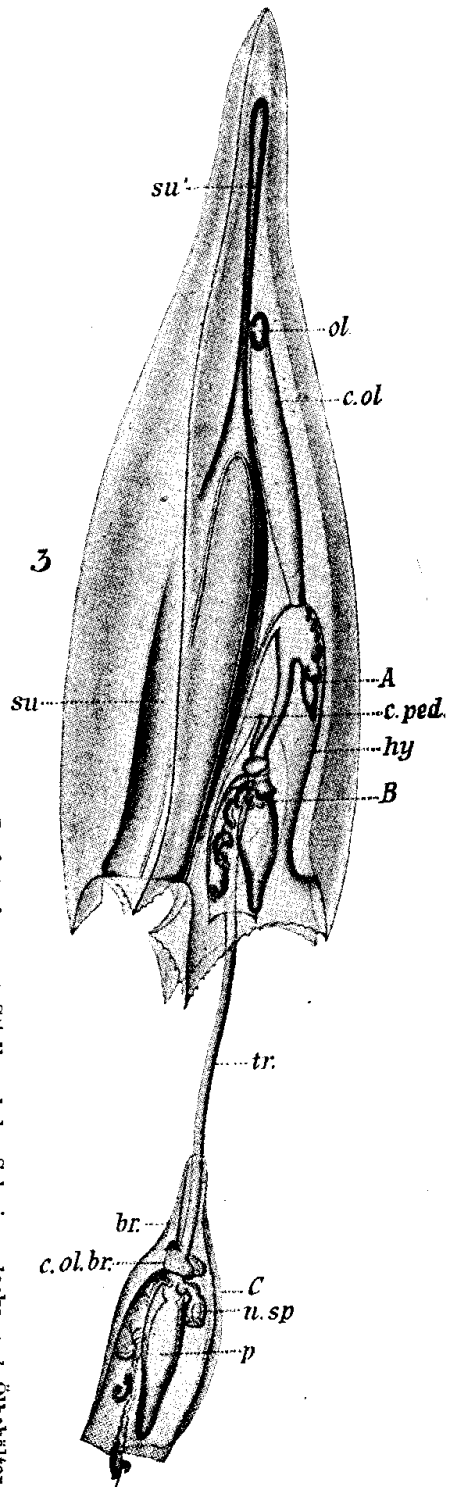
sich speziell mit den hier ange-deuteten Fragen beschäftigt und an der Hand des konservierten Materiales der Südpolar-Expedition den Nachweis zu führen versucht, daß meine Verallgemeinerungen nicht zutreffen. Ich bedaure, den Anschauungen von MOSER, die am ausführlichsten in dem Vortrage auf der Zoologen-Versammlung in Halle dargelegt wurden, nachdrücklich entgegen-treten zu müssen.

Den Ausgangspunkt für die Darstellung von MOSER bildet der vermeintliche Nachweis, daß eine zierliche Monophyide, nämlich die an den Kanarischen Inseln von mir¹⁾ beobachtete *Doramasia picta* (Fig. 2), in den Entwicklungskreis der weit verbreiteten *Diphyes dispar* gehört. Damit taucht denn wiederum der schon von CLAUS gegen meine Beobachtungen gemachte Einwand auf, daß es nämlich keine Monophyiden mit kantigen Schwimmglockengäbe. Wenn auch dieser Einwand zunächst auf *Doramasia* beschränkt wird, so gibt ihm MOSER doch die allgemeine Fassung: „Die Monophyiden wurden zu einer Ablagerungsstätte für unerkannte Diphyiden.“

Was nun die Behauptung an-belangt, *Doramasia picta* sei das

1) C. CHUN. Die Canarischen Siphonophoren II, Die Monophyiden, Abh. Senckenbergische Naturf. Gesellsch., Bd. XVIII, 1895, p. 91. Taf. VIII. IX.

Fig. 2. *Doramasia picta* Ch. A jüngere, B mittlere, C ältere Stammgruppe. br Deckstück, c. ped. Stielkanal der Schwimmglocke, c. ol. Ölbehälter, c. ol. br. Ölbehälter des Deckstückes, hy Hydrocoelum, n. sp. Spezialschwimmglocke, ol Öltropfen, p Magenschlauch, su Subumbrella, su' verengter Teil der Subumbrella, tr Stamm.



jugendliche Einglockenstadium von *Diphyes dispar*, so begnüge ich mich, von den mannigfachen Bedenken, die sie hervorruft, nur

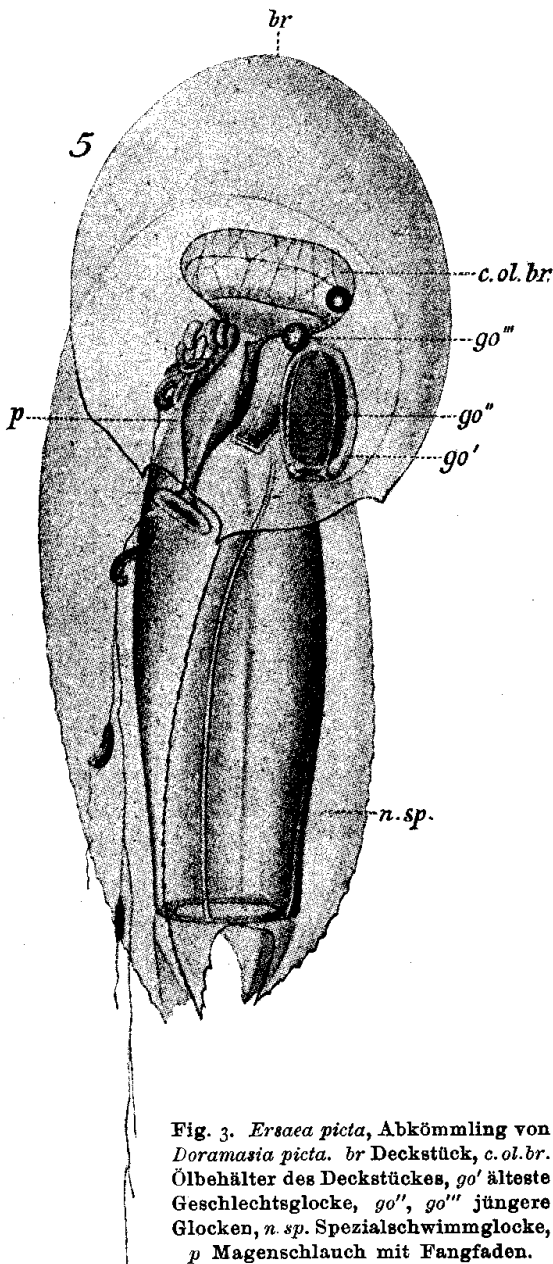


Fig. 3. *Ersaea picta*, Abkömmling von *Doramasia picta*. *br* Deckstück, *c.ol.br*. Ölbehälter des Deckstückes, *go'* älteste Geschlechtsglocke, *go''*, *go'''* jüngere Glocken, *n.sp.* Spezialschwimmglocke, *p* Magenschlauch mit Fangfaden.

eines geltend zu machen. *Doramasia* produziert Eudoxien, welche der längst-bekannten und von HUXLEY¹⁾ wohl charakterisier-ten *Eudoxia* (*Ersaea*) *Bojani* sehr nahe stehen. Diese Eudoxie fällt leicht auf durch ihr schildförmiges flaches Deckstück mit einem ovalen, quergestellten Öl-behälter (Fig. 3). Außerdem besitzt sie mehrere, auf verschiedenen Entwick-lungsstufen stehende Ge-schlechtsglocken und eine große Spezialschwimm-glocke. Von *Diphyes dispar* Cham-Eys. (*Diphyopsis campanulifera* Quoy Gaim.), die eine Charakterform für die warmen ozeanischen Stromgebiete abgibt, wies ich nach, daß ihre Eudoxien sich zu der gleichfalls be-kannten *Eudoxia Lessonii* Huxl. ausbilden. Sie be-sitzt ein helmförmiges Deck-stück und zeigt zwar auch eineSpezialschwimmglocke, weicht aber in allen son-stigen Punkten auffällig von *Ersaea Bojani* ab. Wäre *Doramasia picta* das Ein-

glockenstadium von *Diphyes dispar*, so ergäbe sich das merkwürdige Verhalten, daß eine und dieselbe Art in ihrer Jugend geschlechts-

1) TH. H. HUXLEY, Oceanic Hydrozoa. 1859, p. 59, Taf. III, Fig. 7.

reife Eudoxien produziert, welche ein völlig abweichendes Verhalten von den im Alter erzeugten Eudoxiengruppen erkennen lassen. Ein so komplizierter mit Dissogonie kombinierter Generationswechsel ist noch niemals bei Calycophoriden nachgewiesen worden.

Bei meiner Schilderung der *Doramasia picta* habe ich darauf hingewiesen, daß ich gegen 40 lebende Exemplare beobachtete, ohne jemals an der Wurzel des Stammes unterhalb der einzigen kantigen Schwimmglocke eine Knospe für eine weitere Glockenanlage nachweisen zu können. Wäre wirklich die *Doramasia* eine verkannte Diphyide, so müßte zu jener Zeit, wo sie Eudoxien abschnürt, die mit reifen Genitalglocken ausgestattet sind, auch die Anlage für die untere Diphyidenglocke sich scharf abheben. Am lebenden Objekt sind derartige Knospenanlagen schon auf dem frühesten Stadium kenntlich, vorausgesetzt, daß man die Mühe nicht scheut, die Streckung des Stammes abzuwarten. Am konservierten Material freilich mit seinem meist krampfhaft kontrahierten Stamm sind solche Feinheiten weit schwieriger und meist erst auf späteren Entwicklungsstadien wahrzunehmen. Wer den Nachweis zu führen versucht, daß *Doramasia picta* in den Entwicklungskreis von *Diphyes dispar* gehört, darf sich nicht mit der apodiktischen Behauptung, daß dem so sei, begnügen. So lange nicht bewiesen ist, daß sie nach der Produktion der als *Ersaea Bojani* bezeichneten Eudoxie eine untere Schwimmglocke anlegt, daß alle Stammgruppen später radikal ihre Form ändern und als *Eudoxia Lessonii* sich lösen, muß ich darauf bestehen, daß *Doramasia* als Monophyide anerkannt werde. Dasselbe gilt für alle von mir beschriebenen Monophyiden mit kantigen Glocken, die bis jetzt niemand als „Ablagerungsstätte unerkannter Diphyiden“ zu erweisen vermochte.

Weiterhin sucht MOSER nachzuweisen, daß ein prinzipieller Gegensatz zwischen der oberen und unteren Glocke der Diphyiden existiert, insofern nur die Unterglocke durch Ersatzglocken verdrängt werde, niemals aber die Oberglocke. Die von GEGENBAUR¹⁾ und mir beobachteten Knospen von Ersatzoberglocken seien verkannte Knospen von Ersatzunterglocken. Ich halte es nicht für zulässig, daß man meine positiven Angaben über den Wechsel von Oberglocken durch Ersatzglocken bei *Diphyes turgida* der Theorie zuliebe umdeutet: die Ab-

1) GEGENBAUR. Beiträge zur näheren Kenntnis der Schwimmpolypen in: Zeitschr. Wiss. Zool. Bd. 5. 1854 p. 317.

bildung, die ich von einer oberen Ersatzglocke der *Diphyes turgida* gab (1885 Taf. II. Fig. 8), zeigt außer der Anlage des Ölbehälters den typischen Habitus und Gefäßverlauf einer oberen Glocke! Außer bei der erwähnten *Diphyes*-Art habe ich, wie einst GEGENBAUR, Ersatzglocken für die obere Schwimmglocke bei *Galeolaria aurantiaca* wahrgenommen. Sie fallen durch ihre Größe auf und lassen sich unschwer zu funktionierenden, lebhaft pumpenden Oberglocken züchten. Dasselbe gilt für die von mir an den Canaren beobachtete *Epibulia monoica*, welche in regelmäßigem Rhythmus die obere und untere Glocke durch Reserveanlagen verdrängt. Endlich sei erwähnt, daß die zierliche *Lilyopsis rosea* mit ihren beiden nur wenig verschiedenen Glocken einen alternierenden Glockenwechsel aufweist. Neuere Untersuchungen, die ich im vergangenen Herbst über den Glockenwechsel anstellte, ergaben allerdings, daß die *Diphyiden* sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten, insofern alle Reserveglocken, die ich bei *Diphyes Sieboldii* und bei *Abyla pentagona* beobachtete, die Charaktere von Unterglocken aufwiesen. Es macht den Eindruck, als ob bei einem festen Verbande zwischen den beiden Glocken nur die Unterglocken, bei einem lockeren dagegen beide Glocken durch nachrückende Reserveanlagen verdrängt würden. Für die morphologische Gleichwertigkeit beider Glocken habe ich mich bereits früher (1897 p. 73) ausgesprochen, indem ich hervorhob, daß *Diphyiden*, z. B. *Galeolaria ovata*, existieren, bei denen die Unterglocke noch einen kurzen Ölbehälter aufweist und keineswegs in prinzipiellem Gegensatz zu der Oberglocke steht.

Damit erledigt sich auch der Versuch von MOSER, die unteren Glocken von Geschlechtsglocken abzuleiten. Die Stammgruppen entstehen, wie ich früher (1897, Fig. 11, z.) von *Hippopodius* nachwies und wie dies neuerdings durch RICHTER¹⁾ bestätigt wurde, von einer Urknospe (RICHTER nennt sie Stammknospe), deren Existenz freilich von MOSER in Abrede gestellt wird. Eine derartige Urknospe habe ich bei den gesamten Calycophoriden, die ich an den Kanarischen Inseln und im Mittelmeer beobachtete, am proximalen Stammabschnitt nachweisen können. Man muß allerdings sich der Mühe nicht verdrießen lassen, solange zu warten, bis der kontrahierte Stamm sich streckt. Dann aber tritt in voller Klarheit die Urknospe als eine meist sichelförmig gestaltete Ver-

1) W. RICHTER, Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren. Zeitschr. Wiss. Zool., Bd. 86. 1907.

dickung des Stammes hervor, welche an ihrem proximalen Ende sich spitz auszieht, an ihrem distalen allmählich Kerben erkennen läßt, welche die Stammgruppen liefern. Daß die Geschlechtsprodukte sich bereits in der Urknospe differenzieren und in die von den Polypen sich abhebenden Genitalglocken einwandern, haben sowohl STECHE wie RICHTER nachgewiesen.

An dieser Stelle will ich die Verhältnisse nicht im einzelnen schildern sondern nur hervorheben, daß in der Nähe der eben erwähnten Urknospe für Stammgruppen eine zweite Knospungszone auftritt (es geht dies auch aus meiner oben erwähnten Figur von *Diphyes turgida* hervor), welche die gesamten Schwimmglocken liefert. Diese Urknospe für die Schwimmglocken ist völlig getrennt von der Urknospe für die Stammgruppen und liegt entweder im rechten Winkel zu der letzteren oder ist ihr direkt opponiert (Fig. 6). Aus diesem Verhalten geht klar hervor, daß ein Gegensatz zwischen den Stammgruppen und den Schwimmglockenanlagen besteht, nicht aber, daß die Schwimmglocken auf modifizierte Deckstücke und Genitalglocken zurückgeführt werden können.

MOSER sucht den angeblichen prinzipiellen Gegensatz zwischen oberen und unteren Schwimmglocken auch damit zu begründen, daß nur die unteren Glocken, nicht aber die oberen, als ein Produkt des Stammes aufgefaßt werden. „Die definitive Oberglocke ist nicht, wie CHUN annimmt, ein Produkt des Stammes, sondern umgekehrt, der Stamm ein Produkt und integrierender Bestandteil der Oberglocke.“ Da nun meine früheren Angaben über den Glockenwechsel bei *Muggiaea* dieser Auffassung entgegenstehen, insofern sie lehren, daß die einzige Oberglocke distalwärts von der Larvenglocke am Stamme knospt (Fig. 1), so kommt MOSER zu dem gewagten Schluß, „daß sämtlichen Monophyiden wie den Diphyiden ein derartiger larvaler Glockenwechsel fehlt“. Nachdem man über die von mir aufgestellten Knospungsgesetze den Stab gebrochen hat, wird nunmehr auch der larvale Glockenwechsel in Abrede gestellt, ohne daß in beiden Fällen auch nur der Versuch unternommen wäre, auf dem einzig zulässigen Wege, nämlich durch Nachprüfung am lebenden Materiale, meine Beobachtungen zu kontrollieren. Da darf man sich freilich nicht wundern, wenn derartige Behauptungen sich als recht kurzlebig erweisen: sowohl *Diphyes* wie *Galeolaria* kommt ein larvaler Glockenwechsel zu. Er vollzieht sich in derselben Form, wie ich dies an der Hand meiner Beobachtungen an *Muggiaea* und auf Grund der embryologischen Befunde von METSCHNIKOFF schon

früher als wahrscheinlich, wenn nicht selbstverständlich, voraus-
sagte.

Ich verdanke die Kenntnis dieser Tatsache den Untersuchungen
eines Schülers, Herrn LOCHMANN, mit dessen Zustimmung ich die

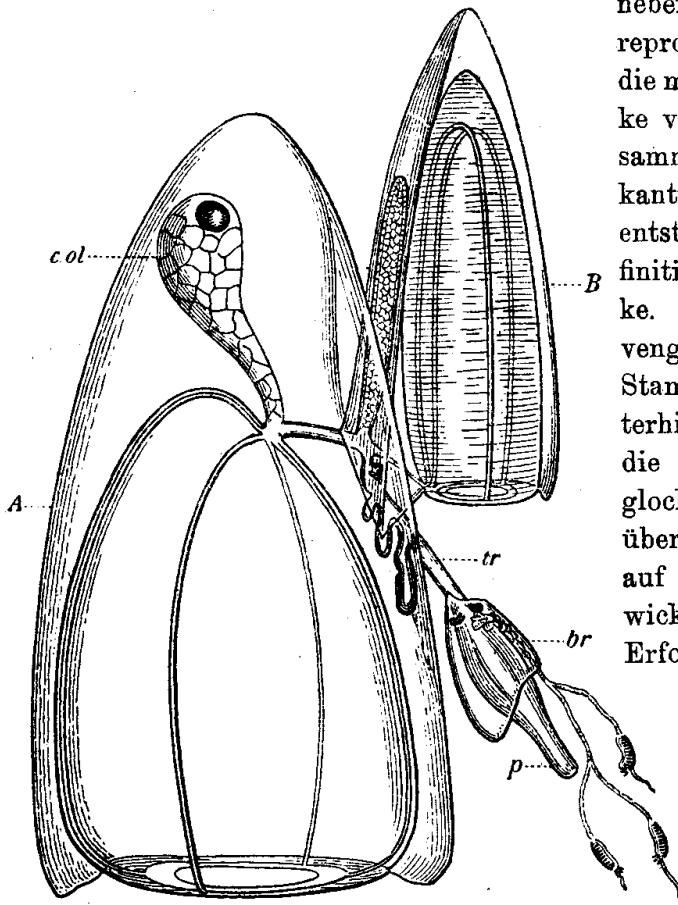


Fig. 4. *Diphyes Sieboldii*. Larvenglocke (A) im Zusammenhang
mit der heteromorphen definitiven Oberglocke (B). *col.* Öl-
behälter der Larvenglocke, *tr* Stamm mit den sukzessive an
Größe zunehmenden Gruppen, *br* Deckstück, *p* Magenschlauch
der ältesten Gruppe.

nebenstehende Figur 4
reproduziere. Sie zeigt
die mützenförmige Glocke
von *Diphyes* im Zu-
sammenhange mit der
kantigen am Stamme
entstehenden oberen de-
finitiven Schwimglocke.
Der von der Lar-
venglocke ausgehende
Stamm (*tr.*) weist wei-
terhin die Knospe für
die untere Schwim-
glocke und ihr gegen-
über die Stammgruppen
auf verschiedenen Ent-
wicklungsstadien auf.

Erfolgt eine Trennung
der kleinen Lar-
venglocke von der
definitiven Ober-
glocke, so wird
rasch der die
Glocken ursprüng-
lich verbindende
Stammzipfel re-
sorbiert. Nach
meinen Beobach-

tungen kann man bisweilen noch am nächsten Tage einen Rest des
abgerissenen Stammes beobachten, nicht mehr indessen auf späteren
Stadien.

Die postembryonale Entwicklung des Hippodius.

Zum Schluß meiner Darlegung gestatte ich mir einige Bemerkungen
über die larvalen Glocken des Hippodius zu machen. Ich
habe sie im August und September 1912 in der Zoologischen

Station zu Neapel beobachtet und ergreife gern die Gelegenheit, Prof. REINHARD DOHRN für die liebenswürdige Veranstaltung von Dampferfahrten zum Zwecke des Fischens von Tiefenplankton bestens zu danken. Es bilden nämlich die Larven von *Hippopodius* einen charakteristischen Bestandteil des Tiefenplankton, in dem ich sie schon 1886 nachwies. Ich habe sie späterhin an den Kanarischen Inseln bei Veranstaltung von Zügen in größeren Tiefen wiedergefunden (1888 p. 10 Fig.) und vermag nunmehr eine lückenlose Darstellung der postembryonalen Entwicklung zu geben. Zwei der interessantesten Stadien, welche die Anfangs- und Endglieder der Reihe betreffen, gestatte ich mir an dieser Stelle zu schildern.

Die jüngsten Stadien, welche zur Beobachtung gelangten, (Fig. 5) zeigen eine larvale birnförmige Glocke von 1,5 mm Durchmesser, wie ich sie schon früher abgebildet hatte. In der tiefen Scheide, welche auf der Ventralseite der Umbrella ausgebildet ist, bemerkt man den aus saftreichen Zellen gebildeten horizontal verlaufenden Ölbehälter

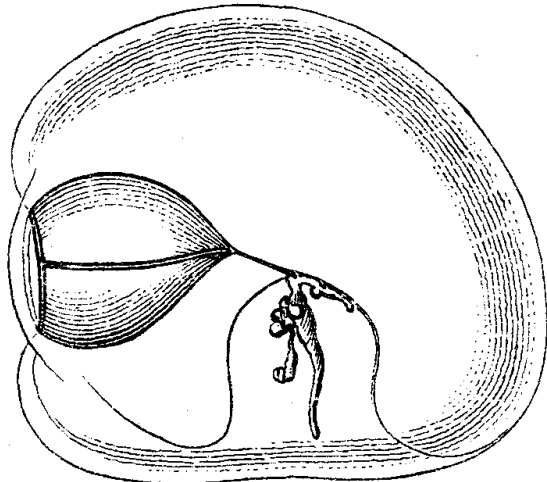


Fig. 5. *Hippopodius luteus* Eschsch. Junges freischwimmendes Larvenstadium.

(Fig. 6, c. ol.). Von ihm geht das Stielgefäß (c. ped.) zu der Subumbrella (su) aus. Vor allem fällt ein größerer schlanker Magenpolyp (p) auf, der weit aus der Scheide hervorragen kann. Er sitzt vermittelst eines längeren stielartigen Abschnittes, welcher als der Stamm (tr.) der jugendlichen Kolonie aufzufassen ist, dem Ölbehälter an. Am Stamme treten zwei flache Knospen auf, deren eine (a) proximal an der Ventralseite — ungefähr gegenüber dem Ursprung des subumbrellaren Stielgefäßes —, deren andere (b) distal, schräg gegenüber der eben erwähnten gelegen ist. Insofern knüpft sich nun an dieses jugendliche Stadium ein besonderes Interesse, als die beiden Urknospen (denn als solche sind die Knospenanlagen aufzufassen), von vornherein nicht nur verschiedene Lagebeziehungen, sondern auch verschiedene Bedeutung besitzen: die distale, (b) hat alle definitiven Schwimglocken, die proximale (a) alle Stammgruppen zu liefern.

So findet denn die Doppelnatur der Siphonophorenkolonie schon auf frühen Stadien ihren Ausdruck in zwei Knospenanlagen, deren eine die Schwimmsäule, deren andere die gesamten Stammgruppen zu liefern hat. Diese „Urknospen“ können sich — wie dies oben betont wurde — das ganze Leben hindurch erhalten und ein umfangreiches undifferenziertes Zellmaterial darstellen, aus dem sich nach bestimmten Gesetzen einerseits die Schwimglocken, andererseits

die Stammgruppen abgliedern.

Was speziell die Urknospe für die Schwimglocken anbelangt, so sei erwähnt, daß sie nur bei den Monophyiden ganz in den Aufbau der einzigen definitiven Glocke aufgeht. Bei Diphyiden und Polyphyiden bleibt neben der Knospe für eine definitive Schwimglocke stets ein proximaler Rest der Urknospe erhalten, der wiederum in analoger Weise weitere Knospen liefert.

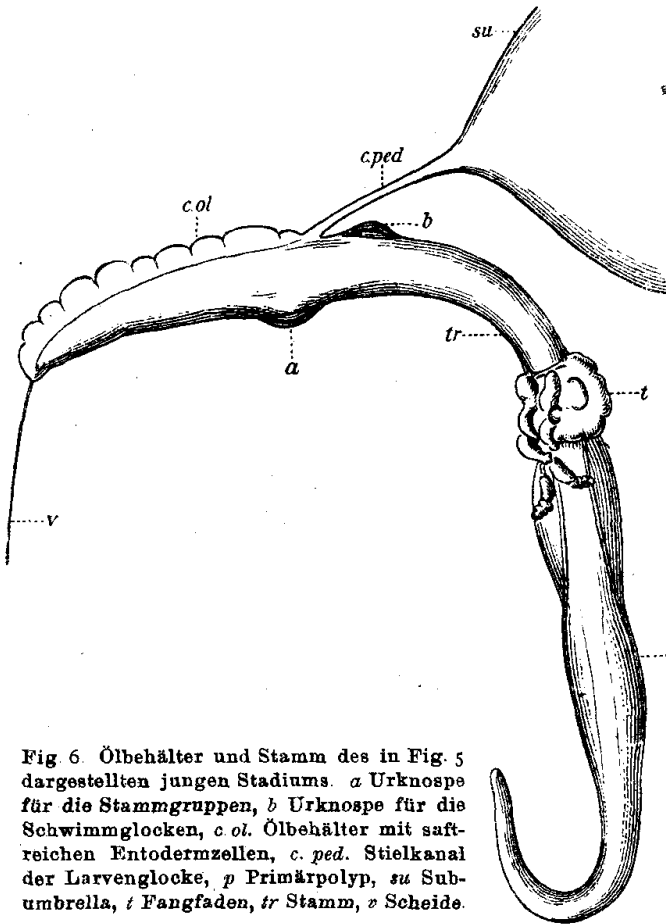


Fig. 6. Ölbehälter und Stamm des in Fig. 5 dargestellten jungen Stadiums. *a* Urknospe für die Stammgruppen, *b* Urknospe für die Schwimglocken, *c. ol.* Ölbehälter mit saftreichen Entodermzellen, *c. ped.* Stielkanal der Larvenglocke, *p* Primärpolyp, *su* Subumbrella, *t* Fangfaden, *tr* Stamm, *v* Scheide.

Die Urknospe für die Stammgruppen kann eine ansehnliche Größe erreichen, wie dies speziell auch für *Hippopodius* zutrifft. Distalwärts ist sie gekerbt, indem sie sich in eine Reihe von sukzessive an Größe zunehmenden Knospen zerlegt, deren jede die Anlage von Magenschlauch, Fangfaden und Genitalglocken enthält. Es erfolgt also die Entwicklung der Stammgruppen auch bei *Hippopodius* nach dem für die Diphyiden und für Monophyiden gültigen Modus, wie ich ihn speziell von *Sphaeronectes* abbildete (1885

Taf. II, Fig. 2). Wenn MOSER behauptet, daß alle Constituenten einer Stamm — resp. Eudoxiengruppe: Magenschlauch, Fangfaden, Deckstück und Genitalglocke — nicht aus einer einzigen Stammknospe entstehen, sondern getrennt angelegt werden, so kann sich eine derartige Auffassung nur aus dem ausschließlichen Studium konservierten Materials erklären.

Da nun die Urknospe für die Stammgruppen zugleich auch die Urkeimzellen enthält, welche später auf die Gonophorenknospen

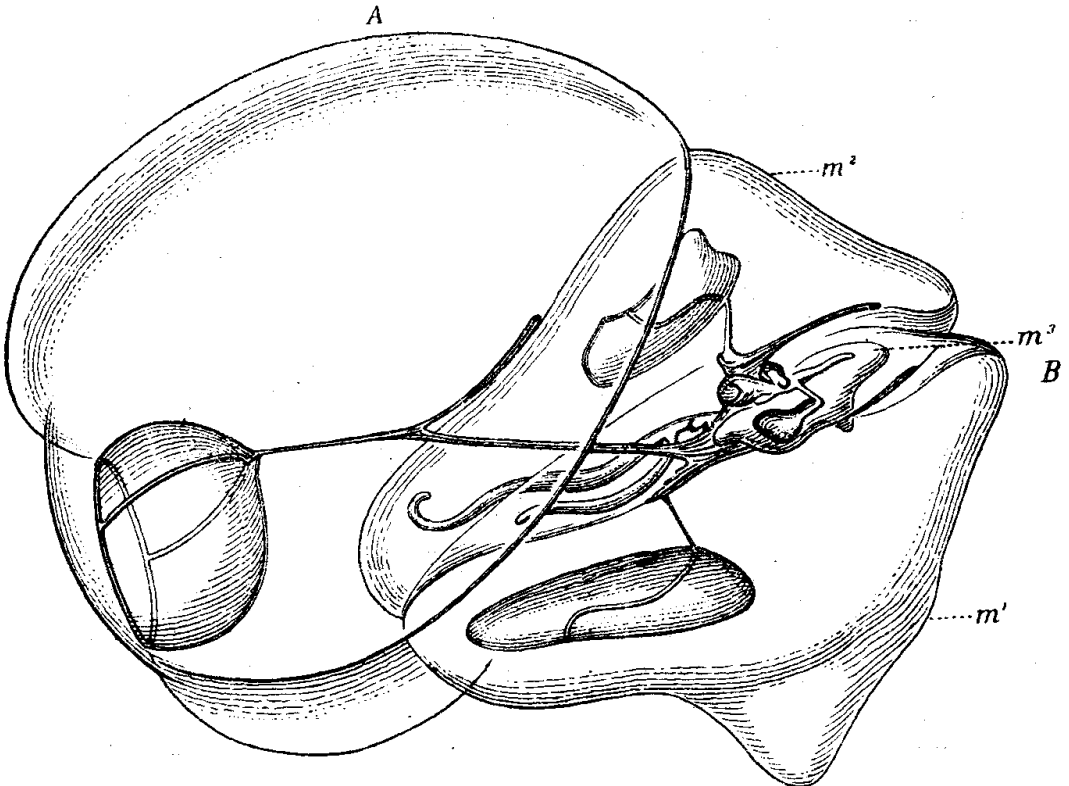


Fig. 7. *Hippopodius luteus* Eschsch. Älteres Stadium, das eine große larvale Glocke (A) im Zusammenhang mit den definitiven heteromorphen Glocken (B) zeigt. m^1 , m^2 , m^3 die an Größe sukzessive abnehmenden definitiven Glocken.

übertragen werden, so bedürfen die Untersuchungen WEISMANN'S über die Entstehung und Wanderung der Sexualzellen durchaus einer Ergänzung und Vertiefung, indem sie auf die Urknospen ausgedehnt werden.

Wenn ich auch späterhin die postembryonale Entwicklung von *Hippopodius* eingehend darzustellen gedenke, so glaubte ich doch an die Beschreibung des jüngsten Stadiums einige allgemeine Bemerkungen anknüpfen zu dürfen, welche durch das Auftreten zweier Urknospen von verschiedener Bedeutung nahe gelegt werden.

Da die Entstehungsweise der definitiven Stammanhänge — speziell der Schwimmglocken — auf einigen meiner früheren Abbildungen angedeutet wurde, so begnüge ich mich an dieser Stelle mit der Schilderung der ältesten Stadien (Fig. 7). Ich habe sie im vergangenen Herbst durchaus nicht selten im Tiefenplankton beobachtet und war vor allem durch die auffällige Größe der larvalen Glocke überrascht. Sie erreicht bei einem Durchmesser von 12—14 mm den Umfang einer *Lizzia* oder *Bougainvillea* und täuscht bei oberflächlicher Betrachtung eine Meduse von mittlerer Größe vor. Das am weitesten vorgeschrittene Stadium, welches ich beobachtete, zeigte eine mächtige Larvenglocke, deren breit ausgedehnte Scheide die weit aus ihr hervorragende junge Hippopodius-Kolonie umschließt. Die ältesten definitiven Glocken sind nahezu ebenso lang wie die larvale Glocke. Die von der letzteren umschlossene Kolonie besteht aus drei Glocken, (m^1, m^2, m^3), innerhalb deren man die knospenförmigen Anlagen zu zwei weiteren Glocken wahrzunehmen vermag. (Fig. 8 m^4, m^5). Daß alle diese Glocken sukzessive an Größe abnehmen, braucht wohl kaum noch besonders betont zu werden. Die Verbindung zwischen der larvalen Glocke und der ältesten definitiven Hippopodiusglocke erfolgt durch einen langen, von einem Gefäß durchsetzten muskulösen Strang (*mu. larv.*), der von dem proximalen Ende des Ölbehälters der Larvenglocke ausgeht und sich bis zur Urknospe für die Stammgruppen (*a*) hinzieht. Obwohl er relativ zart ist, vermag er doch noch auf einem so weit entwickelten Stadium den Zusammenhang der großen larvalen Glocke mit der jungen Kolonie zu wahren. Jede unsanfte Berührung genügt freilich, um eine sofortige Isolierung der Larvenglocke herbeizuführen. So mag es sich denn auch erklären, daß ich nur zweimal die junge Kolonie im Zusammenhang mit der großen Larvenglocke antraf, und ich darf es geradezu als einen besonderen Glückszufall bezeichnen, wenn es mir gelang, sie zu zeichnen, bevor die Lösung der larvalen Glocke erfolgte. Da indessen dieselben Tiefenfänge, welche diese späten Stadien enthielten, zugleich auch zahlreiche isolierte Larvenglocken und junge Hippopodien aufwiesen, die zum Teil noch größer waren, als die eben beschriebenen, so dürfte ein Zusammenhang beider auch noch auf weiter vorgeschrittenen Stadien sich nachweisen lassen.

Obwohl die von der Larvenglocke umschlossene Hippopodius-Kolonie noch recht jung ist, so läßt sie doch erkennen, daß die älteste definitive Glocke sich bereits vom Stamme abzuzweigen be-

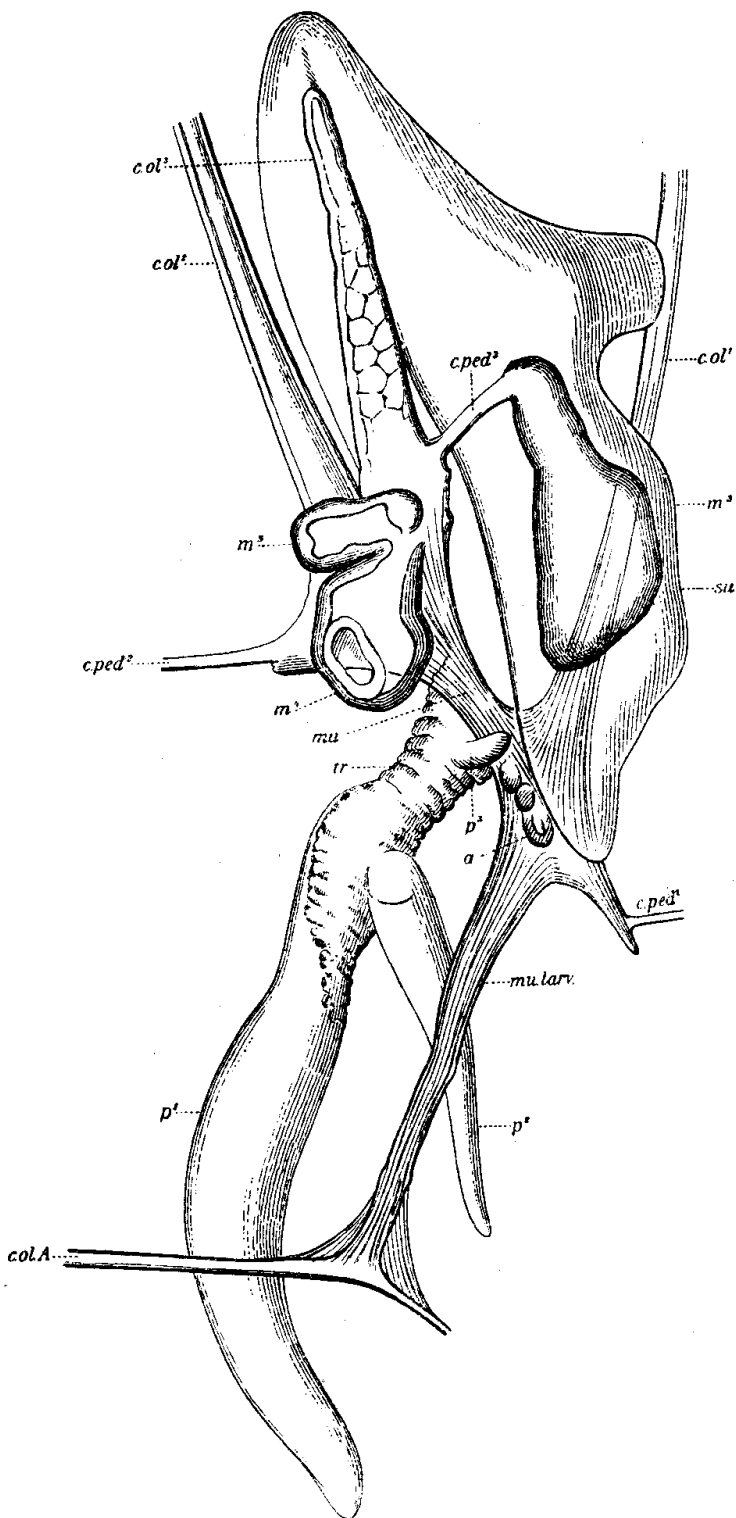


Fig. 8. Stamm und Gruppenhänge des in Fig. 7 dargestellten älteren Stadiums. α Urknospe der Stammgruppen, $c, ol^{1,2,3}$ Öbelhaller der definitiven Schwimmglocken, c, ol . Δ Öbelhaller der Larvenglocke, $c, pod^{1,2}$ Stielkanäle der Schwimmglocken, m^1 junge definitive Glocke, m^4, m^5 Knospen von Schwimmglocken; an der Basis von m^5 liegt die Urknospe für die Glocken, p^1, p^2, p^3 Magnetschnüde, mu Muskelband (Seitenstamm) für die definitiven Glocken, $mu, larv$. Muskelband für die Larvenglocke, su Subumbrella, tr Stamm.

ginnt und damit ein Verhalten einleitet, welches der erwachsenen Kolonie zukommt. Hier hängen die Schwimmglocken an einem zickzackförmigen Muskelbände (den zusammenfließenden Stielabschnitten der Glocken), das neben dem Stamm herabpendelt. Dieses Abdrängen gilt bei dem vorliegenden Stadium in erster Linie der larvalen (*mu. larv.*) und, wie bereits erwähnt, der ältesten definitiven Glocke (*mu.*). Offenbar wird es durch den Druck der nachrückenden jüngeren Glocke und durch den Zug, welchen der lange Muskelstiel der Larvenglocke auf das proximale Stammende ausübt, begünstigt.

An der Stelle, wo der Muskelstiel der Larvenglocke breit in die Stielmuskelblätter der definitiven Glocken überfließt, liegt die Urknospe für die Stammgruppen (*a*). Sie hat zwei Stammknospen abgeschnürt, welche auf den von den Muskelblättern sich abzweigenden Stamm überrücken. Er streckte sich nicht während der Beobachtung und zeigt außer dem langen endständigen Magenschlauch einen zweiten jüngeren.

Die hier geschilderten postembryonalen Entwicklungsvorgänge lassen sich schwer mit den eigenartigen Vorstellungen in Einklang bringen, welche neuerdings über den Bau von Hippopodius und der nahe verwandten Vogtia geäußert wurden. MOSER erklärt, bei Polyphyiden endlich die larvale Primärglocke — sowohl bei Hippopodius, wie bei Vogtia — aufgefunden zu haben. Es habe aber den Anschein, daß es sich gar nicht um ein Larvenorgan, sondern um die definitiven oberen Glocken der betreffenden Gattungen handele. Die charakteristischen hufeisenförmigen Glocken von Hippopodius seien gar keine Oberglocken, sondern lediglich Unterglocken, welche bei Vogtia modifizierte Deckblätter, bei Hippopodius dagegen modifizierte Genitalglocken repräsentieren sollen.

Es fällt mir schwer, diese Anschauungen, welche freilich noch nicht näher begründet sind, mit kurzen Worten zurückzuweisen und sie mit dem tatsächlichen Verhalten in Einklang zu bringen. So bemerke ich denn nur, daß ich nachdrücklich den Versuch, die heteromorphe Larvenglocke als Oberglocke von Hippopodius zu deuten, zurückweisen muß. Sie ist homolog der mützenförmigen larvalen Glocke von Muggiaea, Diphyes und Galeolaria und wird, wie diese, abgeworfen und durch heteromorphe Glocken ersetzt. Die letzteren nun bei Hippopodius als Unterglocken zu deuten, steht wiederum nicht im Einklang mit dem tatsächlichen Verhalten. Die oberen Glocken der Diphyiden sind durch einen Ölbehälter charak-

terisiert, der den unteren Glocken fehlt. Da nun die definitiven Glocken des *Hippopodius* einen Ölbehälter aufweisen, können sie nicht als Unterglocken aufgefaßt werden. Bei *Hippopodius* und *Vogtia* ist überhaupt keine Scheidung in obere und untere Glocken eingetreten: alle definitiven Glocken sind einheitlich gestaltet.

Wenn nun weiterhin der Versuch gemacht wird, die definitiven Glocken von *Hippopodius* auf modifizierte Genitalglocken zurückzuführen, so muß ich auch diesen für verfehlt erachten. Die Genitalknospen gehen aus der Urknospe für die Stammgruppen (Fig. 6, *a*) hervor, nicht aber aus jener Anlage, welche die definitiven Glocken (Fig. 6 *b*) liefert. Anhänge des Siphonophorenstammes, welche aus genetisch verschiedenen Keimzonen, denen ich die Bezeichnung „Urknospen“ gab, hervorgehen, können nicht mit einander homologisiert werden.

Weshalb endlich die Glocken zweier Gattungen, deren nahe verwandtschaftlichen Beziehungen alle Beobachter anerkannt haben, in dem einen Falle (*Hippopodius*) auf modifizierte Genitalglocken, in dem anderen (*Vogtia*) auf umgebildete Deckstücke zurückgeführt werden, ist schwer ersichtlich. Da wäre es doch einfacher, den Mangel von Deckstücken an den Stammgruppen der genannten Gattungen darauf zurückzuführen, daß die einheitlich gestalteten Schwimmglocken durch ihr originelles Abrücken von dem Hauptstamme einen wohlgeschützten Hohlraum umschließen, in den der Stamm mit allen Anhängen zurückgezogen wird. In biologischer Hinsicht übernehmen sie gleichzeitig die Funktion von Deckstücken, in morphologischer Hinsicht können sie keineswegs mit ihnen homologisiert werden.