

**Zeitschrift  
für  
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE**

herausgegeben

von

**Carl Theodor v. Siebold,**

Professor an der Universität zu München,

und

**Albert Kölliker,**

Professor an der Universität zu Würzburg.



**Zwölfter Band.**

Mit 48 Kupfertafeln.

---

**LEIPZIG.**

Verlag von Wilhelm Engelmann.

1863.

# Neue Beobachtungen über die Structur und Entwicklung der Siphonophoren.

Von

Prof. Dr. C. Claus in Würzburg.

## Hierzu Taf. XLVI—XLVIII.

Die contractilen, schwimmenden Stöcke polypoider und medusoider Coelenteraten, welche als Siphonophoren, Röhrenquallen oder Schwimmpolypen bekannt sind und von Leuckart zu einer selbstständigen Ordnung den Hydroiden und Acalephen gegenüber erhoben wurden, sind in neuerer Zeit so vielfach zum Gegenstand genauer und sorgfältiger Untersuchungen gemacht worden, dass man fast das Thema für erschöpft halten sollte. Allerdings fehlt auf diesem Gebiete die Aussicht zu grössern Entdeckungen, indess sind unsere Kenntnisse doch keineswegs so vollständig abgeschlossen, dass wir nicht nach einzelnen Richtungen hin, z. B. der Structur und der Entwicklung, noch neue und wesentliche Bereicherungen zu erwarten hätten.

Leider kann ich nicht sagen, dass mir ein reiches Beobachtungsmaterial während der Monate October, November und December (1861) in Messina zu Gebote stand. So sehr auch die Meerenge von Faro und der Hafen von Messina von fast allen Zoologen wegen ihres Reichthums an Schwimmpolypen gepriesen worden sind, fand ich zu jener Zeit doch nur Stephanomien und Diphyiden in grösserer Menge, während andere Siphonophoren, wie Vogtia, Praya, Agalma, Apolemia, selten und vereinzelt auftraten, die schönsten Formen aber, wie Physophora und die zur Untersuchung so sehr ersehnten Rhizophysa und Athorybia vollständig vermisst wurden. Indess darf man nicht vergessen, dass das Erscheinen dieser zarten Seethiere an der Oberfläche des Meeres ein periodisches ist, geknüpft nicht nur an die vollständige Ruhe des Meeres und der Atmosphäre, sondern noch an Bedingungen unbekannter Natur, deren Grund wir in der Tiefe des Meeres zu suchen haben, sodass selbst bei spiegelglattem See, beim Mangel auch des leisesten Luftzuges die Oberfläche todt und verlassen bleibt. Zu jener Zeit waren eben nicht

nur die Siphonophoren, sondern alle grössern glashellen Meeresthiere wie ausgestorben, man wird es mir kaum glauben wollen, dass ich weder einen grössern Heteropoden, noch eine der schönen grossen Salpenarten, die mir von Nizza her und aus den einheimischen Sammlungen wohlbekannt waren, trotz täglicher oft mehrstündiger Ausfahrten antreffen konnte.

### 1. *Apolemia uvaria* Les.

*Stephanomia uvaria* *Lesueur*. (Journal phys. 1813.)

*Apolemia uvaria* *Eschscholtz*. (System der Acalephen. 1829.)

*Physophora ulophylla* *Costa*. (Fauna del Regno di Napoli. 1835.)

*Apolemia uvaria* *Kölliker*. (Die Schwimmpolypen von Messina. 1853.)

*Apolemia uvaria* *Leuckart*. (Zoologische Untersuchungen. 1. Heft. 1853.)

*Apolemia uvaria* *Gegenbaur*. (Beiträge zur näheren Kenntniss der Siphonophoren. 1854.)

*Apolemia uvaria* *Leuckart*. (Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. 1854.)

*Agalma punctata* *Vogt*. (Recherches sur les animaux inférieures de la Méditerranée I. mém. 1854.)

Gattungscharaktere: Physophoride mit sehr langer Leibesachse, zweizeiliger Schwimmsäule und Tastern zwischen den grossen Schwimmstücken. Unterhalb der Schwimmsäule bilden die Anhänge gleichartige, federbuschähnliche Individuengruppen, welche in weiten Zwischenräumen unmittelbar der Leibesachse aufsitzen. Die Taster sind dick und keulenförmig gekrümmmt, die Geschlechtsknospen wie bei den Diphyiden diöcisch vertheilt. Die Individuengruppen lösen sich einzeln, ähnlich den Eudoxien, oder in grösserer Anzahl als Bruchstücke des Stammes vom Stocke los und können einige Zeit selbstständig existiren.

Nur wenige Beobachter haben bisher unversehrte Apolemienstücke angetroffen, noch Niemand aber scheint dieselben im ausgebildeten, mit Geschlechtsknospen<sup>1)</sup> versehenen Zustande näher untersucht zu haben. *Lesueur*, der erste Beobachter, gab eine und wie es scheint gute Abbildung des ganzen Stockes. *Eschscholtz* fand auf der Fahrt von den Azoren nach der englischen Küste nur Bruchstücke des Stammes, *Kölliker* dagegen in Messina nur die abgerissene Schwimmsäule, während *Vogt* und *Leuckart* in Nizza jeder nur ein einziges unversehrtes Exemplar erhielten, an dem sie keine Geschlechtsorgane wahrnehmen konnten. Endlich beobachtete *Gegenbaur* in Messina zwar mehrere ziemlich vollständige Colonien, aber alle ohne Spuren von Geschlechtsorganen. Nur *Leuckart*<sup>2)</sup>

1) *Keferstein* und *Ehlers* scheinen die Apolemia bei Neapel und Messina in Stücken von 5—7 Fuss Grösse ziemlich häufig beobachtet, aber nicht näher, namentlich auf die Geschlechtsverhältnisse, untersucht zu haben.

2) Die wahrscheinlich *Lesueur* entlehnte Bemerkung *Kölliker's*, »die Eierstücke scheinen traubig zu sein, die Hoden einfach blasig«, lassen mich die Vermuthung schöpfen, dass *Lesueur*, dessen Arbeit mir leider nicht zugängig ist, die Geschlechtsorgane beobachtet hat.

wies an einigen isolirt aufgefischten Bruchstücken wohl ausgebildete weibliche Geschlechtsknospen nach und schloss daraus, dass die Geschlechtsverhältnisse bei Apolemia im Wesentlichen dieselben sind, als bei den übrigen Physophoriden. Wir werden uns später davon überzeugen, dass diese Behauptung nicht gerechtfertigt ist, dass sich vielmehr die Apolemia uvaria allen bekannten Physophoriden gegenüber als diöcisch den Diphyiden anschliesst, mit denen sie auch in der Vertheilung der Individuengruppen am Stamm, ferner in der Trennung von Bruchstücken des Stammes zur selbstständigen Locomotion und Ernährung übereinstimmt.

Unsere Apolemia gehört unstreitig zu den grössten bisher bekannten Physophoriden und erreicht im geschlechtsreifen Zustande bei Streckung der engen rechtsgewundenen Spirale des Stammes mindestens eine Länge von 7—8 Fuss. Von diesem Umfange wenigstens schätze ich die drei Apolemien, welche ich in zwei weiblichen und einem männlichen Exemplare dicht vor dem Hafen von Messina kurz nacheinander zu beobachten Gelegenheit hatte. Uebertrifft die Apolemia an Umfang und Grösse alle ihre verwandten Physophoriden, so steht sie hinter ihnen an Schönheit und Pracht der Färbung bedeutend zurück, da durch die blassen gelbliche Grundfarbe des Stammes und der Anhänge weder die rothen Pigmente der Leberzellen, noch die rothbraunen Tentakeln wesentlich hervortreten. Die intensiven Pigmente der Nesselknöpfe, welchen die Siphonophoren vorzugsweise ihre specifische Färbung verdanken, fallen hier im Zusammenhang mit der einfachen Form der Fangfäden aus, an denen secundäre Seitensäden mit Nesselknöpfen vollständig fehlen. Wenn C. Vogt jedem Individuenbüschel einen besonders langen Fangfaden zuschreibt und diesen mit zahlreichen rothen Nesselknöpfen ausstattet, so giebt er offenbar einen Zusatz, der zwar zur Hebung und Verschönerung des Bildes nützt, aber die Natur des Objectes entstellt. Die genaueste Beschreibung unserer Siphonophoren findet sich bei Leuckart und in Gegenbaur's Abhandlung, auf welche ich bezüglich der gesammten Gestalt des Stockes und der Vertheilung der Individuen verweise, nur das möchte ich an der letztern aussetzen, dass die Schwimmäule einerseits zu kurz und breit, andererseits zu unvollzählig dargestellt wird. Dagegen scheint mir Kölliker's Abbildung die allgemeine Form dieses Abschnittes besser wiederzugeben. Was ich im Nachfolgenden noch zum Gegenstand näherer Mittheilungen zu machen mir erlaube, bezieht sich vorzugsweise auf den feineren Bau des Stammes und die Histologie der einzelnen Anhänge.

Unter allen Theilen der Colonie zeichnet sich der Stamm, welcher ebenso wie bei Physophora, Forskalia etc. eine rechtsgewundene (im Sinne der Technik) Spirale bildet, durch den hohen Grad der Contractilität und dieser entsprechend durch die reiche Entwicklung von Muskelfasern aus. Indess ist es keine ganz leichte Aufgabe, von der Verthei-

lung und dem Verlaufe derselben, überhaupt von der genauern Structur des Stammes eine richtige Vorstellung zu erhalten, und ich muss Einiges an meiner früheren Darstellung von dem histologischen Baue der Physophora berichtigen. Wir unterscheiden zunächst eine oberflächliche Epithelialschicht, deren Zellen häufig glänzende Körper, unausgebildete Nesselkapseln, zur Entwicklung bringen und durch zarte und lange Ausläufer zugleich ein regelmässiges Stratum von schmalen Ringfasern entstehen lassen. Auf diese wahrscheinlich muskulöse äussere Faser- schicht folgt eine bei weitem umfangreichere Gewebslage, welcher der Stamm vorzugsweise seine Contractilität und spiralige Drehung verdankt. Dieselbe besteht aus dünnen langen Platten, welche, ähnlich wie die Scheidewände im Gastrovascularapparate der Anthozoen, strahlenartig von der äussern Peripherie nach dem Centrum verlaufen. Auf dem Längsschnitte, durch welchen die schmale Kante der Platten in ihrer gesamten Länge sichtbar wird, erhält man das Bild von longitudinalen Bändern, auf dem Querschnitte des Stammes dagegen kommen die Durchschnitte der Platten senkrecht zu ihrer Längsachse als radiäre, dicht gestellte Bänder von derselben Breite zur Anschauung (Taf. XLVI, Fig. 1). Auf dem letzten überzeugt man sich, dass die Platten nach dem Centralcanale zu in eine hyaline streifige Substanz von ziemlich ansehnlicher Dicke übergehn, welche gleichsam das innere Rohr des cylindrischen Stammes bildet; dieselbe strahlt zugleich durch peripherische Ausläufer in die einzelnen Platten hinein, welche zu beiden Seiten ihres hyalinen Achsentheiles zahlreiche longitudinale Fasern und Faserzellen entwickeln. Bei genauerer und sorgfältiger Untersuchung des Querschnittes bieten die strahligen Durchschnitte der Platten ein federförmig gereiftes Ge- füge, indem von ihrer hyalinen Innenlage nach beiden Seiten Fasern mit zellähnlichen Verdickungen, ähnlich wie vom Schafte der Feder die seitlichen Strahlen sich erheben. Diese Fasern, welche in schiefem und longitudinalem Verlaufe fast die ganze Dicke des Stammes durchziehen, sind die Muskeln, das hyaline Achsenrohr und seine Ausläufer, welche septumähnlich zwischen die Längsfasern drängen und diesen die Insertion möglich machen, das Skelet des Stammes. Auf das hyaline Achsenrohr folgt endlich eine Schicht breiter Ringfasern und die innere epithiale Auskleidung des Centralcanals.

Indess sind diese Schichten nicht ganz gleichmässig radiär an der Röhre des Stammes vertheilt, sie zeigen vielmehr symmetrische Unterbrechungen, welche uns berechtigen, neben dem Oben und Unten des Stammes eine vordere und hintere Seite zu unterscheiden.

Ich habe schon früher bei Physophora darauf hingewiesen, dass die Schwimmglocken der Siphonophoren alle an derselben Seite der Schwimmsäule knospen und dass es nur Drehungen des Achsentheiles sind, welche die zwei- oder vielzeilige Gruppierung der Locomotion verursacht. Das- selbe gilt auch von den Individuengruppen des Stammes unterhalb der

Schwimmsäule, welche bei Apolemia auf kurzen Aussackungen entspringen, von denen man sich an dem entblätterten Stämme überzeugt, dass sie in eine longitudinale Linie hineinfallen. Bei der Spirdrehung bleibt dieselbe auf der convexen Seite, welche wir deshalb als die vordere oder ventrale bezeichnen können. Untersucht man diese Seite etwas sorgfältiger unter scharfer Lupenvergrösserung, so beobachtet man an den Internodien, wie man nicht unpassend die nackten zollgrossen Stücke des Stammes bezeichnen kann, welche zwischen den knotenförmigen Ursprungsflächen der Individuengruppen liegen, einen von doppelten Contouren umgrenzten, hellen Längsstreifen, welcher sich nur unterbrochen durch die Insertionen der Anhänge über die ganze Länge des Stammes verfolgen lässt. Der vordern, wenn wir wollen ventralen Linie gegenüber verläuft über die concaven Biegungen des Stammes eine weniger in die Augen springende hintere (*dorsale*) Linie, welche sich auf einen einfachen Einschnitt der muskulösen Platten reducirt (Taf. XLVI, Fig. 1  $\beta$ ). Während die Natur der letztern als Längsspalte schon bei einfacher Präparation deutlich hervortritt, wird die der ventralen Linie erst auf Querschnitten mit Sicherheit nachgewiesen; man sieht dann, dass die muskulösen Faserplatten auseinander weichen und einen ansehnlichen, weit vorspringenden Fortsatz der hyalinen streifigen Lage zwischen sich einreten lassen (Taf. XLVI, Fig. 2), welcher die breiten und hellen Streifen der Linie bildet. Die beiden dunkeln Contouren aber, durch welche der letztere umgrenzt wird, sind der Ausdruck von zwei Falten und Verdickungen der Epithelialschicht. Wahrscheinlich sind es vorzugsweise diese Wucherungen der äussern Lage, sowie Theile des hyalinen streifigen Zapfens, welche an den Knoten bei der Sprossung von Anhangsgruppen verwendet werden. Auch bei den übrigen Physophoriden sprossen alle Individuen, an der Schwimmsäule sowohl, wie an dem eigentlichen Stämme einseitig an einer longitudinalen Kante, die sich bei *Physophora* und *Agalma* durch krausenartig gefaltete Erhebungen der äussern Wandung markirt. Bei *Forskalia* sind es zwei umfangreiche Längskrausen mit einer medianen Furche, die jedenfalls *Huxley* im Auge hat, wenn er die Bemerkung macht: »The transverse section of the filiform and tree-like coenosares is usually nearly circular, but in some Physophoridae (*Forskalia*) it is said to be reniform, from the presence of a deep longitudinal groove on one side.«

Was den feinen Bau der Taster anbelangt, welche als auffallend dünne und lange Fäden in grosser Anzahl an jeder Individuengruppe auftreten, so wiederholen sie im Allgemeinen die Structur, welche ich für *Physophora* beschrieben habe. Das äussere polygonale Epithel häuft sich an der Spitze zu einer knopfförmigen Verdickung an, die in reicher Menge Nesselkapseln einschliesst und dem vordern geschlossenen Ende des Tasters eine weissliche Färbung verleiht. Das Epithel der Taster ist

aber keineswegs eine Lage vollkommen gleichmässiger Zellen, die hier und da Nesselkapseln in sich zur Entwicklung bringen; man unterscheidet vielmehr kleinere dunklere Zellen mit anastomosirenden Fortsätzen und Ausläufern (Taf. XLVI, Fig. 4), und grössere von den erstern umschlossene polygonale Zellen, deren heller Inhalt nur durch sehr kleine braune Körnchen getrübt wird. In den erstern sieht man auf Zusatz von Essigsäure ovale Kerne auftreten, sie scheinen auch vorzugsweise die Träger der Flimmercilia zu sein. Nach innen folgt dann eine Schicht von Längsfasern, durch eine sehr dünne homogene Lage vom Epithel getrennt, hierauf eine Lage von Ringfasern und endlich das Innenparenchym, welches aus einem grossblasigen Zellgewebe besteht. In diesen grossen mit heller Flüssigkeit gefüllten Zellen, welche den untern Abschnitt des Tasters continuirlich auskleiden, liegen die Kerne, die man durch Essigsäure sehr deutlich machen kann, der starken und dicken Zellwandung unmittelbar an (Taf. XLVI, Fig. 5). Erst gegen die Mitte des Tasters beginnen die blasigen Zellen sich zu verändern, indem in ihrem hellen Inhalte je eine fettglänzende, kleine Concretion auftritt. Von hier aus aber nach der Spitze zu wird auch die Vertheilung der Zellen eine ungleichmässige, dieselben ziehen sich auf drei Längsstränge zusammen, von denen jeder unweit der Tasterspitze in einem ansehnlichen rothbraun pigmentirten Wulste endet. In dem äussersten blindgeschlossenen Ende des Tasters bildet das grossblasige Parenchym wiederum eine continuirliche Auskleidung. Auch die Zellen der Längsstränge besitzen ihre Eigenthümlichkeiten, sie sind mit Flimmerhaaren ausgestattet, unter welchen der zähe körnige, mit dem Zellkerne versehene Inhalt, von der hellen Zellflüssigkeit gesondert, der Wandung dicht anliegt (Taf. XLVI, Fig. 6). Nicht weit von der Spitze nehmen sie röthliche und braune Körnchen auf, die in noch reicherer Menge in den Zellen der drei Anschwellungen auftreten (Taf. XLVI, Fig. 7) und der Spitze des Tasters die schwache, röthlichbraune Pigmentirung verleihen. Diese Zellen aber sind auch fähig, in sich Nesselorgane zu erzeugen, ähnlich wie die Zellen der Leberwülste an den Saugröhren oder Polypen, mit denen die Taster nicht nur morphologisch, sondern auch in der Gestaltung des Innenparenchyms eine unverkennbare Aehnlichkeit haben. *Leuckart* bemerkt vielleicht nicht mit Unrecht, dass die blutroth gefärbten Enden der Taster von *Stephanomia* morphologisch dem eigentlichen Magenabschnitt der sogenannten Saugröhren entsprechen. Möglich, dass unsere Anhänge, deren Leistungen sich sicherlich nicht auf die des Tasters oder der Füllung ihrer Fangfäden beschränken, auch Hülfsorgane der Verdauung sind und eben in ihrer Spitze, in der man häufig gefärbte Körnchenballen unter den Schwingungen der Flimmerhaare rotiren sieht, diese Function ausüben.

An einer zweiten Form von Tastern, auf welche ebenfalls schon *Leuckart* aufmerksam gemacht hat, scheint es vorzugsweise die äussere

Epithelialbekleidung zu sein, welche die Function modifizirt. Diese Taster finden sich nur in zwei- oder dreifacher Zahl an jedem Büschel und unterscheiden sich von den ersteren durch ihre dunkel braunrothe Farbe, welche sie dem pigmentirten Zellinhalt des äussern Epithels verdanken. Das letztere aber zeichnet sich vorzugsweise durch den Reichthum von glänzenden Kugeln und runden Nesselkapseln aus, von denen die gesamte Oberfläche dicht besät ist. Bei einer solchen Structur kann es wohl kaum zweifelhaft sein, dass den braunrothen Tastern zugleich die Bedeutung von Nesselbatterien zugeschrieben werden muss, zumal die eigenthümlichen Nesselknöpfe vollkommen fehlen; auch die reiche Anhäufung von Nesselkapseln auf der Oberfläche der Schwimmglocken und Deckstücke, welche die punktirte, weisslich gefleckte Zeichnung dieser Anhänge bedingt, scheint auf einen Ersatz für die einfachere Bewaffnung der Fangfäden hinzudeuten.

Die Polypen oder Magensäcke treten in weit geringerer Zahl als die Taster an jedem Individuenbüschel auf, gewöhnlich sind es nur zwei bis drei ausgebildete Polypen, unter denen sich einer meist durch seine bedeutendere Grösse auszeichnet und einige wenige sehr kleine, noch in der Entwicklung begriffene Anhänge dieser Art. In ihrer Structur schliessen sich dieselben den Tastern an, indem sie ein äusseres bewimpertes Epithel, eine zarte homogene Zwischenlage, die beiden Muselschichten und das innere grosszellige Parenchym besitzen. Eigenthümlich erscheint die Kürze ihres Basalstückes, dessen helle, grossblasige Zellen an die untere Hälfte der Taster erinnert. Auch der mittlere aufgetriebene Abschnitt mit seinen gefärbten Leberwülsten bleibt kurz, während der Rüssel bei weitem den grössten Umfang erreicht und an seiner Mündung, ähnlich der Tasterspitze, durch eine reiche Entwicklung von Nesselkapseln des Epithels eine weissliche Färbung erhält. Wie Gegenbaur schon hervorgehoben hat, laufen an der Aussenseite des Polypen sechs Längskanten herab, oder richtiger die Form namentlich des langgestreckten Rüssels ist nicht die eines einfachen Cylinders, sondern einer sechsseitigen Säule mit allerdings stark abgerundeten Kanten. Auch die Vertheilung der innern grossblasigen Zellen entspricht der äussern Form, indem an jeder Fläche zwei weit in das Innere vorspringende Längsstreifen nach den gefärbten Leberwülsten verlaufen, welche ebenso wie die gefärbten Wülste an der Tasterspitze Nesselkapseln oft in beträchtlicher Menge in sich einschliessen. An den Längsstreifen, deren Zahl wenigstens an den ausgebildeten Polypen nicht 6, sondern 12 beträgt, erscheinen die Zellen radiär um eine gemeinsame Längsachse wie um eine Rhachis gruppiert.

Die Nesselorgane sind übrigens noch weit zahlreicher und mannichfältiger, als aus den Beobachtungen Gegenbaur's, der nur zwei verschiedene Formen, eine runde und eine ovale näher beschrieben hat, hervorgeht. Ich unterscheide mindestens folgende fünf verschiedene Arten,

welche nicht etwa beliebig von der Oberfläche eines jeden Anhanges producirt werden, sondern ihre ganz bestimmte charakteristische Vertheilung haben. 1) Die kleine kuglige Kapsel (Taf. XLVI, Fig. 8 b) mit glockenförmigem Aufsatz und sehr kurzer nadelförmiger Spitze von circa  $0,007-0,008\text{ mm}$  Durchmesser findet sich an der Oberfläche der kleinen Taster und an der Mundöffnung der Polypen. 2) Die grosse kuglige Kapsel von circa  $0,042-0,044\text{ mm}$  Durchmesser setzt sich unmittelbar ohne Zwischenstück in einen langen, spiraling umwickelten Faden fort, welcher im Innern der Kapsel spiraling zusammengerollt liegt (Taf. XLVI, Fig. 8 a). Diese Nesselorgane besetzen in kleinen Häufchen die Oberfläche der Schwimmlocken und Deckstücke und erzeugen die weisslichen Flecken dieser Anhänge, ferner bilden sie die dichte Bewaffnung der rothbraunen Taster. 3) Die ovale Nesselkapsel mit zwiefach geknöpftem einfachen Nesselfaden. Diese erreicht ungefähr eine Breite von  $0,012\text{ mm}$  bei einer Länge von  $0,02\text{ mm}$  und verbreitet sich über die Oberfläche der Fangfäden (Taf. XLVI, Fig. 8 c). 4) Die länglich elliptische Kapsel von circa  $0,044\text{ mm}$  Breite und  $0,023\text{ mm}$  Länge. Ihr Nesselkaden ist einfach, wird aber von einem cylindrischen, mit Spiralwindungen umzogenen Stiel getragen. Diese bildet vorzugsweise die Bewaffnung der Tasterspitze und scheint von Gegenbaur mit der unter 3) betrachteten für identisch gehalten zu sein, da er die Bemerkung macht, dass Taster und Fangfaden gleichartige Nesselorgane besässen. 5) Die birnförmige grosse Kapsel, deren Querdurchmesser  $0,048-0,02\text{ mm}$  gross ist, während der Längsdurchmesser ungefähr  $0,022\text{ mm}$  erreicht, entwickelt einen einfachen Nesselkaden auf einem langen zapfenförmigen Stiele, der mit langen quergestellten Spitzen besetzt ist, unter einem Deckel hervorspringt. Dieselbe gehört wiederum der Tasterspitze an. (Taf. XLIV, Fig. 8 e.)

Was für die Sprengung der Kapsel von Bedeutung erscheinen möchte, ist das häufige Auftreten eines spitzen Fortsatzes an der Nesselzelle, welcher über die Oberfläche des Epithels hervorragt. Diese kurzen nadelförmigen Ausläufer finden sich constant an den Nesselzellen des Angelbandes (Taf. XLVI, Fig. 9) in ganz ähnlicher Form, wie man sie täglich an dem gemeinen Süßwasserpolypen beobachten kann. Von viel bedeutenderer fadenartiger Länge sind dieselben an den Nesselknöpfen junger Physophoriden, worauf ich später zurückkommen werde.

Ueber die Geschlechtsorgane der Apolemia haben wir bisher nur von Leuckart Mittheilungen erhalten, welcher an isolirt schwimmenden Bruchstücken des Stammes weibliche Anhänge beobachtete. Wie Leuckart sehr richtig beschreibt, sind diese zwischen den Tastern in Träubchen gruppirt, jedoch nicht zum Theil, sondern durchweg an der Basis besonderer verkümmter Taster befestigt. Die einzelnen Knospen, welche kurz gestielten Beeren ähnlich einem gemeinsamen Achsentheile aufsitzen, enthalten nur ein einziges mit Keimbläschen und Keimfleck versehenes Ei (Taf. XLVI, Fig. 14) und in den Wandungen einen vielfach

ramificirten Gefässapparat des Mantels (Taf. XLVI, Fig. 15). Ganz ebenso finden sich auch die männlichen Geschlechtsknospen als Träubchen an der Basis besonderer kleiner Taster zwischen den Deckstücken und grössern Tentakeln, aber keineswegs mit den weiblichen Anhängen alternirend, sondern, wie ich mich an zahlreichen Bruchstücken und an vollständigen geschlechtsreifen Ketten überzeugen konnte, an besondern, der weiblichen Geschlechtsorgane entbehrenden Ketten. Nicht nur an einem jeden Individuenbüschel, sondern an allen Individuenbüscheln derselben Kette entwickeln sich gleichartige Geschlechtsknospen mit gleichartigem Inhalte. Die Apolemia uvaria ist also eine diöcische Physophoride.

Die morphologische Uebereinstimmung der Geschlechtsknospen und Schwimmglocken habe ich schon früher nicht nur durch die gleichmässige Art der Sprossung am Stämme, sondern auch durch die Analogie der Gewebsschichten nachzuweisen versucht, *Keferstein* und *Ehlers* haben inzwischen für die Geschlechtsknospen eine Entwicklung behauptet, welche von meinen früheren Angaben wesentlich abweicht. Nach ihnen soll, ähnlich wie bei Medusenknospen von *Cytaeis pusilla*, der centrale, mit Geschlechtsstoffen gefüllte Knöpfel erst nach vollständiger Verflüssigung des Knospenkernes im Grunde des Schwimmsackes hervorsprossen; ich muss indess wenigstens diese Angaben für die Siphonophoren als irrthümlich zurückweisen. Der Knöpfel kommt nicht etwa erst hervor, wenn der Knospenkern zu Grunde gegangen ist, sondern er ist ein integrirender Theil dieses letzteren selbst und findet sich schon in den jüngsten Stadien der Knospe. Der Unterschied von der Schwimmglocke, natürlich abgesehen von der morphologischen Entwicklung des Mantels und Schwimmsackes, ist vielmehr der, dass in den Geschlechtsknospen der Knospenkern zur Bildung der Geschlechtsstoffe verwendet wird, während er dort durch Verflüssigung den Hohlraum des Schwimmsackes entstehen lässt. Nicht aus den Zellen des inneren Stratum, welche, ähnlich der Zellschicht im Umkreis der Radiärgefässe, als continuirliche Lage (Taf. XLVI, Fig. 41, 42, 43 e) das centrale Gefäss des Knöpfels umkleiden, sondern aus den Zellen des Knospenkernes gehen Samenkörper und Eier hervor. Um über dies Verhältniss in keiner Täuschung zu bleiben, habe ich die jungen Geschlechtsknospen von Hippopodius und Abyla, von denen die letzteren wenigstens zugleich Schwimmglocken werden, nochmals einer speciellen Prüfung unterworfen. Man sieht in beiden Fällen (Taf. XLVI, Fig. 41 u. 43), dass die Aushöhlung des Knospenkernes zu einer Zeit beginnt, in welcher der aus beiden Lagen zusammengesetzte Knöpfel schon vollständig entwickelt ist. Bei Abyla, wo wir aus den peripherischen Theilen der Knospe eine vollkommene Specialschwimmglocke sich entwickeln sehen, ist der sich verflüssigende Theil des Knospenkernes (f) sehr umfangreich, derselbe hat auch dem grossen Hohlraume des Schwimmsackes seine Entstehung

zu geben, bei Hippopodius (Taf. XLVI, Fig. 43) dagegen weit kleiner und beschränkter; fast verschwindend aber wird er (Taf. XLVI, Fig. 42) bei Apolemia und überall da, wo der Knöpfel der Wandung fast unmittelbar anliegt.

## 2. Ueber die Structur und die Bedeutung des Luftsackes.

Zu den Auszeichnungen der Physophoriden vor den Calycophoriden gehört der Besitz eines Luftbehälters in dem obern Ende des Stammes, welchem man die Bedeutung eines hydrostatischen Apparates zuzuschreiben pflegt. Ein Aufsatz der Schwimmsäule von langgestreckter kolbiger oder flaschenförmiger Gestalt ragt am obern Pol der Achse frei über die Schwimmglocken vor, an der äussersten Spitze in der Regel intensiv pigmentirt, in seinem Lumen aber, welches mit dem Centralcanal communicirt, mehr oder minder prall mit Luft gefüllt. So einfach die Einrichtung und ihr Werth für die Bewegung des schwimmenden Polypenstockes auf den ersten Blick zu sein scheint, so schwierig ist es, auf Grund des specielleren Baues und der Eigenthümlichkeiten der Structur ein vollkommenes Verständniss der Bedeutung zu gewinnen. Da wir über die genauern Verhältnisse des Baues noch immer nicht zu einem sichern Abschluss gelangt sind und manche Widersprüche der Beobachter eine gewisse Unklarheit zurücklassen, habe ich die obren Achsenpole lebender und in Conservativlösung wohl aufbewahrter Physophoriden, vorzugsweise die Gattungen *Forskalia*<sup>1)</sup> und *Agalma* einer erneuerten Prüfung unterworfen.

1) In Messina beobachtete ich zwei Arten von *Forskalia*, von denen die eine bei weitem häufigste der *F. Edwardsii Kölliker's* entspricht. Die zweite ist wahrscheinlich dieselbe, welche *Keferstein* und *Ehlers* als *F. formosa* unterscheiden, von der sie aber keine eingehende Beschreibung gegeben haben. Ich kann auch keineswegs mit allem, was sie über diese Art mittheilen, vollständig übereinstimmen und erlaube mir folgende Zusätze, von deren Richtigkeit sich jeder an einigen von mir aufbewahrten Resten überzeugen kann. Der gesammte Habitus des Stockes weicht durch die kräftigere Entwicklung und Kürze des Stammes, ferner durch die Kürze der Seitenäste (Stiele), auf denen die Individuengruppen aufsitzen, von dem der *F. Edwardsii* ab und hinterlässt bei der Grösse und brillanter Färbung der Nesselknöpfe fast den Eindruck eines *Agalma*. Die gesammte Form erscheint daher massiger, die der *F. Edwardsii* dagegen weit zarter und zierlicher. Die Schwimmstücke sitzen einer breiten conischen Schwimmsäule auf (Taf. XLVII, Fig. 21) und verlängern sich asymmetrisch in einen langgestreckten Zipfel (Taf. XLVII, Fig. 22). Ferner besitzen sie wie die der *F. contorta*, mit der die Art möglicherweise zusammenfällt, einen ziegelrothen Pigmentfleck oberhalb des Stielgefäßes, etwas über seiner Einmündung in die Gefässe des Schwimmsackes. Die Pigmentirung am obern Pole der Luftpammer ist unbedeutend, dort sind es grosse polygonale bräunliche Pigmentflecken, hier nur kleine runde Häufchen von Pigmentkörnchen an der äussersten Spitze. Der Stamm der *F. Edwardsii* erscheint deutlich segmentirt, so dass jeder Seitenfortsatz mit seiner Individuengruppe einem Segmente angehört, bei unserer Art fallen die transversalen Furchen am Stamme vollständig hinweg, der Stamm ist

Für die Art und Weise, wie die Luft in dem Aufsatz des Stammes eingelagert ist, kann ich zunächst meine früheren Angaben für *Physophora*<sup>1)</sup>, mit denen die Beobachtungen *Huxley's*<sup>2)</sup> übereinstimmen, vollständig festhalten. Der mit Luft gefüllte Sack, welcher von der obren pigmentirten Spitze in das Lumen herabhängt, ist, wie auch von *Kölliker* behauptet wird, durchaus geschlossen und communicirt weder durch einen apicalen Porus mit dem äussern Medium, noch durch eine untere Oeffnung mit dem Reproductionscanal des Stammes. Wenn demnach für *Physophora* neuerdings von *Keferstein*<sup>3)</sup> und *Ehlers* das Entweichen oder gar der willkürliche Austritt von Luft aus dem obern Stammesabschnitt angegeben wird, so vermuthe ich fast, dass jene Beobachtungen an einem nicht ganz unversehrten Exemplare gemacht worden sind, zumal mir die Oeffnung am Stämme an der Abbildung mehr den Charakter eines zufälligen Spaltes zu besitzen scheint.

Die Structur der Luftpammer (*Pneumatophore Huxley*), wie wir mit *Leuckart* den flaschenförmigen Aufsatz des Stammes bezeichnen, weicht übrigens in einigen Punkten von der des letztern ab. Vor Allem erscheint die Wandung beträchtlich verdünnt und zwar auf Kosten des umfangreichen, von radiären Septen und schießen Faserzellen durchsetzten Stratums mit der breiten hyalinen Grenzschicht. An der halsförmigen Einschnürung der Luftpammer kann man leicht direct beobachten, dass diese mächtige Lage, welche grossentheils die Dicke der Stammewandung bildet, in eine einfache, immerhin noch beträchtlich dicke Membran des flaschenförmigen Aufsatzes übergeht. (Taf. XLVII, Fig. 16a.) Es war ein Irrthum von mir, wenn ich früher (vergl. meine Arbeit über *Physophora* p. 8, Taf. XXV, Fig. 10) von Längsmuskeln der Luftpammer sprach, die als 0,03<sup>mm</sup> breite Bänder in dem den Luftsack bergenden Endabschnitt verlaufen sollten. Allerdings beobachtet man an demselben die breiten, bandartigen Längsstreifen, allein diese sind keineswegs selbstständige muskulöse Bänder, sondern verdanken ihren Ursprung regelmässigen Faltungen der hyalinen Membran, welche ebenso für die Luftpammer das skeletbildende Gewebe darstellt, wie ein Theil ihrer untern Fortsetzung für die Schwimmsäule und den Stamm. Ueber der

weit gedrungener, massiger und von gelblicher Färbung, ebenso die kürzern Seitenäste, die aber kaum die Länge der Polypen übertreffen. Die Leberwülste sind brennend roth, ebenso die Nesselknöpfe, welche eine viel ansehnlichere Grösse als bei der andern Art erlangen. Hier bilden sie 3½—4 Spiralwindungen, während die braunrothen Nesselknöpfe der *F. Edwardsii* nur 2½ Spiralzüge besitzen. Wahrscheinlich ist diese zweite Form von *Messina* nichts anderes, als *F. contorta*, jedenfalls aber fallen *F. Edwardsii* und *F. ophiura* als identische Art des Mittelmeeres zusammen.

1) Vergl. *Claus*, Ueber *Physophora hydrostatica* nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren; in Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. 1860. p. 8 u. 9.

2) *Huxley*, The Oceanic Hydrozoa. 1859. p. 5 u. 6.

3) *Keferstein* und *Ehlers*, Zoologische Beiträge. 1861. p. 3 u. 4.

beschriebenen Membran liegt das äussere Epithel mit seiner zarten Faserschicht, deren Elemente indess eine longitudinale Richtung einhalten und keineswegs wie an der gleichwerthigen Schicht des Stammes transversal verlaufen. Hiervon überzeugt man sich am besten an der Luftpammer von *Rhizophysa filiformis*<sup>1)</sup>. Nach innen folgt dagegen eine Lage von Ringmuskelfasern mit eingelagerten spindelförmigen Kernen, entsprechend den circulären Fasern und der innern Zellauskleidung des Stammes (Taf. XLVII, Fig. 16 b).

Man sieht allgemein den von der Spitze der Luftpammer in ihr Lumen herabhängenden, mit Luft gefüllten Behälter, den Luftsack, als durch eine Einstülpung der Stammeswandungen vom äussersten Pole aus entstanden an. Aber über seinen nähern Bau haben sich verschiedene Ansichten geltend gemacht. *Gegenbaur* stellt denselben bei *Rhizophysa* als einen nach unten vollkommen geschlossenen Sack dar, während *Leuckart* die obere Duplicatur gewissermaassen als ein Suspensorium der nach unten geöffneten Luftflasche<sup>2)</sup> betrachtet, wie ich, um Verwechselungen zu vermeiden, die innere glashelle Kapsel des Luftsackes bezeichnen will. Daher auch die Anschauung *Leuckart's* von der Communication des Luftsackes mit dem Reproductionscanal des Stammes, in welcher ihm *Keferstein*<sup>2)</sup> und *Ehlers* gefolgt sind. Die Luftflasche ist jedoch eine ganz besondere Bildung, welche nichts mit einer der beiden Bildungshäute des Endoderm's oder des Ektoderm's zu thun hat und ihrer spröden homogenen (nach *Leuckart* chitinartigen) Beschaffenheit nach als Ausscheidungsproduct entstanden sein muss. Auch *Huxley* lässt den Luftsack, welchen er ebenso wie *Gegenbaur* vollkommen richtig als unten geschlossen beschreibt, aus einer Duplicatur der Pneumatophorenwandung, aber nur des Endoderm's hervorgehn, während ich selbst mit Rücksicht auf die histologische Beschaffenheit seinen Ursprung auf beide Schichten der Stammeswandung zurückführte.

Indess ist es mir nach erneueten Untersuchungen und nach der Beobachtung der frühesten Jugendformen mehr als zweifelhaft geworden, ob der geschlossene Luftsack genetisch eine Einstülpung der äussern Wandungen zu nennen ist, denn wenn derselbe auch in der Regel an der Spitze dem Endoderm unmittelbar anliegt oder gar mit ihm zusam-

1) Die Gelegenheit, diese interessante Physophoride wenn auch nur in Bruchstücken zu untersuchen, verdanke ich der Güte des Herrn Prof. H. Müller, der mir mit zuvorkommender Bereitwilligkeit das Material der vergl. anatomischen Sammlung überliess.

2) Diese beiden Beobachter haben indess die glashelle flaschenförmige Kapsel, die Luftflasche, entweder ganz übersehen oder irrthümlich für die Fortsetzung der äussern Bildungshaut gehalten; sie äussern wenigstens: »der Luftsack besteht aus jenen beiden Bildungshäuten, jedoch so, dass die äussere Haut der Einstülpung wegen der Luftblase zunächst anliegt und fast stets nicht soweit hinabreicht, als die innere Haut.«

menhängt, so scheint er doch in den jüngsten Entwicklungsstadien durch ein selbstständiges Substrat von Zellen in dem kurzen noch nicht deutlich ausgehöhlten Achsentheile seinen Ursprung zu nehmen. (Taf. XLVII, Fig. 17.) Histologisch unterscheide ich mit Sicherheit an der Wandung des Luftsackes eine innere Schicht von Ringfasern, welche die mit Luft gefüllte Flasche unmittelbar umlagert und von besonderer Stärke an dem halsförmigen geöffneten Endtheil derselben hervortritt. Hier bildet sie eine Art Sphincter (Taf. XLVII, Fig. 18*f*), bei dessen Contraction ein Theil der Luft aus der Oeffnung der Flasche in den untern geschlossenen Raum des Luftsackes eingetrieben und als untere Blase anfangs von geringer, bei andauernder Zusammenziehung der Ringmuskeln und des Sphincters aber von bedeutender Grösse aus der Luftflasche hervorhängt. (Taf. XLVII, Fig. 18*d*.) Ich habe öfter das allmähliche Austreten und Anwachsen der Luftblase unter dem Mikroskope direct beobachten können und mich davon überzeugt, dass ausser der Luft in dem Luftsacke eine kleine Menge Flüssigkeit und eine zellig körnige Masse (Taf. XLVII, Fig. 19 *d'*) eingeschlossen ist. Ist die offene Flasche prall ausgedehnt, so nimmt sie nicht nur die gesammte Lust, sondern auch einen Theil der Körnchenmasse auf, während der andere Theil der letzteren in dem untern nur wenig vorstehenden Abschnitte des äussern Sackes sichtbar ist. Contrahirt sich die Ringfaserschicht der Wandung, so treibt zunächst die körnige Masse und dann eine mehr und mehr ansehwellende Luftblase hervor, und bewirkt, die körnige Masse an die Wandung drängend, die kuglige Erweiterung der unteren Partie des Luftsackes (Taf. XLVII, Fig. 19). Umgekehrt verfolgte ich wiederum die Luftblase auf ihrem Wege in das Innere der Flasche zurück und konnte hierbei die allmähliche Reduction der untern Auftriebung bis zur normalen Grösse verfolgen.

Während die Muskellage des obern Abschnittes das Lumen desselben verengt, muss sich die untere Partie entsprechend erweitern und wegen der besondern Wirkung des Sphincter blasenförmig abschnüren, andererseits aber kann die Luftflasche, deren Membran von den Ringmuskeln des Luftsackes in Falten gelegt wird, unmöglich die frühere Luftmenge umfassen, daher tritt ein Theil aus dem Halse derselben hervor. Niemals aber sah ich ein Luftbläschen aus dem Sacke in den Centralcanal eintreten, das Spiel der Veränderungen beschränkt sich also auf die Bewegungen eines geschlossenen, durch die Füllung in einem bestimmten Grade der Spannung befindlichen Behälters.

Indess ist die Muskelschicht nicht der einzige Bestandtheil des Luftsackes. Wir finden ausser derselben eine obere Zellenlage welche an der Achsen spitze die körnigen Pigmente erzeugt, durch die der obere Pol des Stammes seine specifische Färbung erhält, während sie an der mittleren und unteren Partie eine andere eigenthümliche Beschaffenheit besitzt. Grosse spindelförmige Zellen mit sehr deutlichen Kernen und einem feinkörnigen glänzenden Inhalte, oft mit langen bandförmigen Ausläufern,

bilden eine zusammenhängende Gewebslage mit longitudinalem Verlaufe ihrer Elemente (Taf. XLVII, Fig. 20 *a, b*). Oft sind die Inhaltskörnchen so angeordnet, dass sie eine deutliche Querstreifung bedingen und an quergestreifte Muskelzellen erinnern. Vorzugsweise aber erlangen diese Zellen, deren Oberfläche zugleich Flimmerhaare trägt, an dem untern Theile des Luftsackes, welcher sich beim Austritt der Luftblase aus der Flasche kolbig erweitert, eine mächtige Entwicklung, sodass die Wandung des entsprechenden Abschnittes eine ansehnliche Stärke besitzt und dem Drucke der Luft einen bedeutenden Widerstand entgegenzusetzen im Stande ist. Ob der beschriebenen Zellenschicht die Fähigkeit der Contractilität und der Werth einer selbstständigen Muskellage zu kommt, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. An dem untern Abschnitte des Luftsackes kommt aber noch eine Einrichtung hinzu, die von den meisten früheren Beobachtern übersehen wurde. Es spannen sich nämlich, wie schon *M. Edwards*<sup>4)</sup> sehr richtig für *Forskalia contorta* (*Stephanomia*) hervorgehoben und *Huxley* auch an *Agalma* beobachtet konnte, häutige Suspensorien in radiärer, den Septen des Gastrovascularapparates vergleichbarer Anordnung von den Wandungen des Stammes zu dem untern Theile des Luftsackes und erhalten denselben in seiner centralen Lage. Bei *Forskalia Edwardsii* fand ich die Suspensorien in sechsfacher Zahl vor und erkannte an ihnen eine ähnliche Structur, als in der obern Lage der Luftsackwandung. (Taf. XLVII, Fig. 20 *c.*) Spindelförmige Zellen mit feinkörnigem Inhalte verbinden sich zu einer membranösen Scheidewand, deren peripherische Partien durch die Verlängerung der Zellen zu breiten Fasern und Bändern ein längsstreifiges Ansehen erhalten. Nach dem Luftsacke zu, aus dessen Wandungen die centralen Kanten der Ligamente hervorgehen, besitzen die Zellen einen Flimmerbesatz, durch welchen die aus dem Reproductionscanale eintretenden Körnchenhaufen in wirbelnder Bewegung in dem Raume zwischen Luftkammer und Luftsack herumgeführt werden. In der Peripherie verlängern sich die Suspensorien bandartig, ihre Elemente werden zu langen, wahrscheinlich contractilen Fasern, deren Structur eine grosse Aehnlichkeit mit quergestreiften Muskeln zeigt. Wenn *Leuckart* mittheilt, dass zwischen dem Luftsack und der Muskelwand seiner Kammer eine dünne Zellenschicht liegt, die unterhalb des Luftsackes weit in den Hohlräum der Kammer vorspringt und hier mit deutlichen Flimmercilien versehen ist, so hat er wohl diese Suspensorien und die untere Wandung des Luftsackes im Auge gehabt.

Für die Physophoriden mit wohl entwickelter Schwimmsäule (*Forskalia*, *Agalma*, *Physophora*) möchte es wohl aus diesen Beobachtungen, die namentlich durch die Angaben *Huxley's* eine kräftige Unterstützung erhalten, mit Sicherheit hervorgehen, dass der Luftraum in der Spitze

<sup>4)</sup> Annal. des scienc. natur. 1841. Taf. XVI.

des Stammes keine willkürliche Verringerung seines Inhaltes erleidet und daher nicht direct zur Erhöhung des specifischen Gewichtes benutzt werden kann. Immerhin aber bleibt es denkbar, dass, wie bei den geschlossenen Schwimmblasen zahlreicher Fische, die Dichtigkeit der eingeschlossenen Luft nicht nur von dem Druck der äussern Atmosphäre und von der Tiefe, in welcher das Thier unter der Meeresoberfläche schwimmt, abhängig ist, sondern auch zugleich unter der Spannungswirkung der muskulösen Wandung bleibt. Ist die letztere so eingerichtet, dass sie für eine bestimmte Wassertiefe die Luftpumpe stets in einer etwas grössern Compression erhält, als der entsprechende Luftdruck, so wird sie durch ein geringes Nachlassen der Spannung einen Impuls zum Emporsteigen, umgekehrt durch eine geringe Erhöhung zum Niedersteigen geben. Am grössten aber scheint die Muskelwirkung und somit die Dichtigkeit der Luftpumpe beim Hervortreten einer untern Blase aus der Oeffnung der Flasche zu sein, die zweite Form des Luftsackes (Taf. XLVII, Fig. 18) also würde möglicherweise der Bewegung in die Tiefe entsprechen. Indess ist die Grösse des Luftraumes im Verhältnisse zum Umfange der gesammten Colonie so unbedeutend, dass der Hauptwerth des hydrostatischen Apparates bei unsren Physophoriden wahrscheinlich darin besteht, der Achse des Stockes eine bestimmte Richtung nach der Meeresoberfläche zu geben und die Schwimmsäule vorn und oben zu erhalten; man wird mir aber andererseits keine Ueberschätzung ihrer Function vorwerfen können, wenn ich wenigstens an die Möglichkeit denke, einen Impuls zum Steigen oder Sinken ihr zuzuschreiben. Denn wozu würden sonst die circulären Fasern und der Sphincter in der Wandung des Luftsackes nöthig sein? Die Nothwendigkeit einer Oeffnung an der innern Luftflasche ist schon aus mechanischen Gründen, namentlich wenn wir eine ansehnliche Luftansfüllung haben, sehr begreiflich, da die Wandung derselben eine äusserst spröde Beschaffenheit besitzt, also der eingeschlossenen, bei geringem Atmosphärendrucke sich ausdehnenden Luftpumpe nicht nachgeben kann; ebenso begreiflich ist die nachgiebige und elastische Beschaffenheit der Wandungen des äussern Luftsackes, der das überschüssige Luftquantum, welches die spröde Wand einer geschlossenen Luftflasche zum Platzen bringen würde, in seinem untern Theile aufnehmen kann. Indess möchte die eingeschlossene Luft auch an der Meeresoberfläche kaum beträchtlich über das Volum der innern Flasche anschwellen, wenngleich es immerhin zugegeben werden muss, dass das Auftreten der untern Blase bei beträchtlicher Füllung ebensogut eine Folge des Emporsteigens an die Oberfläche sein kann, als sie durch die Contraction der Muskelschicht und Faltung der Flaschenwandung erzeugt wird.

Einen viel höhern Werth auf die Veränderung des specifischen Gewichtes und die gesammte Bewegung besitzt der Luftbehälter in der Stammesspitze der Gattung *Rhizophysa*, einer Physophoride, welche

sich durch den gänzlichen Mangel der Schwimmsäule vor allen übrigen auszeichnet. Hier erlangt der Luftsack nicht nur einen viel bedeutenderen Umfang, sondern auch, ähnlich wie der Luftraum von *Physalia*, an dem oberen Pole eine besondere Oeffnung, durch welche wahrscheinlich schon *Forskål*, mit Sicherheit *Huxley* und *Gegenbaur* (letzterer an einem conservirten Exemplare von *Rh. Eysenhardtii*) auf leichten Druck unter Wasser Luftbläschen hervortreten sahen. Auch ich habe mich von einer breiten ringförmigen Contour und einem Porus in ihrer Mitte an der Spitze der Luftkammer überzeugen können und stimme *Gegenbaur* vollständig bei, wenn er in der grössern Entwicklung der hydrostatischen Blase ein den Mangel der locomotorischen Sprösslinge einigermassen compensirendes Verhältniss erkennt. Namentlich wird durch das Vorhandensein eines apicalen Porus eine höhere Stufe für die Leistung des Luftbehälters vorbereitet, welche zu den umfangreichen und complicirten hydrastischen Einrichtungen von *Porpita*, *Velella*, *Physalia* näherführt, an deren Körperstamme Schwimmglocken ebenso wie bei *Rhizophysa* vollständig fehlen. Der Grundplan des Baues bleibt indess im letzteren Falle ganz der nämliche, als bei den mit Schwimmsäule versehenen *Physophoriden*, und wird ebensowenig durch den apicalen Porus, als durch die verästelten Anhänge alterirt, in welche sich bei *Rh. filiformis* die Wandung des Luftsackes unterhalb der Luftflasche ausstülppt. Möglicherweise haben die Zellen dieses Abschnittes überhaupt die Bedeutung, durch ihren Stoffwechsel Gase zu secerniren, durch welche die Luftflasche gefüllt wird; und da in unserem Falle bei dem Austritt von Luft eine viel reichere Menge ausgeschieden werden muss, beschränken sie sich nicht auf eine einfache Fläche, sondern bilden, ähnlich den Ramificationen einer Drüse, secundäre Ausläufer und schlachtförmige Fortsätze.

### 3. Bemerkungen über *Hippopodius gleba* Forsk. und *pentacanthus* Köll.

Die Gattung *Hippopodius*, welche ihren Namen der Form ihrer Schwimmglocken verdankt, stimmt bekanntlich in dem Mangel einer apicalen Luftsäule mit den Diphyiden überein, den sie deshalb von einigen Autoren, aber mit Unrecht, zugezählt worden ist. Denn die Abweichungen von jener Familie in der Bildung der umfangreichen Schwimmsäule, und in der einfachern Natur der Individuengruppen, welche nicht nur der Taster, sondern auch der Deckstücke entbehren, und niemals zu einer selbstständigen Existenz gelangen, erscheinen so wesentlich und eigenthümlich, dass die Gattung, wie zuerst *Kölliker*<sup>1)</sup> richtig erkannte und *Gegenbaur*<sup>2)</sup> bestätigte, zu einer besondern Familie erhoben zu werden verdient. *Kölliker* unterschied ausser *Hippopodius*

<sup>1)</sup> *Kölliker* l. c. p. 28.

<sup>2)</sup> *Gegenbaur*, Neue Beiträge etc. p. 88.

noch die zweite nahe verwandte *Vogtia*, ich kann indess der Bemerkung *Gegenbaur's* und *Leuckart's* vollkommen beistimmen, wenn sie die letztere ihrer gesammten Bildung nach als eine *Hippopodius*-Art ansehen und die Echtheit der Gattung bezweifeln. Leider kam mir nur ein einziges Exemplar dieser Species zur Beobachtung, indess war die Untersuchung desselben ausreichend, um mich zu überzeugen, dass sie in der gesammten Anordnung ihrer Individuen mit *Hippopodius* übereinstimmt und durch Modificationen in der Form der Schwimmglocken und in der Grösse der Nesselknöpfe nur als selbstständige Art verschieden ist.

Die Abbildung (Taf. XLVII, Fig. 23), welche ich von meinem im unversehrten Zustande beobachteten Exemplar mittheile, stellt unsere Form in einer eigenthümlichen Haltung dar, in welcher ich dieselbe in dem Pokale stundenlang sich bewegen sah. Die Spitze der Schwimmäule ist keineswegs nach oben, sondern schräg nach unten gekehrt und ebenso die Achse nicht vertical, sondern schief horizontal gerichtet, während die eine Reihe der Schwimmglocken eine obere, die andere eine untere Lage einnimmt. Ferner kommen die Fangfäden des kurzen Stammes nicht aus der untern (Taf. XLVII, Fig. 23 u) Oeffnung des Schwimmkegels zwischen den beiden untersten grössten Schwimmglocken hervor, sondern werden in Zwischenräumen zwischen den ineinander gefügten Schwimmglocken ausgestreckt und wieder eingezogen. Ich zweifle allerdings nicht daran, dass die Haltung eine zufällige und abnorme ist, obwohl sich die Colonie leicht und in ihren Functionen ungestört Stunden lang bewegen konnte, indess hielt ich schon desshalb die Abbildung nicht für überflüssig, weil man an ihr über das Verhältniss der gegenseitigen Lage und Einfügung der Schwimmglocken eine richtigere Vorstellung gewinnt, als an den bisher gegebenen Zeichnungen. Diese hat eine grosse Aehnlichkeit mit der Einfügung der entsprechenden Anhänge bei *Hip. gleba*, doch scheinen die Lücken und Zwischenräume grösser und die Wirksamkeit der Schwimmstücke freier. Ebenso stimmen die Schwimmglocken in ihrer Grundform mit den pferdehufartigen Schwimmglocken von *H. gleba* überein, von denen uns *Leuckart* eine sehr genaue und zuverlässige Beschreibung gemacht hat. Ebenso wie an diesen beschränkt sich die runde Oeffnung des flachen Schwimmsackes auf den untern Theil des Schwimmstückes, dessen hintere (der Achse des Schwimmkegels zugekehrte) Fläche die nämlichen starken Firsten in der Umgebung einer Längsrinne besitzen und nach unten in zwei gezackte Fortsätze auslaufen (Taf. XLVII, Fig. 24 c). Der vordere Rand aber setzt sich in drei umfangreiche pyramidale zackige Zipfel fort, einen obern medianen und zwei seitliche (Taf. XLVII, Fig. 25 b), welche an der Oberfläche des Schwimmkegels als Ecken hervorragen. Auch die Vertheilung der Gefässe ist eine ähnliche, anstatt des zungenförmigen Sinus aber, in den sich nach *Leuckart* das hintere Gefäss des

Schwimmsackes von *H. gleba* erweitert, treffen wir hier einen breiten fledermausähnlichen Fleck, dessen Zellen von eigenthümlichen Ramificationen des Gefäßes umgeben werden. Neben der Form der Schwimmstücke sind es namentlich die Nesselknöpfe, durch welche sich beide *Hippopodiusspecies* scharf unterscheiden. Die Nesselknöpfe unserer Art (Taf. XLVII, Fig. 26) besitzen zwar dieselbe gedrungene, fast kuglige Form, aber mindestens den doppelten Umfang in Länge, Breite und Dicke, und zeichnen sich durch ein intensives gelbes Pigment aus. Einen entsprechenden Umfang haben auch die grossen säbelförmigen Nesselkapseln, von denen sechs bis sieben an jedem Nesselknopf zur Entwicklung kommen. Diese sind mit ihrer Spitze, aus welcher der Angelfaden hervorschneilt, durch einen zarten Faden in den Nesselstrang eingefügt.

Während sich die Gattung *Hippopodius* durch die Form und Bildung der Nesselknöpfe den Diphyiden anschliesst, nähert sie sich durch den Besitz einer besondern Schwimmsäule mit zahlreichen Schwimmstücken den Physophoriden. Der Bau des Schwimmkegels bietet einige interessante Eigenthümlichkeiten, auf die abermals *Leuckart*<sup>1)</sup> zuerst aufmerksam gemacht hat. Hier sehen wir im Centrum desselben einen Raum entwickelt, in welchen der Stamm mit seinen Individuengruppen zurückgezogen wird, und den oberen Stammabschnitt, an welchem sich die Schwimmstücke befestigen, zur Herstellung des Achsenraumes entsprechend modifizirt. Der Achsentheil der Schwimmsäule erscheint gewissermassen als ein Seitenzweig des Hauptkörperstamms, um welchen er sich in spiralingem Verlaufe nach unten herabwindet, um den Hohlräum des Schwimmkegels zu umschliessen. Wie *Leuckart* richtig hervorgeht, zeichnen sich die Schwimmsäulen (Taf. XLVII, Fig. 27 c) durch die ansehnlichen Längsmuskeln ihrer Wandungen aus, von denen weite und kurze Ausläufer nach den einzelnen Schwimmglocken abgehen, welche das Mantelgefäß (*e*) und das Stielgefäß (*f*) absenden. Unrichtig aber ist die Angabe, dass die Schwimmkegelachse mit dem Vorderende des Körperstamms ohne alle Grenzen verschmelze, sodass man die kleinsten Schwimmstücke mit gleichem Rechte als Anhänge des Körperstamms, denn als solche der eben beschriebenen Achse betrachten könne: Es liegen vielmehr die Vegetationspunkte für die Knospen der Schwimmglocken und der Individuengruppen von einander gesondert, der erstere an der Achse des Schwimmkegels (Taf. XLVII, Fig. 27 a), der letztere eine Strecke unterhalb desselben, da wo die spirale Achse in den dickeren Körperstamm übergeht (Taf. XLVII, Fig. 27 b). Schwimmglocken und Polypen mit ihren Fangfäden und Geschlechtsknospen wachsen also nicht, wenigstens an den grösseren Stöcken, neben einander an derselben Stelle des Stammes hervor, sondern ebenso wie die entsprechenden Gruppen der Physo-

<sup>1)</sup> *Leuckart*, Zur näheren Kenntniss etc. p. 55 ff.

phoriden an getrennten Vegetationspunkten. Der obere (a) entspricht dem Ende, der untere (b) der Basis der Schwimmsäule, an welcher auch bei den Physophoriden der Hauptstamm seine jüngsten Ernährungsthiere hervorsprossen lässt. In gewissen Jugendstadien mögen natürlich beide Knospengruppen am Stämme zusammenfallen, wie ja auch bei jungen Physophoriden die ersten Schwimmglocken vor der Existenz einer Schwimmsäule aus der gemeinsamen Knospengruppe ihren Ursprung nehmen.

#### 4. Ueber Entwicklungsstadien.

Die Entwicklungsgeschichte bleibt immer noch der am wenigsten erforschte und dunkelste Theil unseres Wissens von den Siphonophoren. Wir sind allerdings durch die vortrefflichen Untersuchungen *Gegenbaur's*<sup>1)</sup> mit den Veränderungen bekannt geworden, welche das Ei bis zur Bildung des Embryo's erleidet, und wissen, dass der gesamte Thierstock aus einem einzigen Embryo hervorgeht, ferner, dass der Modus der Entwicklung für die Diphyiden und Physophoriden wesentlich verschieden ist, indem bei jenen die erste Embryonalknospe zur Schwimmlocke wird, bei diesen dagegen das Ernährungstier, der Polyp mit seinem Fangfaden zuerst zur Ausbildung gelangt. Die allmählichen Stufen der Veränderung, durch welche der frei gewordene Embryo zur Form und Individuenvertheilung der geschlechtsreifen Siphonophore aufsteigt, sind uns indess gänzlich unbekannt. Ob diese auf einer continuirlichen Entwicklung beruhen oder nach Art der Metamorphose zu Altersstufen führen, welche in ihrem gesamten Habitus und in der Form ihrer wirksamen Organe, z. B. der Nesselknöpfe etc., von den ausgebildeten Colonien abweichen, ist nach den bisher beobachteten Jugendstadien nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Die Erforschung der freien Entwicklung erscheint aber auch ausserordentlich schwierig, weil man sich das Material nicht in reicher Menge durch künstliche Züchtung aus dem Eie verschaffen kann, sondern mit vereinzelten aufgefischten Formen sich begnügen muss, für deren Arbestimmung zuverlässige Anhaltspunkte mehr oder minder fehlen. Ich glaubte auf diesem Wege, indem ich eine möglichst grosse Anzahl kleiner Jugendformen untersuchte, ein vollständiges Bild von den Vorgängen der freien Entwicklung gewinnen zu können, bin aber leider nach den spärlichen Resultaten kaum zu der Hoffnung berechtigt, einige Lücken in unserer Kenntniss dieser Vorgänge auszufüllen.

Von Jugendformen aus der Familie der Diphyiden glückte es mir nur eine einzige (Taf. XLVII, Fig. 28) zu beobachten. Dieselbe schloss sich dem ältesten von *Gegenbaur* beschriebenen Entwicklungsstadium an, war aber jedenfalls einige Tage älter als dieses, indem nicht nur die Schwimm-

<sup>1)</sup> *Gegenbaur* l. c. pag. 48.

glocke eine bedeutendere Grösse und Höhe besass, sondern auch der Rest des Larvenleibes eine weitere Differenzirung zeigte. Anstatt eines grosszelligen gestreckten Zapfens mit glatter Oberfläche fand ich einen breiten umfangreichen Anhang mit zahlreichen knospenähnlichen Aufreibungen, unter denen eine, vielleicht die zweite Schwimmglocke (?) (b) durch ihre Grösse hervortrat. Der Rest des Larvenleibes scheint hier-nach keineswegs den grosszelligen Saftbehälter herzustellen, sondern den Stamm mit seinen Individuengruppen zu entwickeln, während der Saftbehälter (c) als grosszelliger Anhang am Schwimmglockenstiele sicht-bar wird. Die zuerst gebildete Schwimmglocke ist daher auch nicht die hintere, sondern die vordere und obere, in welcher der Saftbehälter und die Spitze des Stammes liegt. Allerdings scheint das Verhältniss der Gefässvertheilung für *Gegenbaur's* Deutung zu sprechen, welcher aus der centralen Mündung des Stielgefäßes im Grunde des Schwimmsackes die Identität mit dem hintern Schwimmstücke folgert, indess müssen wir berücksichtigen, dass unser Anhang noch einer bedeutenden Vergrösse-rung entgegengeht und während des Wachsthums eine Formverände-rung des Schwimmsackes und somit der Lage des Stielgefäßes erleiden<sup>1)</sup> lkann.

Die jüngsten Physophoriden, welche mir zur Beobachtung kamen, lassen sich ebenfalls auf zwei Abschnitte des Embryonalleibes zurück-führen, einen untern, in seiner Lage der Schwimmglockenknope der Diphyiden analogen Polypen und einen obern Theil, den eigentlichen Stamm mit den Luftbehältern und zahlreichen seitlichen Aufreibungen, von denen die untern sehr kleine Nesselknöpfchen mit fertigen Angel-organen darstellen (Taf. XLVIII, Fig. 29). Der Luftbehälter (Taf. XLVII, Fig. 17) dieser kleinen, ein Bruchtheil eines Millimeters langen Jugendfor-men, ist vollständig geschlossen und nimmt fast den gesamten Innen-raum des Stammes ein. Im Wesentlichen erkennt man schon alle Theile des ausgebildeten Luftraumes wieder, indess erscheint die Füllung sehr unvollständig und auf die obere Hälfte beschränkt, in deren Um-gbung Pigmente auftreten. Stamm und Polyp gehen unmittelbar in einander über, die Verdauungshöhle des letztern ist vorzugsweise der Behälter der Nahrungsflüssigkeit. Die bohnenvormigen Nesselknöpfchen sitzen nicht an einem gemeinsamen Fangfaden, sondern jedes nach dem Grade seiner Entwicklung auf einem kürzern oder längern contracti-len Stielchen an dem Siphonophorenleibe befestigt. Dieselben besitzen schon jetzt drei verschiedene Formen von Nesselkapseln, in ihrer obern Aufreibung liegen einige wenige grosse länglich ovale Angelorgane, welche den grossen seitlichen Kapseln des Nesselstranges entsprechen, die Hauptmasse des Knöpfchens aber ist von den kleinen und langen

<sup>1)</sup> Da sich meine Beobachtungen nur auf ein einziges Individuum stützen, hat man selbstverständlich die auf sie gegründeten Deutungen mit einer gewissen Vor-sicht aufzunehmen.

Kapseln des Stranges erfüllt, auf welche an der Spitze grössere birnförmige Kapseln, denen des Endfadens analog folgen (Taf. XLVIII, Fig. 33). Von den Nesselknöpfen des entwickelten Stockes sind dieselben nicht nur durch ihre geringe Grösse, sondern auch durch die einfachere Bildung ganz und gar verschieden, erscheinen aber nichts destoweniger leistungsfähig und dem jugendlichen Altersstadium angepasst. Ob sich die verschiedenen Physophoridengattungen schon auf dieser Entwicklungsstufe erkennen lassen, wage ich nach den mir vorliegenden Anhaltspunkten nicht zu entscheiden, von *Physalia* aber, deren entsprechende Jugendform *Huxley*<sup>1)</sup> beschreibt, mögen sie alle vorzugsweise durch die viel geringere Ausdehnung des Luftsackes differiren, während sie in dem Vorhandensein gleichartiger Theile auch mit dieser übereinstimmen.

Die Veränderungen, welche diese jüngsten mir bekannt gewordenen Stadien mit dem weiteren Wachsthum und der Vergrösserung der Körpermasse erleiden, führen zunächst zu einer schärfern Abgrenzung des Ernährungsthieres und des obern Theils des Stammes, welcher sich als länglich ovale Luftkammer aus dem Zwischentheil und dessen Knospen und Anhängen hervorhebt (Fig. XLVIII, Fig. 30). Die Nesselknöpfe werden grösser, ihre Stiele länger, am Polypen sondern sich Rüssel und Magenabschnitt schärfer, die gefärbten Leberwülste treten deutlich hervor, während der Basaltheil des Ernährungsthieres nicht streng von dem Stämme des jungen Thieres zu sondern ist.

Allmählich bilden sich einzelne Knospen zu Tentakeln und Deckstücken heran, wir erhalten unter der Luftkammer eine einfache polymorphe Individuengruppe, welcher nur die Geschlechtsknospe und Schwimmglocke fehlt, um alle wesentlichen Anhänge der Siphonophore vertreten zu finden. Einzelne Gattungen werden sich auf dieser Stufe wahrscheinlich leicht erkennen lassen, z. B. *Physophora* an dem Mangel der Deckstücke, *Rhizophysa* an dem Mangel der Tentakeln und Deckstücke, vorausgesetzt, dass diese Anhänge nicht als provisorische Organe von kurzer Dauer in diesem Alter existiren. Für andere Gattungen, wie *Forskalia*, *Stephanomia*, *Agalma* (Taf. XLVIII, Fig. 30, 31, 32), an deren Stamme alle Anhangsformen auftreten, stehen einander zu nahe, als dass schon in diesem Alter bedeutende Gegensätze wahrscheinlich sind. Die Form der jugendlichen Nesselknöpfe und Angelorgane giebt keinen sichern Aufschluss, möglicherweise aber die spezifische Gestalt der Deckstücke, welche sich jetzt durch Kürze und Breite auszeichnen und deshalb nicht unmittelbar auf die ausgebildete Form zurückzuführen sind. Die fortschreitende Entwicklung scheint vor Allem zur Erzeugung neuer Deckstücke zu führen, deren Anzahl noch vor dem Auftreten eines neuen Ernährungsthieres beträchtlich zunimmt. In

1) *Huxley* l. c. Taf. X, Fig. 4.

Taf. XLVIII, Fig. 34 und 35 habe ich eine junge, mit 6 Deckblättern versehene Physophoride abgebildet, welche nur einen einzigen Polypen mit mehreren Nesselknöpfen und einen kuglig contrahirten Taster enthält. Die Deckstücke sind dick und dreilappig und erinnern nicht nur durch ihre Form, sondern durch die Art der gegenseitigen Stellung an Schwimmglocken, indem sie kreuzweise alternirend eine förmliche Deckschuppen-Säule bilden, zwischen welcher der Stamm mit seiner Individuengruppe wie in dem Schwimmkegel von Hippopodius geschützt liegt. Die Nesselknöpfe (Taf. XLVIII, Fig. 33) sind kurz und bohnenförmig, nicht wesentlich von denen anderer Jugendformen verschieden, die grössern Nesselkapseln erreichen eine Länge von 0,02 mm. und eine Breite von 0,013 mm. und gleichen abgesehen von ihrer geringern Grösse denen von *Forskalia* und *Agalma*, die birnförmigen Kapseln der Endauftriebung, welche dem spiraligen Endfaden entspricht, sind dagegen nur 0,007 mm. lang. Am meisten möchte die Breite der Deckstücke und die Form der Nesselkapseln auf *Agalma rubrum* hinweisen, für die man freilich kein Jugendstadium mit einer Säule von Deckschuppen vermuthen sollte.

Eine ähnliche, noch umfangreichere Entfaltung der Deckstücke ist einer andern Jugendform eigenthümlich, welche in einem sehr jungen Stadium schon von *Gegenbaur*<sup>1)</sup> bekannt war. Auch *C. Vogt*<sup>2)</sup> hat dieselbe in einem jüngern und in einem weiter vorgeschrittenen Alter beobachtet und als *Agalma rubrum* beschrieben; endlich wird sie auch von *Keferstein*<sup>3)</sup> und *Ehlers* als Jugendform von *Agalma Sarsii* erwähnt. In dem jüngsten mir bekannten (Taf. XLVIII, Fig. 36) Alter besitzen dieselben etwa die Grösse von  $\frac{3}{4}$  mm. und tragen 2 sanft gewölbte Deckstücke, welche den Polypen mit seinen Nesselknöpfen und Seitenknospen umschließen (Taf. XLVIII, Fig. 36). Die Deckschuppen sind ziemlich dick und blattförmig mit scharf gezackten Kanten, welche in mehrfacher Zahl nach der Spitze herablaufen und 5 Flächen begrenzen, 2 obere polygonale (Taf. XLVIII, Fig. 38 c, d), 2 seitliche (a, b), und eine untere (Taf. XLVIII, Fig. 39 e). Die letztere ist flach concav und liegt der centralen Polyppengruppe an, inserirt sich aber nicht mit dem äussersten Ende am Stamme, sondern etwa  $\frac{1}{4}$  unterhalb ihrer obern Spalte. Daher ragt die kuglige Luftkammer mit ihrem apicalen rothbraunen Pigmentbelag nicht frei hervor, sondern wird von den obern Abschnitten der Deckschuppen umlagert. An der untern Spalte des Deckstückes, wo die gezackten Seitenkanten wieder zusammenlaufen, führt das Centralgefäß zu einem kleinen, dem contractilen Schwimmsacke der Schwimmglocken vergleichbaren Säckchen, in welchem constant 2—3 langgestreckte Nesselkapseln liegen. Dieses jüngste Stadium konnte ich durch eine ganze Reihe von Altersstufen, die sich vorzugsweise durch eine grössere Zahl von Deckstücken und

1) *Gegenbaur* l. c. pag. 54. Taf. XVII, Fig. 41.

2) *C. Vogt* l. c. pag. 79. Taf. X, Fig. 32—37. *z. part le. von d. Organen*

3) *Keferstein* und *Ehlers* l. c. p. 26. Taf. II, Fig. 26 und 27.

höher entwickelten Nesselknöpfchen unterschieden, weiter verfolgen; als kuglige, lebhaft pigmentirte Körper bis zu der Grösse eines Nadelkopfes flottirten sie in Menge an der Meeresoberfläche, ohne durch energetische Bewegungen zu einer selbstständigen Locomotion befähigt zu sein. 10, 12 und mehr Deckschuppen legen sich zu einem Strobila-ähnlichen Körper zusammen und scheinen an einem Ausläufer des Stammes befestigt zu sein. In dieser Gruppierung erinnern dieselben sowohl an die Schwimmsäule von Hippopodius als an die Krone von beweglichen Deckstücken, welche die Gattung Athorybia auszeichnet, wenn gleich in einem geringern Grade beweglich. Die obern an der Spitze befindlichen Deckstücke sind die ältesten und die kleinsten, emporgehoben durch die neue grössere Generation von nachgewachsenen Sprösslingen bilden sie die äusserste Krone des Daches, die sich leicht vom Stamme trennt. Je weiter wir nach unten und innen fortschreiten, um so grösser werden die Schuppen, um so inniger und fester ist ihr Zusammenhang. Schon dies Verhältniss scheint mir darauf hinzuweisen, dass der Zapfen von Deckschuppen eine rein provisorische Einrichtung dieser Altersstufe ist, welche dem Ernährungsthier mit seinem Nebenspross Schutz gewährt, ohne desshalb dauernd in allen späteren Stadien zu persistiren. Man könnte allerdings in unserer Jugendform eine junge Athorybia vermutthen, allein die Nesselknöpfe, die jetzt wohl schon in 20facher Zahl vorhanden sind und sich an einem gemeinsamen Fangfaden befestigen, sprechen nicht für diese Deutung. Dagegen weisen sie, wie auch Kestenstein und Ehlers hervorheben, auf *Agalma Sarsii* hin, von welcher an jüngern Formen von *Sars* und *Leuckart*<sup>1</sup> Nesselknöpfe beobachtet und beschrieben wurden, welche auffallend mit der vorliegenden übereinstimmen. Wie jene zeigen auch die unserigen eine auffallende Aehnlichkeit mit den Nesselknöpfen der Diphyiden. Der Nesselstrang biegt sich in halber Spirale nach oben zurück, die grossen Nesselzellen, welche in 7 bis 8facher Zahl an jeder Seite desselben hervortreten (Taf. XLVIII, Fig. 37 a), lassen sich den langen gabelförmigen der Diphyiden in ihrer Lage gleichstellen, aber mit gleichem Rechte den seitlichen Nesselkapseln am Nesselstrange von *Forskalia* und *Agalma* parallelisiren, denen sie auch in ihrer Form gleichen. Der Endfaden wird durch eine knopfförmige Aufreibung ersetzt, deren Zellen birnförmige Kapseln einschliessen und in lange borstenartige Haare auslaufen. Wenn es feststeht, dass die gleichen Nesselknöpfe an den ältern Polypen (nicht wie *Leuckart* angiebt an den jüngern) von jungen mit einer Schwimmsäule versehenen *Agalma Sarsii* vorkommen, so möchte die Zurückführung unserer Jugendform auf die genannte Art möglich scheinen, obwohl auch für *Agalma rubrum* und die *Forskalia*-Arten<sup>2</sup>) der Besitz ähnlicher jugendlicher Nesselknöpfe sicher

1) *Leuckart*, Zu näherer Kenntniss der Siphonophoren etc. pag. 89.

2) An jungen *Forskaliien* mit 6—8 Individuengruppen und angelegter Schwimm-

ist. Sehr richtig hat übrigens schon *Leuckart* aus dem Auftreten jener Nesselknöpfe an *Agalma Sarsii* geschlossen, dass bei der ersten Bildung überhaupt nur kleinere und einfachere Nesselknöpfe producirt werden und diesen erst später die grössern und vollkommenen Apparate folgen. Ebenso spricht für die Deutung als junge *Agalma Sarsii* die Form der Deckstücke, die nach *Leuckart* bei dieser Art sowohl wie *Agalma clavatum* (wohl einer jugendlichen mit jener identischen Species) 5 gezähnelte Längsfirsten besitzen. Unter solchen Verhältnissen würden wir in der Entwicklung der Physophoriden Stadien antreffen, die gewissermassen als Larvenzustände in ihrem gesammten Baue von dem ausgebildeten Thierstocke wesentlich abweichen. In dem Kranze von Deckschuppen und den kleinen wenig entwickelten Nesselknöpfen tragen dieselben provisorische Organe, die mit dem weitern Wachsthum verloren gehen. Die Strobila-ähnliche Krone von Deckschuppen wird ausfallen, um der Luftpammer freie Erhebung zu gestatten und bei verlängertem Stamme der Entwicklung einer Schwimmsäule Platz zu machen. Andererseits aber lernen wir erst jetzt den Athorybiatypus und seine Beziehung zu den Physophoriden mit einer Schwimmsäule verstehen; es wird klar, dass in ihm eine jenem Entwicklungsstadium analoge Bildungsform persistirt, in welcher sich die Deckschuppenkrone mächtig entwickelt und das Auftreten der Schwimmsäule verhindert. Mit dem Zurückbleiben auf einer morphologisch minder vorgeschrittenen Stufe stimmt der geringe Umfang der Colonie, die Gedrungenheit und Kürze des Stammes, die spärliche Anzahl von Polypen und Tentakeln.

### 5. Sind die Siphonophoren radiäre Thiere?

Die Frage wird Jedem müssig erscheinen, welcher mit *Leuckart* weder die Einheit des *Cuvier'schen* Typus der Radiaten festhält, noch überhaupt in der radiären und in der seitlich-symmetrischen Bauart einen scharfen, ohne Uebergänge abgegrenzten Gegensatz anerkennt. So lange indess Forscher von so umfassender Bedeutung wie *Agassiz* für *Cuvier's* Radiaten als für einen abgeschlossenen, einheitlichen Kreis in die Schranken treten, wird es gerechtfertigt sein, in einer einzelnen Abtheilung dieses Kreises die Architektonik einer Prüfung zu unterwerfen. Stimmt diese nicht streng mit den Gesetzen einer strahligen Wiederholung, wird sie gar eine bilateral-symmetrische, so muss nothwendig das Band, welches Polypen, Quallen und Echinodermen umschliesst, an und für sich schon locker, weil es nur der Form und nicht dem Wesen, das heisst der gesammten Organisationsstufe entlehnt ist, zerreissen und aus seinem Inhalt die Typen der Echinodermen und Coelenteraten, die zuerst *R. Leuckart* als Grundpläne erkannte, um so bestimmter und selbstständiger hervortreten lassen.

säule habe ich ganz ähnliche Nesselknöpfe, doch ohne den apicalen Fadenbüschel beobachtet.

Da die Siphonophore, welche man wegen der Selbstständigkeit ihrer Theile und der Individualität der medusoiden Geschlechtsgemmen als Thierstock auffasst, aus einem einzigen Embryo hervorgeht, so haben wir zunächst in der Form der Entwicklung, in der Sprossung der einzelnen Anhänge, in ihrer Gruppierung am Stämme, kurz in der Architektonik des gesammten Stockes eine radiäre Anordnung zu suchen, wenn dem Begriffe eines Radiaten Genüge geleistet ist. Aber weder bei den Diphyiden differenzirt sich nach Durchlaufung der Furchungsstadien der Embryonalkörper nach einem strahligen Typus, noch besitzen die jüngsten Physophoriden mit Luftbehälter, Ernährungsthier und Nesselknöpfen eine streng radiäre Anordnung. Im erstern Falle sprosst die Schwimmglocke einseitig und exzentrisch, aber keineswegs in der Achse des Embryokörpers, welcher als ein grossblasiger Ballen dem medusoiden Sprosse seitlich anhängt; bei den Physophoriden dagegen trägt das polypoide Ernährungsthier mit seinem hydrostatischen Aufsatze einen seitlichen unregelmässigen Knospenanhang, dessen Entfaltung und Vergrösserung mit dem fortschreitenden Wachsthum ebensowenig streng radiär zu nennen ist. Fassen wir die ausgebildeten Siphonophoren in das Auge, so bieten allerdings einzelne Arten mit verkürzter Leibesachse, wie z. B. *Porpita*, eine regulär strahlige Form und Gruppierung der polymorphen Anhänge, die bei weitem grösste Anzahl dagegen, insbesondere die Arten mit vorwiegender Längsstreckung der Leibesachse erhalten einen deutlich bilateral-symmetrischen Bau. Wenn auch bei den Physophoriden durch die Spiralwindungen des Stammes die Erscheinung einer zwei- oder vielstrahligen Schwimmsäule und der ringförmigen Anordnung der polypoiden Sprossen und Fangfäden erzeugt wird, so bleibt die Vertheilung dennoch eine bilateral-symmetrische, indem alle Anhänge nach Auflösung der Spirale einseitig linear in eine Ebene fallen, welche man der Medianebene oder Sagittalebene der seitlich-symmetrischen Thiere an die Seite setzen kann. Durch diese wird der Stamm in eine rechte und linke Hälfte getheilt, welche nur spiegelbildlich gleich, aber nicht congruent sind und nicht gegenseitig eine durch die andere ersetzt werden können. Wir erhalten daher am Stämme neben dem Oben und Unten, ein Rechts und Links, ein Vorn (Ventral) und Hinten (Dorsal). Indess wird man vielleicht der Architektonik des gesammten Stockes keinen hohen Werth zuschreiben, da es sich vorzugsweise um die radiäre Bauart der Individuen handelt, welche am Stämme sprossen. Aber auch an diesen zeigt sich, abgesehen von den einfachen Geschlechtsknospen, den Tentakelschlüuchen und den Ernährungstieren, die radiäre Form entschieden in eine seitlich-symmetrische übergeführt. Die zahlreichen so mannichfach gestalteten Formen von Schwimmglocken und Deckschuppen sind bilateral, ebenso die Nesselknöpfe. Letztere bringen die Nesselbatterien durch einseitige Wucherung der Epithelialschicht mit nachfolgender Spiraldrehung zur Anlage

und besitzen eine Doppelreihe von grossen Nesselkapseln, deren Lage zur seitlichen Symmetrie führt. Unter allen Gruppen der *Cuvier*-schen Radiärthiere sind es vornehmlich die Siphonophoren, in welchen sich seitlich-symmetrische und radiäre Architectonik vereinigen, durch ihren Bau wird leicht und überzeugend der Beweis geführt, dass wir nicht exclusiv geometrische Verhältnisse zur Begründung der Verwandtschaft benutzen können. Man hat auch öfter die Ctenophoren als zweiseitig symmetrisch herangezogen, indess, wie *Fritz Müller*<sup>1)</sup> überzeugend nachgewiesen hat, mit Unrecht. Hier haben wir selbst bei dem bandsförmigen Venusgürtel trotz der Zweizahl der Trichteröffnungen, Magengefässen und Senkfäden einen zweistrahligen Bau mit congruenten Hälften ohne Gegensatz von Bauch und Rücken, wir haben die der seitlichen Symmetrie am nächsten stehende Uebergangsform des strahligen Baues; in den Schwimmglocken und Deckstücken der Siphonophoren geschieht in der Ausbildung eines differenten Rücken- und Bauchtheiles der letzte Schritt, um die radiäre in die seitlich-symmetrische Form überzuführen.

Cassel, im August 1862.

1) Archiv für Naturgeschichte. 1861. Ueber die angebliche Bilateralsymmetrie der Rippenquallen.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel XLVI.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Internodienstück vom Stämme der *Apolemia uvaria*.  
 a. die vordere oder ventrale Fläche, β. die hintere Fläche mit ihrer Spalte.

Fig. 2. Vorderes Stück unter 90facher Vergrösserung.

- a. Epithelialschicht und zarte Querfaserlage mit ihren Falten und Verdickungen.
- b. Die Lage der radialen Faserzellen.
- c. Hyaline streifige Schicht mit ihrem ventralen Zapfen
- d. Innere Ringsfaserlage und Epithel.

Fig. 3. Internodienstück von der untern Fläche aus unter starker Lupenvergrösserung  
 α. die ventrale Linie, ihre Epithelverdickungen nebst hyalinem Zapfen.

Fig. 4. Epithel des Tasters.

Fig. 5. Grossblasige Zellen mit ihren Kernen aus der Tasterbasis.

Fig. 6. Flimmerzellen mit zähem, wandständigen Protoplasma aus den drei Streifen des Innenparenchyms vom Taster.

Fig. 7. Tasterspitze.

- a. Epithel mit Nesselkapseln.
- b. Die Faserlagen.
- c. Zellstreifen des Innenparenchyms mit den braun gefärbten Wülsten.

Fig. 8. Nesselorgane.

- a. Grosse kuglige Kapsel, von der Oberfläche der Schwimmglocken, Deckstücke und braunrothen Taster.
- b. Kleine kuglige Nesselkapsel mit kurzer Spitze vom Polypen.
- c. Ovale Kapsel mit zwiefach geknöpftem Nesselfaden aus dem Epithel der Angelfäden.
- d. Länglich elliptische Kapsel von der Tasterspitze.
- e. Grosse birnförmige Kapsel von der Tasterspitze.

Fig. 9. Vom Ende des Fangfadens im gestreckten Zustande. Man sieht die hervorragende Spitze, in welche die Nesselzelle ausläuft.

Fig. 10. Stück des Fangfadens im verkürzten Zustande.

Fig. 11. Junge männliche Geschlechtsschwimmglocke von Abyla. Der Knospenkern beginnt sich zum Schwimmraume auszuhöhlen.

- a. Epithel.
- b. Innere Zellschicht.
- c. Hyaliner Mantel.
- d. Gefäße.
- e. Zellige Auskleidung des Knöpfelraumes.
- f. Der Theil des Knospenkernes, der sich zum Raum des Schwimmsackes verflüssigt.

Fig. 12. Junge männliche Geschlechtsknospe von Apolemia. } Die Buchstaben haben  
Fig. 13. „ „ „ „ von Hippopodius. } dieselbe Bedeutung als  
in Fig. 11.

Fig. 14. Weibliche Geschlechtsknospe von Apolemia bei centraler Einstellung.  
a. Ei. b. Keimbläschen.

Fig. 15. Dieselbe unter stärkerer Vergrösserung bei peripherischer Einstellung der verzweigten Gefäße.

#### Tafel XLVII.

Fig. 16. Luftkammer von *Forskalia Edwardsii*.

- a. Uebergang der hellen homogenen Lage in die Schicht der Faserplatten.
- b. Ringfasern der Luftkammer.
- c. Oeffnung der Luftflasche.
- d. Der untere Abschnitt des Luftsackes.
- e. Die sechs Scheidewände als Suspensorien des Luftsackes.
- f. Die Ringfasern des Luftsackes.
- g. Aeussere bewimperte Zellenlage desselben.

Fig. 17. Luftsack einer ganz jungen *Physophoride* (Fig. 29).

- a. Luftblase.
- b. Luftsack.
- c. Luftflasche mit ihrer Oeffnung.
- d. Unterer Abschnitt des Luftsackes.

Fig. 18. Ein Theil der Luftkammer einer jungen *Agalma rubrum*.

- f'. Spincterartige Entwicklung der Ringmuskeln der Luftkammer oberhalb der Oeffnung der Luftflasche.
- Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 16.

Fig. 19. Luftkammer der zweiten *Forskalia*-Art von Messina (*contorta*?).

- d'. Zelliger Inhalt des untern Abschnittes der Luftkammer.
- Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 16.

Fig. 20. a. Zellen von der obren Schicht des Luftsackes von *Agalma*.

- b. „ „ „ „ „ „ von *Rhizophysa filiformis*.
- c. Suspensorium des Luftsackes von *Forskalia Edwardsii*.

Fig. 21. Schwimmsäule der zweiten *Forskalia*-Art von Messina.

Fig. 22. Schwimmglocke derselben.

Fig. 23. *Hippopodius pentacanthus* in eigenthümlicher Haltung während der Bewegung.

- a. Oberer medianer Zipfel des Schwimmstückes.
- b. Die beiden seitlichen Zipfel des Schwimmstückes.
- c. Die beiden untern Fortsätze des Schwimmstückes.
- u. Untere Mündung des Schwimmkegels.

Fig. 24. Schwimmstück von der hintern Fläche.

Fig. 25. Schwimmstück von der vordern Fläche.

Fig. 26. Nesselknopf derselben Form.

Fig. 27. Spitze der Schwimmsäulenachse und des Stammes von *Hippopodius gleba*.

- a. Knospen der Schwimmstücke. Oberer Vegetationspunkt.
- b. Knospen der Polypen neben der Mündung der Nebenachse.
- cc. Die spirale Achse der Schwimmstücke. Nebenachse.
- d. Stamm.
- ee. Mantelgefäß.
- f. Centralgefäß des Schwimmsacks.
- g. Schwimmsack.

Fig. 28. Junge Diphyide.

- a. Schwimmglocke (obere).
- b. Knospenanhang, Rest des Embryonalleibes.
- c. Grossblasiger Zapfen.
- d. Epithel.
- e. Homogene Mantelschicht.

#### Tafel XLVIII.

Fig. 29. Junge Physophoride mit Polyp, Luftsack, jungen Nesselknöpfen u. Knospen.

Fig. 30. Junge Physophoride in einem weiter vorgeschrittenen Alter.

Fig. 31. Eine andere Physophoride, wahrscheinlich eine junge Stephanomia, mit zwei Tentakeln und einem Deckstück.

Fig. 32. Eine junge Physophoride von  $\frac{3}{4}$  mm. Länge mit einem Tentakel und zwei Deckstücken. Nesselknöpfe einfach, von provisorischem Baue.

Fig. 33. Nesselknöpfchen einer jungen Physophoride mit zwei breiten herzförmigen Deckschuppen (wahrscheinlich *Agalma rubrum*).

- a. Grosse Nesselkapseln.
- b. Nesselkapseln des Stranges.
- c. Birnförmige der Spitze.

Fig. 34. Junge Physophoride mit einer Deckschuppensäule, einem Taster (b), einem Polypen (a), mit Nesselknöpfchen, wahrscheinlich *Agalma rubrum*.

Fig. 35. Dieselbe von der Spitze aus gesehen.

Fig. 36. Junge Physophoride mit zwei blattförmigen ausgezackten Deckschuppen, einem kugligen Luftsack mit braunrotem Pigment, einem Polypen (a) und einem Tentakel (b).

Fig. 37. Bedeutend grössere Form derselben Art, wahrscheinlich eine junge *Agalma Sarsii*. Etwa 10 Deckschuppen bilden einen tannenzapfenähnlichen Körper.

- a. Polyp.
- b. Tentakel.
- c. Polypoide Nebenknospen.
- d. Nesselknöpfe (in zu geringer Zahl gezeichnet).

Fig. 38. Deckschuppe von der obren Fläche gesehen mit fünf gezackten Längskanten.

- a. b. Seitliche Flächen.
- c. d. Obere Flächen.
- f. Centralgefäß.
- g. Säckchen mit drei Nesselkapseln.
- h. Oberer schnabelförmiger Vorsprung.

Fig. 39. Deckschuppe von der untern Fläche gesehen.

- e. Untere sanft concave Fläche.

Fig. 40. Nesselkapseln dieser Form.

- a. Grosse Nesselkapsel des Nesselknopfes.
- b. Nesselkapsel aus dem Säckchen des Deckstückes.



Fig. 1.

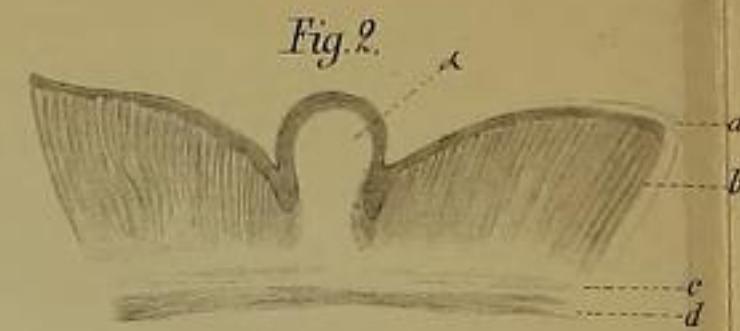


Fig. 2.

Fig. 3.



Fig. 4.

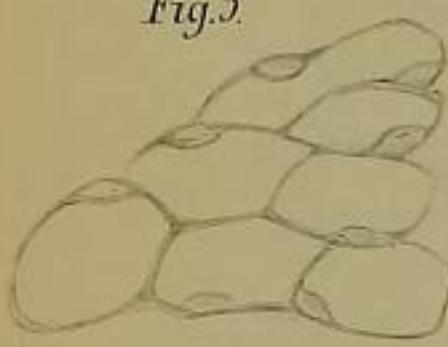


Fig. 5.

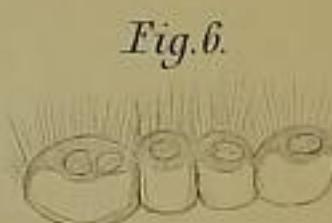


Fig. 6.

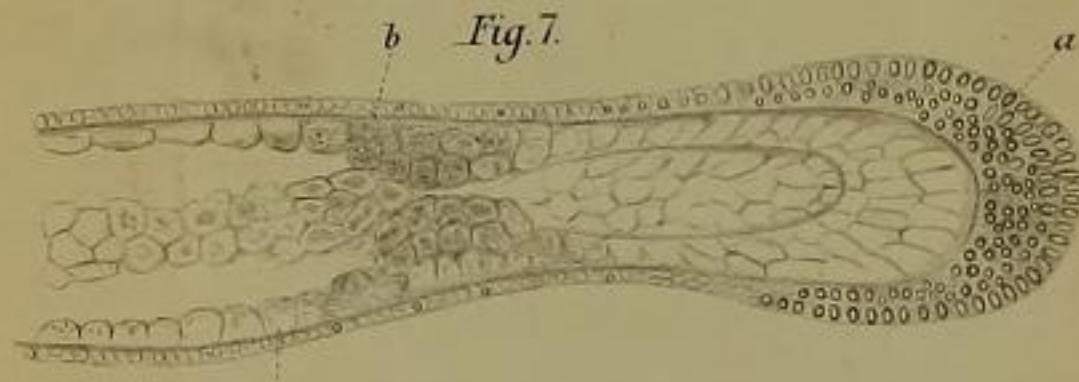


Fig. 7.

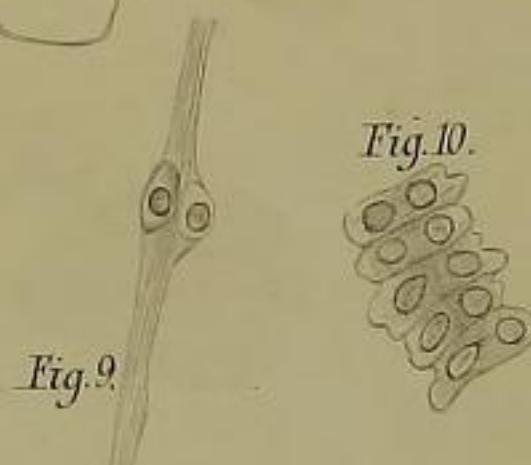


Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.

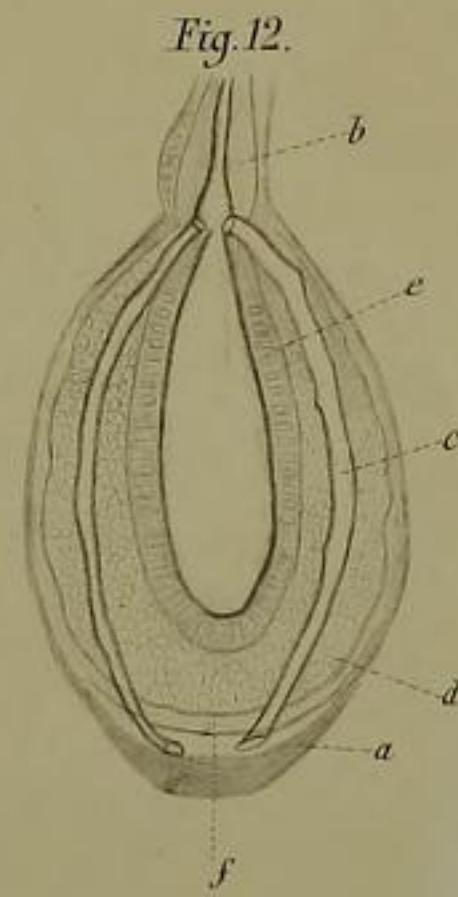


Fig. 12.

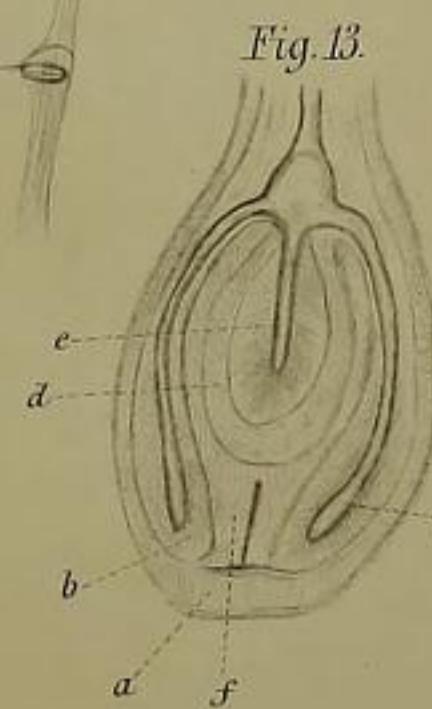


Fig. 13.

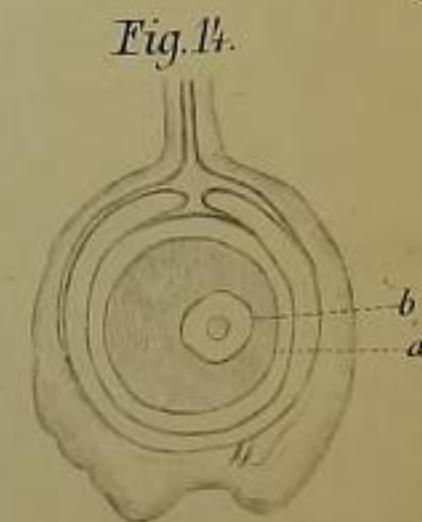


Fig. 14.

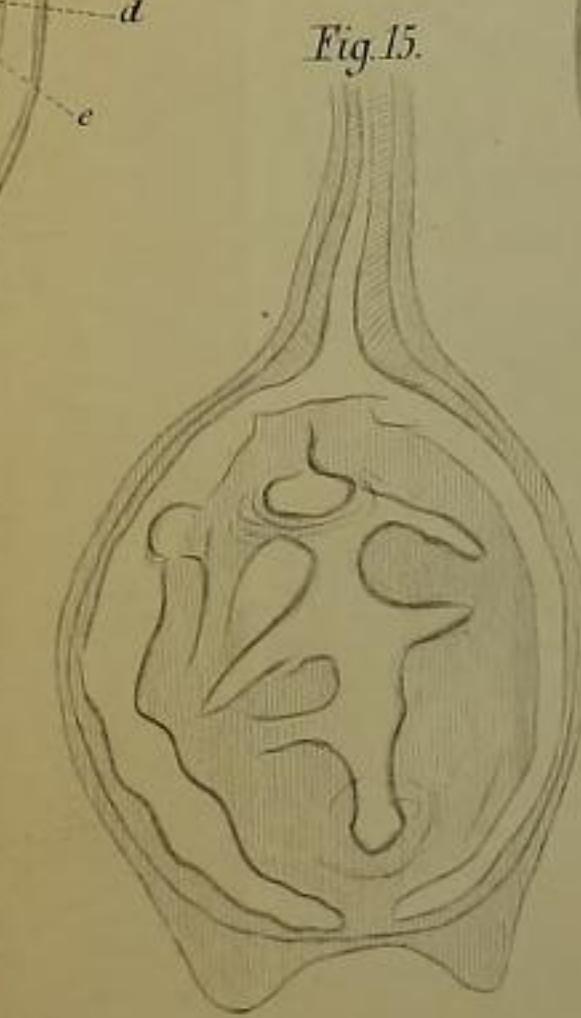


Fig. 15.

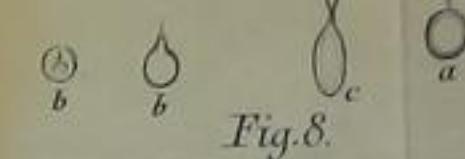


Fig. 8.

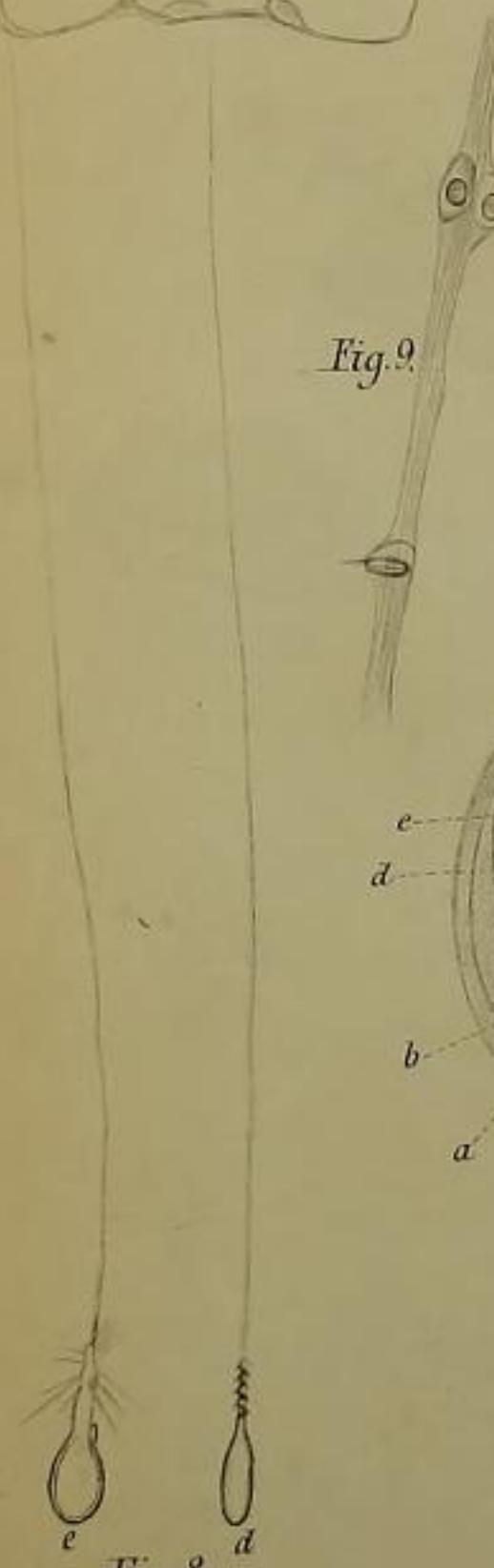


Fig. 8.

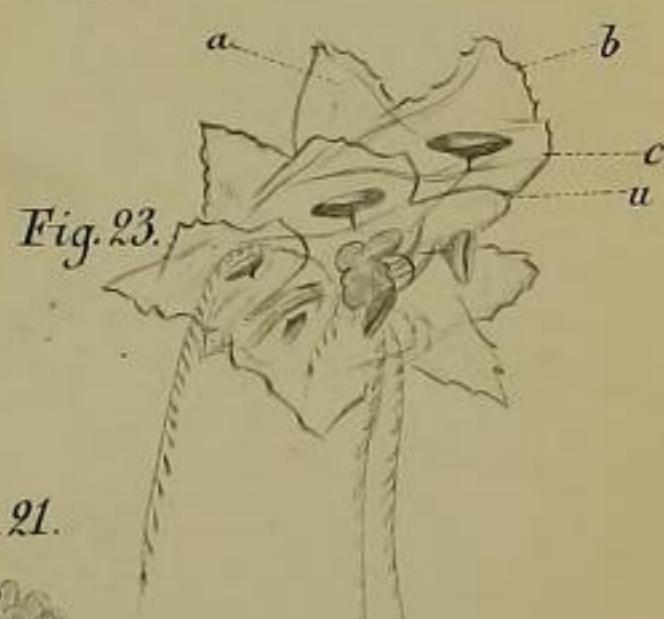
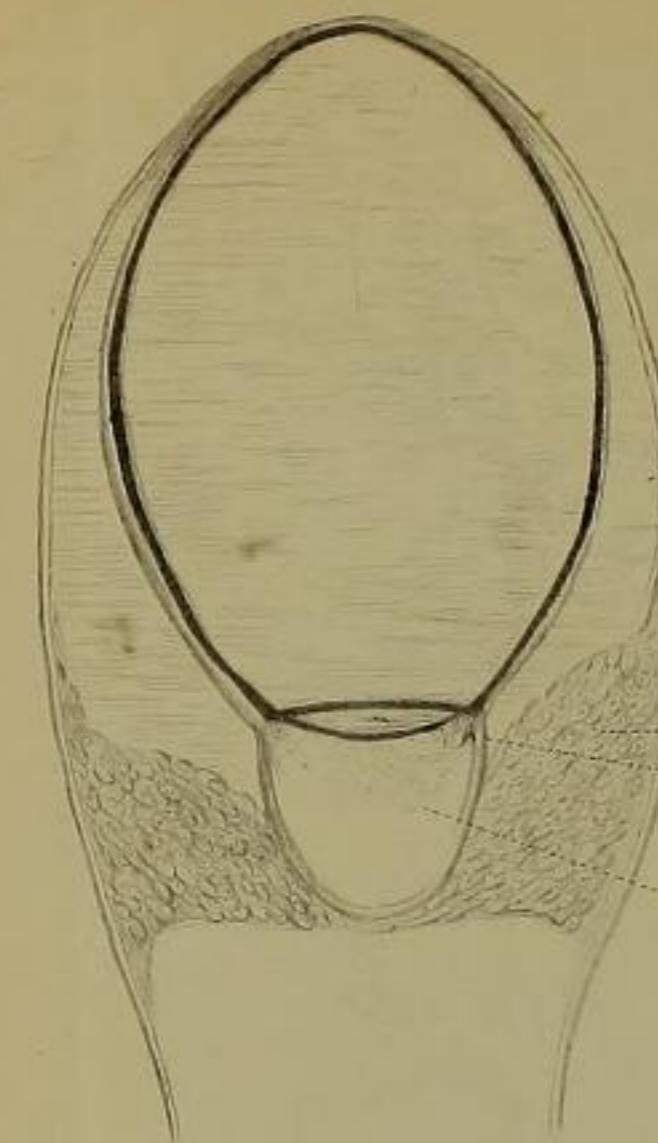
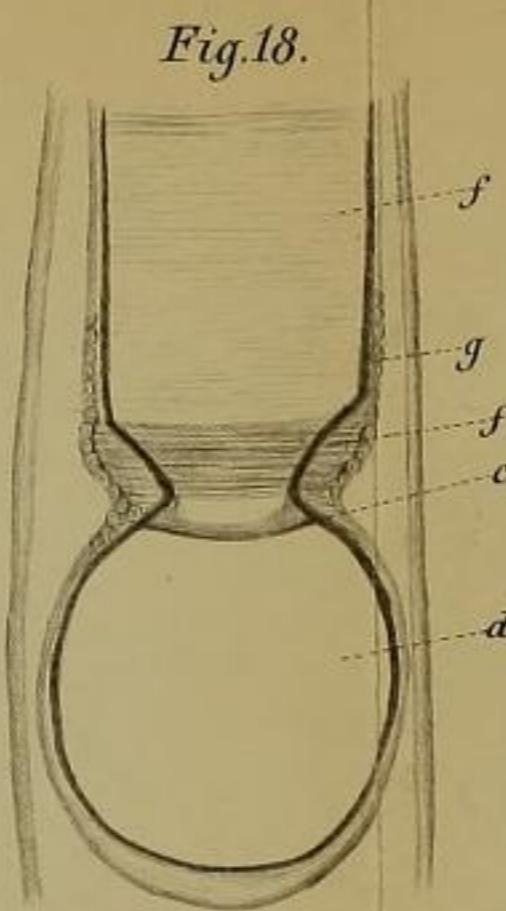
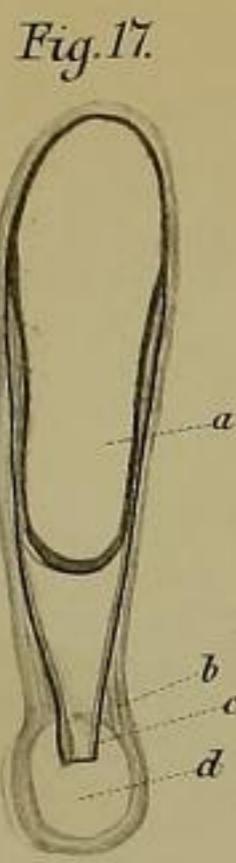
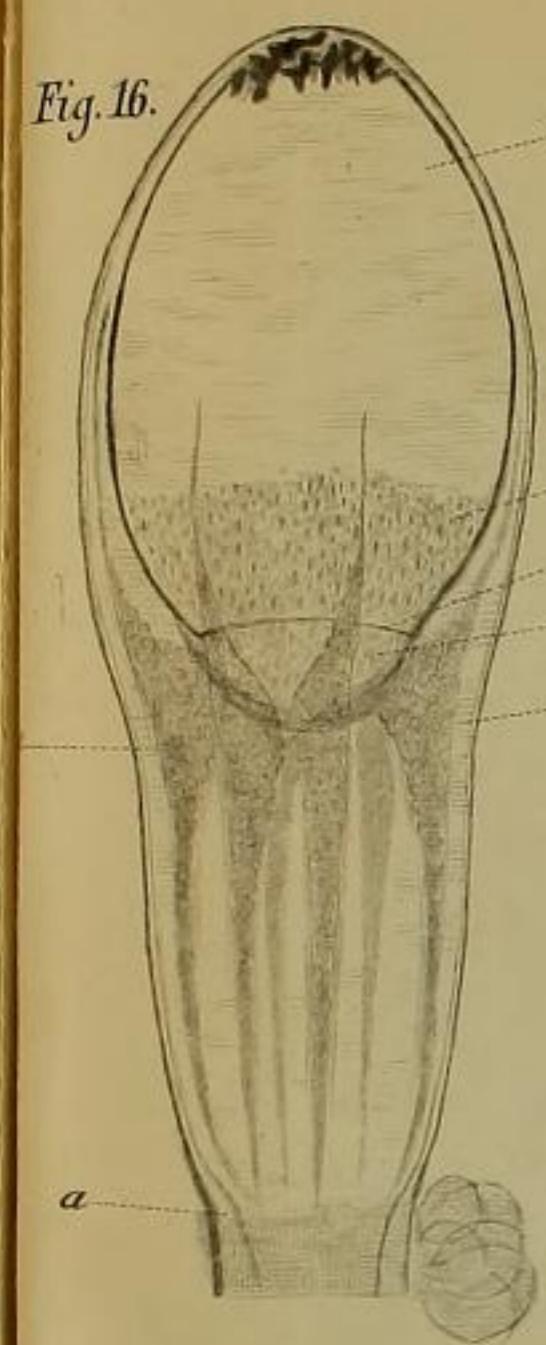


Fig. 21.

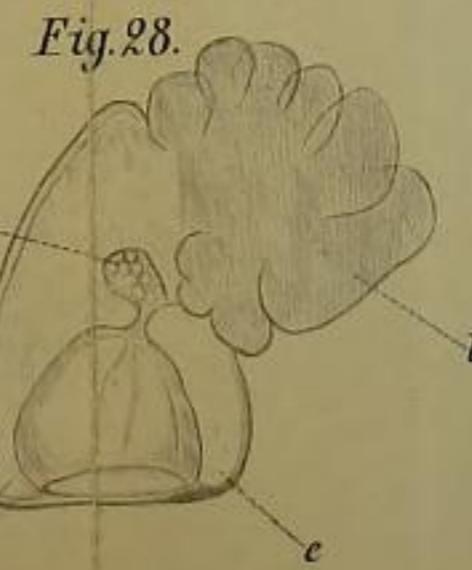
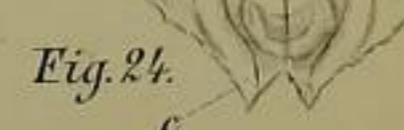
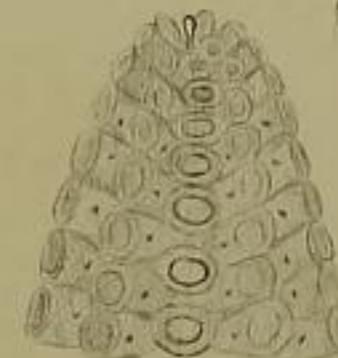
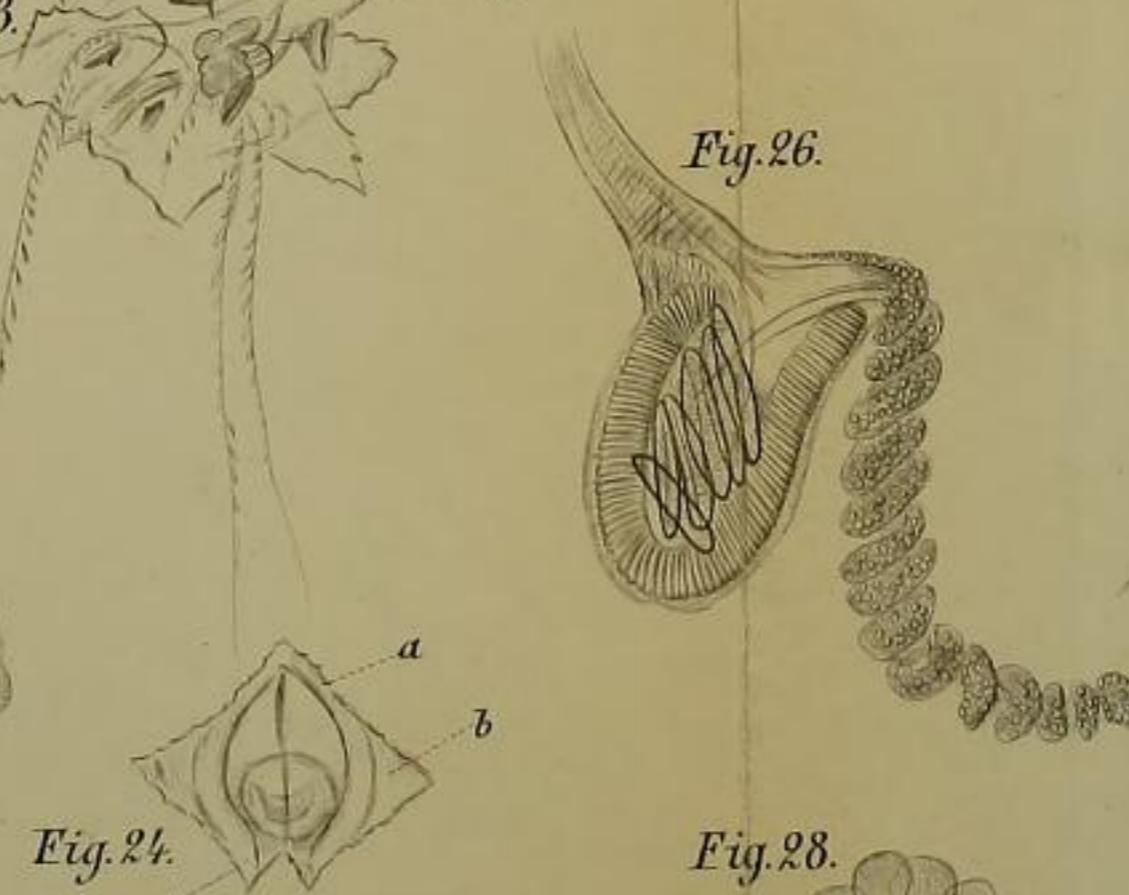
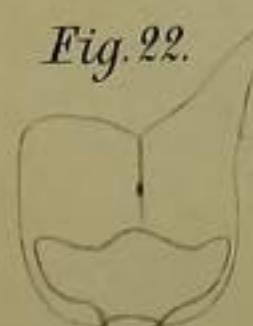
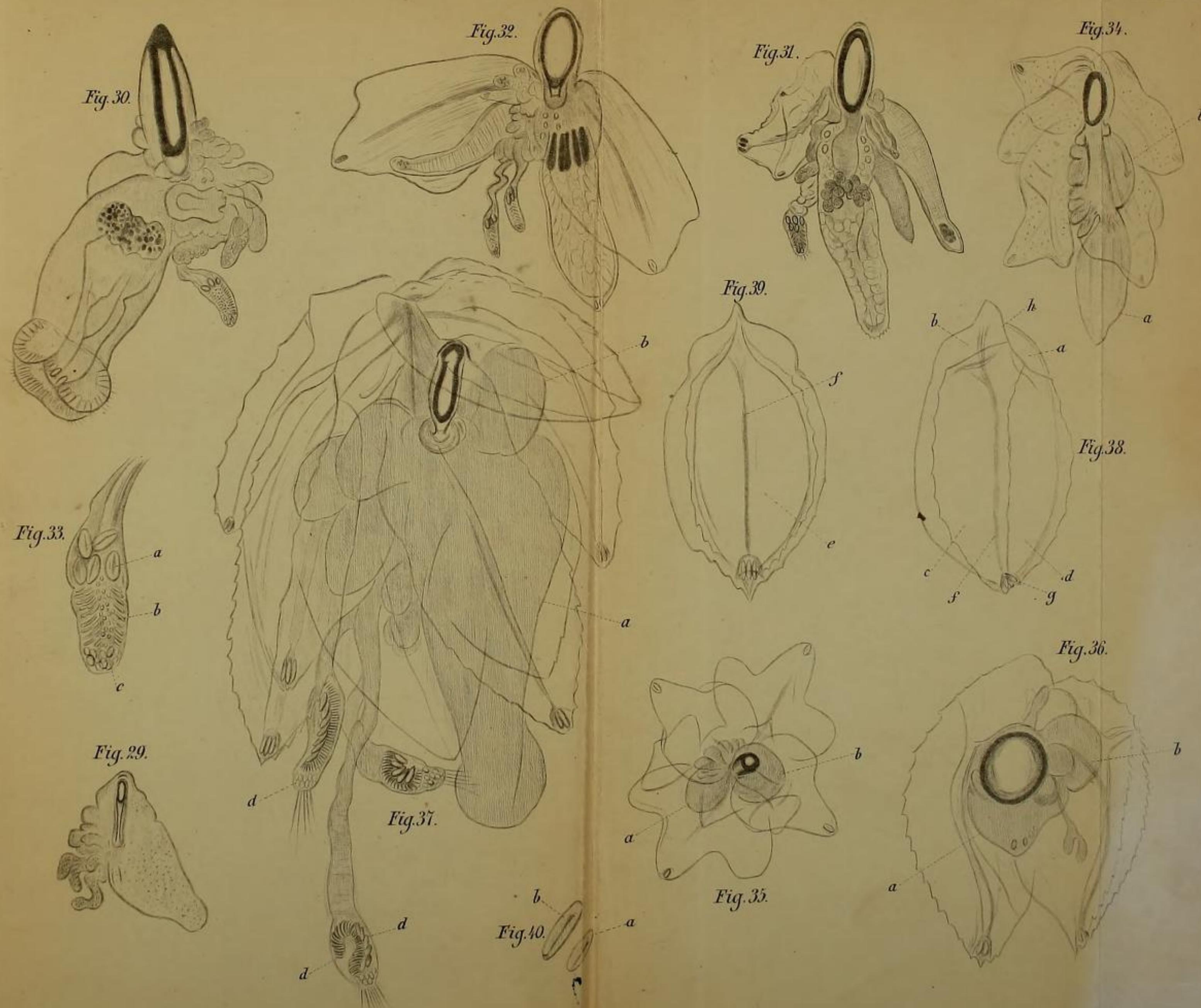


Fig. 22.





## New observations on the structure and development of the Siphonophores.

From Prof. Dr. c. Claus in Würzburg.  
See Plates XLVI-XLVIII.

The contractile, floating sticks of polypoid and medusoid coelenterates, which are known as siphonophores, tube jellyfish or swimming polyps and which Leuckart confined to an independent order compared to the hydroids and acalephs, have recently been made the subject of precise and careful investigations so often that one should almost consider the subject exhausted. However, there is no prospect of enlargement in this area. Discoveries, however, our knowledge is by no means so complete that we cannot go in individual directions, e.g. the structure and the development, still hold to expect new and essential enrichments.

Unfortunately I cannot say that there was a wealth of observation material at my disposal in Messina during the months of October, November and December (1861). As much as the Strait of Faro and the port of Messina by almost all zoologists for their wealth were praised for swimming polyps, I found at the time but only Stephanomias and diphyids in large numbers, while other siphonophores, such as Vogtia, Praya, Agalma, Apolemia, occurred rarely and sporadically, but the most beautiful forms, such as Physophora and the Rhizophysa and Athorybia, which were so much desired for investigation, were completely missing. Nevertheless, one must not forget that the appearance of these delicate sea animals on the surface of the sea is periodic, linked not only to the complete calm of the sea and the atmosphere, but also to conditions of unknown nature, the bottom of which we have to look for in the depths of the sea, so that even when the sea is as smooth as glass, in the absence of even the slightest draft, the surface is dead and deserted. At that time, not only were the siphonophores, but all of them were large, crystal-clear sea animals were as if it extinct, you will hardly believe me that I have neither a large heteropod nor one of the beautiful large salps that were well known to me from Nice and from the local collections, despite daily trips that often lasted several hours.

### 1. Apolemia uvaria Les.

- Stephanomia uvaria *Lesueur*. (Journal phys, 1813)
- Apolemia uvaria *Eschscholtz*. (System der Acalephen. 1829.)
- Physophora ulophylla *Costa*. (Fauna del Regno di Napoll, 1825.)
- Apolemia uvaria *Kölliker*. (Die Schwimmpolypen von Messina 1853.)
- Apolemia uvaria *Leuckart*. (Zoologische Untersuchungen. 4. Heft.. 1853.)
- Apolemia uvaria *Gegenbaur*. (Beitrage zur näheren Kenntnis der Siphonophoren, 1854.)
- Apolemia uvaria *Leuckart*. (Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizzl. 1854.)
- Agalma punctata *Vogt*. (Recherches sur les animaux inférieures de la Méditerranée I. mém, 1854.)

Generic characters: Physonect with a very long body axis, biserial nectosome and palpons between the large nectophores. Underneath the nectosome are attached some appendages forming plume of similar groups of individuals that sit at intervals directly on the body axis. The palpons are curved thick and club-shaped, the sex knobs dioecious like

the Diphyids. The groups of individuals can be detached individually, like eudoxids, or fall off in large numbers as fragments of the stem and can exist for some time on their own.

Few observers have found intact *Apolemia* specimens, yet no one seems to have examined closely the form of the sexual buds<sup>1</sup>). *Lesueur*, the first observer, gave a good illustration and it looks like the complete animal. *Eschscholtz* on a trip from the Azores to the English coast, found only fragments of the stem, *Kölliker*, however, at Messina only the torn nectosome while *Vogt* and *Leuckart* in Nice each received only one intact specimen on which they could perceive no sexual organs. Finally *Gegenbaur* looked at several fairly complete colonies at Messina, but without any trace of sexual organs. Only *Leuckart*<sup>2</sup>) has collected some isolated fragments with well-developed buds of the female sex, and concluded that the sexual ratios are essentially the same in *Apolemia* as in the other Physonects. We will convince you later, that this claim is not justified, that is rather that *Apolemia uvaria* of all known Physonects being dioecious connects to the Diphyids with whom they also in the distribution of individual groups on the stem, also matches in the separation of fragments of stem for independent locomotion and feeding.

Our *Apolemia* is indisputably one of the largest known physophores and reaches a length of at least 7-8 feet in the sexually mature state when the narrow right-hand spiral of the trunk is stretched. At least from this extent I estimate the three *Apolemias*, which I had the opportunity to observe shortly after each other, two female and one male specimen, close to the port of Messina. If *Apolemia* exceeds all its related physophores in size and size, it lags behind them considerably in terms of beauty and splendour of colouration, since neither the red pigments of the liver cells nor the red-brown tentacles stand out significantly through the pale yellowish base colour of the stem and appendages. The intense pigments of the stinging buttons, to which the siphonophores owe their specific colouring, are here in connection with the simple form of the tentacles, from which secondary side threads with nettle buttons are completely absent. When *C. Vogt* ascribes a particularly long tentacle to each individual tuft and equips it with numerous red stinging buttons, he evidently gives an addition which, while useful for enhancing and embellishing the picture, distorts the nature of the object. The most exact description of our siphonophores can be found in *Leuckart* and *Gegenbaur's* treatise, only which I refer to with regard to the overall shape of the stock and the distribution of the individuals, only I would like to criticize the latter that the nectosome is on the one hand too short and wide, on the other hand is represented too incompletely. On the other hand, *Kölliker's* illustration seems to me to better reflect the general form of this section. What I allow myself to make the subject of more detailed information in the following relates primarily to the finer structure of the trunk and the histology of the individual appendages.

Among all parts of the colony the trunk, which, like in *Physophora*, *Forskalia*, etc., forms a right-hand spiral (in the sense of technology), is distinguished by the high degree of contractility and, accordingly, by the rich development of muscle fibres. It is not, however, a very easy task to get a correct idea of the distribution and course of the same, and of the exact structure of the stem in general, and I have to correct some of my earlier account of the histological structure of the *Physophora*. First of all, we distinguish

<sup>1</sup> Keferstein and Ehlers quite frequently observed *Apolemia* at Naples and Messina with stems of 5-7 foot in size, but did not closely study the sex ratios.

<sup>2</sup> Lesueur probably borrowed Kölliker's remark, "the ovaries seem to be racemose, the testicles just bubbly", let me draw the conjecture that Lesueur, whose work unfortunately not accessible to me, is the sexual organs was observed.

a superficial epithelial layer, the cells of which often develop shiny bodies, unfolded nematocysts, and at the same time give rise to a regular stratum of narrow ring fibres through delicate and long runners. This probably muscular outer fibre layer is followed by a far more extensive layer of tissue, to which the trunk owes its contractility and spiral twist. It consists of thin, long plates which, like the partitions in the gastrovascular apparatus of the Anthozoa, run like rays from the outer periphery to the centre. On the longitudinal section, through which the narrow edge of the plates can be seen in their entire length, one obtains the image of longitudinal bands, on the cross-section of the trunk, on the other hand, the cross-sections of the plates appear perpendicular to their longitudinal axis as radial, densely placed bands of the same width for illustration (Plate XLVI, Fig. 4). On the last one we can see that the plates go over to the central canal in a hyaline, streaky substance of fairly considerable thickness, which, as it were, forms the inner tube of the cylindrical trunk; at the same time it radiates through peripheral runners into the individual plates, which develop numerous longitudinal fibres and fibrous cells on both cords of their hyaline axis. Upon closer and careful examination of the cross-section, the radiating cross-sections of the plates offer a spring-shaped, matured structure, in that fibres with cell-like thickenings rise from their hyaline inner layer on both sides, similar to the lateral rays from the shaft of the feather. These fibres, which cross-wise and longitudinally run through almost the entire thickness of the trunk, are the muscles, the hyaline axial tube and its extensions, which push septum-like between the longitudinal fibres and allow them to be inserted, the skeleton of the trunk. The hyaline axial tube is finally followed by a layer of broad ring fibres and the inner epithelial lining of the central canal.

However, these layers are not distributed quite evenly and radially on the tube of the trunk; they rather show symmetrical interruptions which entitle us to distinguish between the top and bottom of the trunk, an anterior and posterior side.

I have already pointed out earlier in *Physophora* that the swimming bells of the siphonophores all bud on the same side of the swimming column, and that it is only rotations of the axis part which cause the two- or multicellular grouping of the locomotion. The same applies to the groups of individuals in the trunk below the swimming column, which in *Apolemia* arise from short sacs, which one can see from the defoliated trunk that they fall into a longitudinal line. In the spiral turn it remains on the convex side, which we can therefore designate as the anterior or ventral side. If one examines this side a little more carefully under a sharp magnifying glass, one observes at the internodes how one cannot inappropriately designate the bare inch-sized pieces of the trunk, which lie between the nodular original areas of the individual groups, a bright longitudinal stripe bordered by double contours, which is only interrupted by the insertions of the appendages along the entire length of the trunk. Opposite the anterior, if we wish ventral, line runs over the concave bends of the trunk a posterior (dorsal) line which is less prominent and which is reduced to a simple section of the muscular plates (Plate, XLVI, Fig. 4B). While the nature of the latter as a longitudinal fissure is clearly evident even with a simple preparation, that of the ventral line is only proven with certainty on cross-sections; one then sees that the muscular fibre-boards give way to one another and allow a handsome, widely protruding extension of the hyaline striped layer to enter between them (Plate XLVI, Fig. 2), which forms the broad and light stripes of the line. The two dark contours by which the latter is delimited, however, are the expression of two traps and thickenings of the epithelial layer. It is probably these growths in the outer position, as well as parts of the hyaline, striped cone, which are used at the nodes in the sprouting of groups of appendages. In the other physophorids, too, all individuals sprout, on the floating column as well as on the actual trunk on one side on a longitudinal

edge, which in Physophora and Agalma is marked by raised bumps on the outer wall that are folded like a frill; in Forskalia there are two extensive longitudinal frills with one median furrow, which Huxley has in mind when he makes the remark: "The transverse section of tube filiform and tree-like coenosarc is usually nearly circular, but in some Physophoridae (Forskalia) it is said to be reniform, frown the presence or a deep longitudinal groove on one side."

As for the finer structure of the palpons, which appear as remarkably thin and long threads in great numbers on each group of individuals, they generally repeat the structure which I have described for Physophora. The outer polygonal epithelium accumulates at the tip to form a button-shaped thickening, which encloses, in large quantities and gives the anterior closed end of the palpon a whitish colour. However, the epithelium of the palpons is by no means a layer of perfectly uniform cells, which here and there develop nematocysts; rather, a distinction is made between smaller, darker cells with anastomosing processes and extensions (Taf. XLVI, Fig. 4), and larger ones from the former enclosed polygonal cells, the light content of which is only clouded by very small brown granules. In the former one sees oval nuclei appear on the addition of basic acid; they also seem to be the chief carriers of the cilia. Inwardly there then follows a layer of longitudinal fibres, separated from the epithelium by a very thin homogeneous layer, then a layer of ring fibres and finally the inner parenchyma, which consists of a large-bubble cell tissue. In these large cells, filled with pale liquid, which line the lower section of the palpon continuously, the nuclei, which can be made very clear by acetic acid, lie directly against the strong and thick cell wall (Plate, XLVI, Fig. 5). Only towards the middle of the palpon do the vesicular cells begin to change, with a small, shiny, fat concretion appearing in their light content. From here, however, towards the tip, the distribution of the cells also becomes uneven; the cells are joined together on three longitudinal strands, each of which ends not far from the tip of the probe in a considerable reddish-brown pigmented bulge. In the outermost blindly closed end of the probe the large-bubble parenchyma again forms a continuous lining. The cells of the longitudinal cords also have their peculiarities; they are endowed with ciliated hairs, among which the tough, granular one provided with cell nuclei. Contents, separated from the pale cell fluid, lying close to the wall (Plate XLVI, Fig. 6). Not far from the tip they pick up reddish and brown granules, which appear in still richer quantities in the cells of the three swellings (Plate XLVI, Fig. 7) and give the spike of the palpon the faint, reddish-brown pigmentation. These cells, however, are also capable of producing nematocysts in themselves, similar to the cells of the liver bulges on the gastrozooids or polyps with which the palpons have an unmistakable resemblance not only morphologically, but also in the design of the inner parenchyma. *Leuckart*, perhaps not wrongly, remarked that the blood-red coloured ends of the Stephanomia palpons morphologically correspond to the actual stomach section of the so-called gastrozooids and it is precisely at their tip, in which one sifted coloured balls of granules under the vibrations of the cilia, that they exercise this function.

In a second form of palpons, to which *Leuckart* also drew attention, it seems to be primarily the outer epithelial covering which modifies the function. These buttons are found in two or three times the number on each cormidium, and differ from the former by their dark brown-red colour, which they owe to the pigmented cell contents of the outer epithelium. The latter, however, is mainly characterized by the wealth of shiny spheres and round nematocysts, of which the entire surface is densely sown. With such a structure there can hardly be any doubt that the red-brown buttons must also be assigned the significance of stinging batteries, especially since the peculiar cnidobands are completely absent; also the rich accumulation of nematocysts on the surface of the nectophores and

bracts, which causes the dotted, whitish-spotted drawing of these appendages, seems to indicate a substitute for the simpler covering of the tentacles.

The polyps or gastric sacs occur in far fewer numbers than the palpons in each individual cluster; they are usually only two or three developed polyps, one of which is usually distinguished by its larger size and a few very small appendages of these which are still in the process of being developed. In their structure they adjoin the palpons, in that they have an outer ciliated epithelium, a delicate homogeneous intermediate layer, the two muscle layers, and the inner large-celled parenchyma. The shortness of its basal part appears peculiar, the bright, large-blistered cells of which are reminiscent of the lower half of the palpons. The middle distended section with its coloured liver bulges also remains short, while the proboscis by far reaches the greatest circumference and at its mouth, like the tip of the palpon, is given a whitish colour by a rich development of nematocysts in the epithelium. As *Gegenbaur* has already pointed out, six longitudinal ridges run down the outside of the polyp, or more correctly the shape of the elongated trunk is not that of a simple cylinder, but a six-sided column with, however, strongly rounded edges. The distribution of the inner large-vesicle cells also corresponds to the outer form, while on each surface two longitudinal stripes protruding far into the interior after the coloured liver bulges run, which, like the coloured bulges on the tip of the palpon, often include nematocysts in considerable quantities. On the longitudinal stripes, the number of which, at least on the developed polyps, is not 6 but 12, the cells appear radially around a coherent longitudinal axis as around one rhachis grouped.

The nematocysts are, moreover, far more numerous and varied than are evident from *Gegenbaur's* observations, who only described two different shapes, one round and one oval. I distinguish at least the following five different species, which are not produced at will from the surface of each appendage, but have their quite specific characteristic distribution. 1) The small spherical capsule (Plate XLVI, Fig. 8b), with a bell-shaped attachment and a very short needle-shaped tip about 0.007-0.008 mm in diameter, is found on the surface of the small palpons and on the mouth of the polyps. 2) The large spherical capsule with a diameter of approx. 0.012-0.014 mm continues immediately without an intermediate piece in a long, spirally wrapped thread, which lies spirally rolled up inside the capsule (Plate: XLVI, Fig. 8a). These nematocysts occupy the surface of the nectophores and bracts in small heaps and produce the whitish spots of these appendages, furthermore they form the dense armament of the red-brown palpons. 3) The oval nematocyst with double-buttoned simple nettle thread. This reaches a width of 0.012 mm with a length of 0.02 mm and spreads over the surface of the tentacles (Plate XLVI, Fig. 8c). 4) The elongated elliptical heads about 0.011mm wide and 0.023mm long. Its filament is simple, but it is carried by a cylindrical handle covered with spiral windings. This forms the armament of the palpon tip and seems to be considered identical by *Gegenbaur* with the one considered under 3), since he makes the remark that the palpon and tentacle have similar nematocysts, 5) The pear-shaped large capsule, whose transverse diameter 0.018-0.02 mm in size, while the longitudinal diameter reaches approximately 0.022 mm, develops a simple filament on a long cone-shaped stem, which protrudes from under a lid. This in turn belongs to the tip of the palpon. (Plate XLIV, Fig. 8e).

What should appear to be of importance for the rupture of the capsule is the frequent appearance of a pointed process on the stinging cell, which protrudes above the surface of the epithelium. These short needle-shaped runners are constantly found on the nematocysts of the tentacle (Plate XLY1, Fig. 9) in a form quite similar to that which can be observed daily in the common freshwater polyp. They are of a much greater thread-like length on the cnidobands of young physophores, to which I shall return later.

We have only received reports about the genital organs of Apolemia from Leuckart, who observed female appendages on isolated floating fragments of the trunk. As Leuckart describes very correctly, these are grouped in between the palpons, but not in part, but entirely attached to the base of special stunted palpons. The individual buds, which sit on the short-stalked berries similar to a common axis, contain only a single egg provided with germinal vesicles and germinal spots (Plate XLVI, Fig. 14,) and in the walls a vascular system of the mantle which is often ramified (Plate XLVI, Fig . 15). The male sexual buds are also found as clusters at the base of special small palpons between the bracts and larger tentacles, but by no means alternating with the female appendages, but, as I was able to convince myself of numerous fragments and of complete sexually mature chains, in particular, of the female reproductive organs without chains. Similar sexual buds with the same content develop not only on each individual tuft, but on all individual tufts of the same chain. Apolemia uvaria is therefore a dioecious physophorid.

The morphological correspondence of the sex buds and swimming bells I have not tried to prove earlier only by the uniform type of budding on the trunk, but also by the analogy of the layers of tissue; *Keferstein and Ehlers* have meanwhile asserted a development for the sex buds which is essential from my earlier statements deviates. As in the case of Medusa buds from *Cyaneis pusilla*, the central button, filled with genital substances, should not protrude from the base of the umbrella cavity until the nucleus of the nose has completely melted; I must, however, at least reject these statements for the siphonophores as erroneous. The button does not only come out when the kernel of the bud has perished, but is an integrating part of the latter itself and is already found in the most recent stages of the bud. The difference from the nectophore, of course apart from the morphological development of the coat and swimming nectosac, is rather that in the sex buds the nucleus of the bud is used to form the sexual substances, while there it liquefies the cavity of the nectosac. Not from the cells of the inner stratum, which, like the cell layer around the radial vessels, as a continuous layer (Plate XLVI, Fig. 11, 12, 13e) surround the central vessel of the button, but the seed bodies go to the cells of the nucleus of the bud and eggs. In order not to be deceived about this, I have once again subjected the young genital buds of Hippopodius and Abyla, the latter of which at least at the same time become swimming bells, to a special examination. It can be seen in both cases (Plate XLVI, Figs. 11 and 13) that the hollowing out of the kernel of the bud begins at a time when the button made up of both layers is already fully developed. In Abyla, where we see a perfect special swimming bell developing from the peripheral parts of the bud, the liquefying part of the nucleus of the bud (f) is very circumferential; it also gives rise to the large cavity of the nectosac, in Hippopodius (Plate XLVI, Fig. 13), on the other hand, is much smaller and more restricted; but it becomes almost vanishing (Plate XLVI, Fig. 12) in Apolemia and everywhere where the button is almost immediately adjacent to the wall.

## 2. About the structure and importance of the air sac.

One of the distinctions between the physophorids and the calycophorids is the possession of an air reservoir in the upper end of the trunk, to which the importance of a hydrostatic apparatus is usually ascribed. At the top of the nectosome an elongated, flask-shaped or bottle-shaped shape protrudes freely over the swimming bells at the upper pole of the axis, usually intensely pigmented at the outermost tip, but in its lumen, which communicates with the central canal, it is more or less full of air. As simple as the arrangement and its value for the movement of the floating polyp stock may seem at first sight, it is difficult, on the basis of the more special structure and the peculiarities of the

structure, to gain a complete understanding of the significance, since we have more exact circumstances of the structure have still not come to a secure conclusion and some of the observer's contradictions leave a certain ambiguity, I have subjected the upper axis poles of living physophores, preferably the genera *Forskalia*<sup>3)</sup> and *Agalma*, to a renewed examination.

For the manner in which the air is stored in the top of the trunk, I can first of all fully record my earlier statements for *Physophora*<sup>4)</sup>, which agree with those of Huxley's<sup>5)</sup> observations. The air-filled sac, which hangs down from the highly pigmented tip into the lumen, is, as Kölliker also asserts, completely closed, and communicates neither through an apical porus with the external medium, nor through a lower opening with the reproductive canal of the trunk. Accordingly, when Keferstein<sup>6)</sup> and Ehler's recently indicated the escape or even the arbitrary escape of air from the upper trunk section for *Physophora*, I almost suspect that those observations were made on a not entirely intact specimen, especially since the opening on the trunk was mine in the figure it seems to have more of the character of an accidental gap.

The structure of the air chamber (*Pneumatophore Huxley*), as we use *Leuckart* to designate the bottle-shaped attachment of the stem, differs in some points from that of the latter. Above all, the wall appears considerably thinned, at the expense of the extensive stratum interspersed with radial septa and oblique fibre cells with the broad hyaline boundary layer. From the neck-shaped constriction of the air chamber one can easily observe directly that this mighty layer, which for the most part forms the thickness of the stem wall, merges into a simple, at least still considerably thick membrane of the bottle-shaped attachment. (Plate XLVII, Fig. 160.) It was a mistake of mine when I earlier (see my work on *Physophora* p. 8, Plate XXV, Fig. 10) spoke of longitudinal muscles of the air chamber that were 0.03 mm wide bands should run in the end section containing the airbag. It is true that one observes the broad, ribbon-like longitudinal stripes on it, but these are by no means independent muscular ligaments, but owe their origin to regular folds of the hyaline membrane, which also represents the skeletal tissue for the air

<sup>3)</sup> In Messina I observed two kinds of *Forskalias*, one of which by far the most common corresponds to that of Kölliker's *F. Edwardsii*. The second is probably the same which Keferstein and Ehler's distinguish as *F. formosa*, but of which they have given no detailed description. I can by no means fully agree with everything that you say about this species, and allow myself the following additions, the correctness of which everyone can convince himself of some of the remains that I have kept. The entire habit of the stock differs from that of *F. Edwardsii* due to the more vigorous development and shortness of the trunk, furthermore due to the shortness of the side branches (stalks) on which the individual groups sit, and leaves almost behind in the size and brilliant colour of the cnidobands the impression of an *Agalma*. The entire form therefore appears more massive, whereas that of *F. Edwardsii* is far more delicate and delicate. The nectophores sit on a wide conical nectosome (Plate. XLVII, Fig. 21) and lengthen asymmetrically into an elongated tip (Plate. XLVII, Fig. 22). Furthermore, like those of *F. contorta*, with which the species possibly coincides, they have a brick-red pigmented spot above the peduncle, slightly above its confluence with the canals of the nectosac. The pigmentation at the upper pole of the air chamber is insignificant; there are large polygonal, brownish pigment spots, here only small, round piles of pigment granules at the extreme tip. The trunk of *F. Edwardsii* appears clearly segmented, so that each side branch with its group of individuals belongs to a segment, in our species the transverse furrows on the trunk fall completely, the trunk is more compact, massive and yellowish in colour, as is the shorter side branch but which scarcely exceed the length of the polyps. The liver bulges are burning red, as are the cnidobands, which are much larger in size than in the other species. Here they form 3.5-4 spirals, while the brown-red nettle buttons of *F. Edwardsii* have only 2.5 spirals. This second form of Messina is probably nothing else than *F. contorta*, but in any case *F. Edwardsii* and *F. ophiura* coincide as an identical species of the Mediterranean.

<sup>4)</sup> Vergl!. *Claus*, Ueber *Physophora hydrostatica* nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren; in Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. 1860. p. 8 n. 9

<sup>5)</sup> Huxley, The Oceanic Hydrozoa. 1859. p. 5 u. 6

<sup>6)</sup> Keferstein und Ehlers, Zoologische Beiträge. 1861. p. 3 U. 4.

chamber, as well as part of its continuation for the swimming column and the stem. Over the membrane described lies the outer epithelium with its delicate barrel layer, the elements of which, however, maintain a longitudinal direction and in no way run transversely as on the equivalent layer of the stem. The best way to convince yourself of this is to examine the air chamber of *Rhizophysa filiformis*<sup>7</sup>). On the inside, however, follows a layer of circular muscle fibres with embedded spindle-shaped nuclei, corresponding to the circular fibres and the inner cell lining of the stem (Plate XLVII, Fig. 16b).

One generally sees the air-filled bag filter hanging down from the tip of the air chamber into its lumen, the air bag, created by an inversion of the stem walls from the outermost pole. But different views have been asserted about its near construction. *Gegenbaur* depicts the same in *Rhizophysa* as a sack that is completely closed at the bottom, while *Leuckart* regards the upper duplication as a kind of jockstrap for the air bottle open at the bottom<sup>8</sup>), as I want to designate the inner glass-clear capsule of the air sac to avoid confusion. Hence *Leuckart's* view of the communication between the air sac with the reproductive canal of the trunk, in which *Keferstein* and *Ehler's* followed it. The air bottle, however, is a very special formation which has nothing to do with any of the membranes of the endoderm or ectoderm and, according to its brittle, homogeneous (according to *Leuckart* chitinous) nature, must have arisen as a product of excretion. *Huxley* also lets the air sac, which he, like *Gegenbaur*, correctly describes as closed at the bottom, emerge from a duplication of the pneumatophore wall, but only the endoderm, while I myself, with regard to the histological nature, traced its origin to both layers of the trunk wall.

However, after renewed examinations and after observing the earliest youthful forms, it has become more than doubtful to me whether the closed air sac is genetically to be called a nipple of the outer walls, because even if it is usually in direct contact with the endoderm at the tip or even with it seems to have its origin in the most recent stages of development through an independent substrate of cells in the short, not yet clearly hollowed out axillary part. (Plate XLVII, Fig. 17.) Histologically I distinguish with certainty an inner layer of ring fibres on the wall of the air sac, which immediately surrounds the air-filled bottle and emerges of particular strength on the bale-shaped, open end part of the same. Here it forms a kind of sphincter (Plate XLVII, Fig. 18f), during the contraction of which part of the air is driven out of the opening of the bottle into the lower closed space of the air sac and, as the lower bladder, is initially slight, with continuous contraction of the spinal muscles and of the sphincter but of the size it hangs out of the air bottle. (Plate XLVII, Fig. 18d.) I have often been able to directly observe the gradual emergence and growth of the air bubble under the microscope and convinced myself that, in addition to the air in the air sacs, a small amount of liquid and a cellular, granular mass (Plate XLVII, Fig. 19d') is included. When the open bottle is expanded to a full extent, it absorbs not only all the air, but also part of the granular mass, while the other part of the latter is visible in the section of the outer sac which is only slightly provided below. If the ring fibre screen contracts the wall, then first the granular mass and then a more and more undulating air bubble pushes out, and by pressing the granular mass against the wall, causes the spherical expansion of the lower part of the air sac (Plate XLVII, Fig.

---

<sup>7</sup> I owe the opportunity to examine this interesting physophorid, even if only in fragments, to the kindness of Prof. H. Müller, who, with courteous willingness, left me the material of the anatomical collection.

<sup>8</sup> These two observers, however, had either completely overlooked the flask-shaped capsule, or the air bottle, or mistakenly considered the continuation of the outer layer; At least they say: "The air sac consists of these two later structures, but in such a way that the outer layer of the invagination because of the air bubble is initially adjacent and almost always does not extend as much as the inner layer."

19). Conversely, I took the air bubble back on its way back into the bottle, and was able to follow the gradual reduction of the lower swelling to normal size.

While the muscular position of the upper section narrows the lumen of the same, the lower section must widen accordingly and, because of the special action of the sphincter, constrict in the shape of a bubble; on the other hand, however, the air cylinder, whose membrane is wrinkled by the circular muscles of the air sac, cannot possibly absorb the earlier amount of air therefore a part emerges from the neck of the same. But I never saw a small air bubble come out of the sac into the central canal; the play of changes is therefore limited to the movements of a closed container, which is in a certain degree of tension due to the filling.

However, the muscular layer is not the only part of the air sac. Besides this, we find an upper layer of cells which at the apex of the axis produces the granular pigments by which the upper pole of the stem receives its specific colour, while it has a different peculiar quality in the middle and lower part. Large spindle-shaped cells with very distinct nuclei and a fine-grained, shiny content, often with long ribbon-shaped extensions, form a coherent layer of tissue with their elements running longitudinally (Plate XLVII, Figs. 20 a, b). Often the content granules are arranged in such a way that they cause a clear horizontal striation and are reminiscent of striated muscle cells. Preferably, however, these cells, the surface of which also bears cilia, acquire a powerful development on the lower part of the air sac, which expands like a piston when the air bubble emerges from the bottle, so that the wall of the corresponding section is of considerable thickness and the pressure of the air able to offer significant resistance. I do not dare to decide with any certainty whether the cell layer described has the capacity of contractility and the value of an independent muscular position. In the lower section of the air sac there is, however, an additional device which most earlier observers overlooked. As *M. Edwards*<sup>9</sup>) rightly pointed out for *Forskalia contorta* (*Stephanomia*) and *Huxley* was also able to observe in *Agalma*, membranous suspensors in a radial arrangement, comparable to the septa of the gastrovascular apparatus, stretch from the walls of the trunk to the lower part of the air sac and maintain it in its central position. In *Forskalia Edwardsii* I found the suspensors in sixfold numbers, and recognized in them a structure similar to that in the upper position of the air sac wall. (Plate XLVII, Fig. 20c.) Spindle-shaped cells with fine-grained contents combine to form a membranous septum, the peripheral parts of which acquire a longitudinally streaked appearance as the cells extend into broad fibres and ligaments. Towards the air sac, from the walls of which the central edges of the ligaments emerge, the cells have a coeliac composition, by which the granular clusters entering from the reproductive canal are carried around in a whirling motion in the space between the air chamber and the air sac. In the periphery the jockstrap elongates like a ribbon, its elements become long, probably contractile fibres, the structure of which shows a great resemblance to striated muscles. When *Leuckart* reports that between the air sac and the muscular wall of his chamber there is a thin layer of cells, which protrudes far below the air sac into the cavity of the chamber and is provided with clear cilia here, so he must have kept these suspensors and the lower wall of the air sac in mind.

For the physophores with a well-developed spongy column (*Forskalia*, *Agalma*, *Physophora*), it would seem with certainty from these observations, which are particularly supported by *Huxley's* statements, that the air space in the top of the trunk does not suffer any arbitrary reduction in its content and therefore cannot be used directly to increase the specific gravity. Nevertheless, it remains conceivable that, as with the closed swim

---

<sup>9</sup> Annal. des scienc. natur. 1841. Tal. XVI.

bladders of numerous fish, the tightness of the enclosed air does not only depend on the pressure of the external atmosphere and on the depth at which the animal swims under the surface of the sea, but also below it the tension effect of the muscular wall remains. If the latter is set up in such a way that it always receives the amount of air for a certain water depth in a somewhat greater compression than the corresponding air pressure, it will give an impulse to climb up by a slight decrease in tension, and conversely, by a slight increase, to give an impulse to descend. The greatest effect, however, appears to be the muscular effect, and thus the tightness of the amount of air, when a lower bubble emerges from the opening of the bottle, so the second form of the air sac (Plate XLVII, Fig. 18) would possibly correspond to the movement in depth. However, the size of the air space is so insignificant in relation to the circumference of the entire colony that the main value of the hydrostatic apparatus in our physophorids is probably that the axis of the stem goes in a certain direction towards the surface of the sea and that the nectosome is in front and above; On the other hand, however, I cannot be accused of overestimating its function if I at least think of the possibility of ascribing an impulse to rise or fall to it. For what else would the circular fibre and the sphincter in the wall of the air sac be necessary for? The necessity of an opening on the inner air bottle is very understandable for mechanical reasons, especially when we have a considerable amount of air, since the wall of the same has an extremely brittle nature, i.e. it cannot give way to the enclosed amount of air that expands at lower atmospheric pressure. Equally understandable is the resilient and elastic nature of the walls of the outer air sac, which can absorb in its lower part the excess quantity of air which would burst the brittle wall of a closed air bottle. However, even on the surface of the sea, the trapped air would hardly want to swell considerably above the volume of the inner bottle, although it must be admitted that the appearance of the lower bubble with considerable filling may just as well be a consequence of rising to the surface as it does through the contraction of the muscle layer and collapse of the bottle wall is produced.

The air reservoir in the stem apex of the genus *Rhizophysa*, a physophorid, which is characterized by the total lack of the nectosome above all others, has a much higher value on the change in specific gravity and the whole movement. Here the airbag not only attains a much greater size, but also, similar to the air space of *Physalia*, at the upper pole a special opening through which *Forskal*, with certainty *Huxley* and *Gegenbaur* (the latter on a preserved specimen by Rh. Eysenhardtii) saw air bubbles emerge under water under slight pressure. I, too, have been able to convince myself of a broad, ring-shaped contour and a porus in its centre at the tip of the air chamber, and I fully agree with *Gegenbaur* when he recognizes in the greater development of the hydrostatic bladder a proportion that to some extent compensates for the lack of the Locomotory offspring. In particular, the presence of an apical pore prepares a higher level for the performance of the air reservoir, which brings closer to the extensive and complex hydrostatic arrangements of *Porpita*, *Velella*, and *Physalia*, whose body trunks completely lack swimming bells, as in *Rhizophysa*. In the latter case, however, the basic plan of the structure remains exactly the same as in the case of the physophores provided with spongy columns, and is just as little altered by the apical pore as by the branching appendages into which the wall of the air sac below the air bottle in *Rh. Filiformis* is everted. It is possible that the cells of this section have the significance of secreting gases through their metabolism, by means of which the air bottle is filled; and as in our case a much richer quantity must be excreted when air escapes, they are not confined to a simple surface, but form, like the ramifications of a gland, secondary runners and tubular processes.

### 3. Remarks on *Hippopodius gleba* *Forsk.* and *pentacanthus* *Köll.*

The genus *Hippopodius*, which derives its name from the shape of its swimming bells, is known to agree with the diphyids in the lack of an apical air bubble, which it has therefore been wrongly counted by some authors. For the deviations from that family in the formation of the extensive swimming column, and in the simpler nature of the groups of individuals, which not only lack the palpon but also the bracts and never come to an independent existence, appear so essential and peculiar that the genus as *Kölliker*<sup>10</sup>) first correctly recognized and *Gegenbaur*,<sup>11)</sup> confirmed that deserves to be raised to a special family. In addition to *Hippopodius*, *Kölliker* distinguished the second, related *Vogtia*, but I can completely agree with *Gegenbaur's* and *Leuckart's* remark when they regard the latter as a *Hippopodius* species according to their overall formation and doubt the genus's genuineness. Unfortunately, only one specimen of this species came to my attention, but the examination of it was sufficient to convince me that it agrees with *Hippopodius* in the entire anomalies of its individuals, and only through modifications in the shape of the swimming bells and in the size of the cnidobands is different as an independent species.

The illustration (Plate XLVII, Fig. 23), which I give of my specimen observed in the undamaged condition, represents our form in a peculiar posture in which I saw it move for hours in the goblet. The tip of the nectosome is by no means turned upwards, but rather obliquely downwards, and likewise the axis is directed not vertically, but obliquely horizontally, while one row of nectophores occupies an upper position, the other a lower position. Furthermore, the tentacles of the short trunk do not come out of the lower (Plate XLVII, Fig. 23u) opening of the nectosome between the two lowest largest swimming bells, but are stretched out in the spaces between the nested nectophores and drawn in again. I do not doubt, however, that the treatment is accidental and abnormal, although the colony could move easily and in its functions for hours undisturbed, but for that very reason I did not consider the display superfluous, because one can tell about the relationship between them. The position and insertion of the nectophores gain a more correct idea than from the drawings previously given. This is very similar to the insertion of the corresponding appendages in *Hip. gleba*, but the gaps and spaces seem larger and the effectiveness of the nectophores more free. The nectophores also agree in their basic form with the horse-hoof-like nectophores of *H. gleba*, of which *Leuckart* gave us a very precise and reliable description. Just as in these, the round opening of the flat nectosac is limited to the lower part of the swimming head, the rear surface of which (closed to the axis of the nectosome) has the same strong ridges in the vicinity of a longitudinal canal and tapering downwards into two jagged extensions (Plate. XLVII, Fig. 24c). The front edge, however, continues in three extensive pyramidal jagged lobes, one upper median and two lateral ones (Plate XLVII, Fig. 25 b), which protrude as corners on the surface of the nectosome. The distribution of the canals is similar, but instead of the tongue-shaped sinus, in which, according to *Leuckart*, the posterior vessel of the swimming sac of *H. gleba* expands, we meet a broad, bat-like spot, the cells of which are surrounded by peculiar ramifications of the canal. In addition to the shape of the nectophores, it is especially the cnidobands by which the two *Hippopodius* species differ sharply. The cnidobands of our species (Plate XLVII, Fig. 26) have the same compact, almost spherical shape, but at least twice the circumference in length, width and thickness, and are distinguished by an intense yellow pigment. The large sabre-shaped nematocysts, of which six to seven develop on each cnidoband, have a

---

<sup>10</sup> *Kölliker* l. c, p, 28.

<sup>11</sup> *Gegenbaur*, Neue Beiträge l.c., p, 88.

corresponding size. These are inserted with their point, from which the filament shoots out, through a delicate thread into the cnidoband.

While the genus *Hippopodius* adjoins the diphyids due to the shape and formation of the cnidobands, it approaches the physophorids due to the possession of a special nectosome with numerous nectophores. The construction of the nectosome offers some interesting peculiarities, to which *Leuckart* once again first drew attention. Here we see a space developed in the centre into which the stem with its groups of individuals is withdrawn, and the upper stem section, to which the nectophores are attached, modified accordingly to create the axial space. The axial part of the nectosome appears to a certain extent as a side branch of the stem of the main body, around which it winds downwards in a spiral to enclose the cavity of the nectosome. As *Leuckart* rightly emphasizes, the nectosomes (Plate XLVII, Fig. 27 c) are characterized by the considerable longitudinal muscles of their walls, from which wide and short runners give off to the individual nectophores, which the mantle canal (e) and the pedicular canal (f) send. However, it is incorrect to say that the nectosome axis merges with the front end of the body trunk without any limits, so that the smallest nectophores can be viewed with equal rights as attachments to the body stem, rather than as those of the axis described above: rather, there are the vegetation points for the buds. The nectophores and the groups of individuals are separated from each other, the former on the axis of the nectosome (Plate XLVII, Fig. 27a), the latter a distance below it, where the spiral axis merges into the thicker stem (Plate XLVII, Fig 27 b). Nectophores and polyps with their tentacles and genital buds do not grow, at least on the larger stems, next to each other in the same place on the trunk, but just like the corresponding groups of physophores at separate vegetative points. The upper (a) corresponds to the end, the lower (b) to the base of the nectosome, at which the main trunk of the physophores also lets its youngest feeding animals bud. In certain youth stages, both groups of buds on the stem may of course coincide, just as in young physophores the first swimming bells before the existence of a nectosome originate from the common group of buds.

#### 4. About stages of development.

The history of development remains the least explored and darkest part of our knowledge of the siphonophores. We have become acquainted with the changes which the egg undergoes up to the formation of the embryo through the excellent investigations of *Gegenbaur*<sup>12</sup>), and we know that the entire animal stock arises from a single embryo, and further that the mode of development for the diphyids and Physophoriden is essentially different, in that with those the first embryonic bud becomes a swimming bell, with these, on the other hand, the feeding animal, the polyp with its tentacle, first develops. The gradual stages of change through which the released embryo rises to the form and individual distribution of the sexually mature siphonophores are completely unknown to us. Whether these are based on a continuous development or, in the manner of metamorphosis, lead to stages of age which, in their entire habitus and in the form of their active organs, e.g. the cnidobands etc., deviate from the developed colonies, cannot be decided with certainty according to the young stages observed up to now. However, research into free development also appears extremely difficult, because one cannot obtain the material in abundance from the artificial fertilised egg, but one has to be satisfied with isolated forms that have been fished up, for the identification of which

---

<sup>12</sup> *Gegenbaur* l. c. pag. 48.

reliable clues are more or less lacking. In this way, by examining as large a number of small young stages as possible, I believed that I could get a complete picture of the processes of free development, but unfortunately, given the scanty results, I am hardly justified in hoping to fill some gaps in our knowledge of these processes.

Of the juvenile forms of the Diphyid family, I was able to observe only one (Plate XLVII, Fig. 28). It followed the oldest stage of development described by *Gegenbaur*, but was in any case a few days older than his, in that not only was the swimming bell of greater size and height, but also the rest of the larval body showed a further differentiation. Instead of a large, elongated cone with a smooth surface, I found a broad, extensive appendage with numerous bud-like swellings, among which one, perhaps the second, floating bell (?) (b) stood out due to its size. The rest of the larval body does not seem to produce the large-cell somatocyst, but rather to develop the stem with its individual groups, while the somatocyst (c) becomes visible as a large-cell appendage on the swimming bell stem. The nectophore formed first is therefore not the rear one, but the front and upper one, in which the somatocyst and the tip of the stem are located. To be sure, the relation of the canal distribution seems to speak for *Gegenbaur's* interpretation, which deduces from the central mouth of the pedicular canal at the bottom of the nectosac the identity with the posterior nectophore, but we must take into account that our appendage is still heading for a considerable enlargement and a change in shape during the growth of the nectosac and thus the position of the long stem canal<sup>13</sup>).

The youngest physophores, which I have observed, can also be traced back to two sections of the embryonic body, one below, polyps analogous in its position to the swimming-bell bud of the diphyids, and an upper part, the actual trunk with the pneumatophore and numerous lateral strings of which show very small cnidobands with finished tentacles below (Plate XLVIII, Fig. 29). The pneumatophore (Plate XLVII, Fig. 17) of these small, a fraction of a millimetre long young forms, is completely closed and takes up almost the entire interior of the stem. In essence one recognizes all parts of the developed air space, but the filling appears very incomplete and limited to the upper half, in the vicinity of which pigments appear. Stem and polyp connect directly with each other, the digestive cavity of the latter is preferably the container for the nutrient fluid. The bean-shaped cnidobands do not sit on a common tentacle, but each attached to the siphonophore body on a short or long contractile stalk, depending on the degree of its development. They already have three different forms of nematocysts, in their upper expansion there is a large, elongated oval angle organ, which correspond with the large lateral capsules of the cnidoband, but the main mass of the button is filled by the small and long capsules of the cnidoband on which they are attached larger pear-shaped capsules at the tip, analogous to those of the terminal filament (Plate XLVIII, Fig. 33). For the cnidobands of the developed stock they are completely different not only in their small size, but also in their simpler formation, but appear none the less efficient and adapted to the youthful age. Based on the evidence available to me, I do not dare to decide whether the various genera of physophores can already be recognized at this stage of development, but from *Physalia*, whose corresponding young form *Huxley*<sup>14</sup>) describes, they may all preferably differ by the much smaller expansion of the pneumatophore while they are in the presence of like parts also agree with this.

The changes which these most recent stages, which I have become aware of, undergo with the further growth and enlargement of the body mass, first lead to a sharper delimitation of the siphosome and the upper part of the stem, which is an elongated oval

---

<sup>13</sup> If my observations are based only on a single individual, one has of course to accept the interpretations based on them with a certain caution.

<sup>14</sup> *Huxley* l. c. Tar. X, Fig L

pneumatophore from the intermediate part and its buds and appendages emphasizes (Fig. XLVIII, fig. 30). The cnidobands become larger, their stalks lengthened, on the polyp but the trunk and stomach section sharper, the coloured liver bulges clearly protruding, while the basal part of the animal is not strictly separate from the trunk of the young animal.

Gradually, individual buds develop into tentacles and bracts, we get a simple polymorphic group of individuals under the pneumatophore, which only lacks the sex bud and swimming bell in order to find all the essential attachments of the siphonophore represented. Individual genera are likely to be easy to identify at this level, e.g. *Physophora* from the want of the bracts, *Rhizophysa* from the want of the tentilla and bracts, assuming that these appendages do not exist as temporary organs of short duration at this age. For other genera, such as *Forskalia*, *Stephanomia*, *Agalma* (Plate XLVIII, Fig. 30, 31, 32), on whose stems all forms of attachment occur, are too close to one another for significant contrasts to be probable even at this age. The shape of the juvenile cnidobands and tentacles gives no definite information, but possibly the specific shape of the bracts, which are now distinguished by their shortness and breadth and therefore cannot be directly traced back to the developed shape. The progressive development seems to lead above all to the production of new bracts, the number of which increases considerably before the appearance of a new gastrozooid. In Plate XLVIII, Figs. 34 and 35, I have depicted a young physophorid with six bracts, which contains only a single polyp with several tentilla and a spherical contracted button. The bracts are thick and three-lobed and are reminiscent of swimming bells not only because of their shape, but also because of the way they are positioned on each other, in that they alternate crosswise to form a formal bract column, between which the trunk with its group of individuals is protected as in the nectosome of *Hippopodius*. The cnidobands (Plate XLVIII, Fig. 33) are short and horn-shaped, not essentially different from those of other juvenile forms; the larger nematocysts reach a length of 0.02 mm and a width of 0.013 mm and, apart from their smaller size, resemble those of *Forskalia* and *Agalma*, the pear-shaped capsules of the terminal expansion, which corresponds to the spiral terminal thread, are only 0.007 mm long. Most of all, the width of the bracts and the shape of the nematocysts would like to point to *Agalma rubrum*, for which one should certainly not assume a young stage with a column of bracts. I was able to pursue this youngest stage further through a whole series of ages, which differed mainly by a larger number of bracts and more developed cnidobands; as spherical, lively pigmented bodies up to the size of the head of a needle, they float in abundance on the surface of the sea, without being capable of independent locomotion by energetic movements. 10, 12 and more bracts combine to form a strobila-like body and appear to be attached to a branch of the stem. In this group they are reminiscent of the nectosome of *Hippopodius* as well as of the crown of movable bracts which characterize the genus *Athorybia*, albeit to a slight extent. The bracts at the top are the oldest and the smallest, raised by the new, larger generation of new offspring they form the outermost crown of the roof, which is easily separated from the stem. The further we progress downwards and inwards, the larger the bracts become, the closer and closer their connection is. This ratio alone seems to me to indicate that the spigot of bracts is a purely provisional device of this age, which grants protection to the feeding animal with its ancillary shoot, without thus persisting permanently in all later styles. One could, however, suspect a young *Athorybia* in our youth form, but the cnidobands, which are now already present in twenty-fold numbers and are attached to a common tentacle, do not speak for this interpretation. On the other hand, as *Keferstein* and *Ehlers* point out, they point to *Agalma Sarsii*, of which more recent forms of *Sars* and *Leuckart*<sup>15)</sup> have

---

<sup>15</sup> *Leuckart*, Zu näherer Kenntniss der Siphonophoren etc. pag. 89.

been observed and described cnidobands, which conspicuously agree with the present one. Like those, ours show a striking resemblance to the cnidobands of the diphyids. The cnidoband bends back up in half a spiral, the large nematocysts, which emerge in 7 to 8-fold numbers on each side of it (Plate XLVIII, Fig. 37 a), can be compared in their position to the long fork-shaped diphyids, but parallel with equal rights the lateral nematocysts on the cnidoband of *Forskalia* and *Agalma*, to which they also resemble in shape. The terminal filament is replaced by a button-shaped swelling, the cells of which enclose pear-shaped capsules and end in long bristle-like hairs. If it is certain that the same cnidobands occur on the older polyps (not as *Leuckart* states on the younger ones) of young *Agalma Sarsii* provided with a nectosome, then the reduction of our young form in the above-mentioned manner would seem possible, although also for *Agalma rubrum* and *Forskalia* species<sup>16)</sup> the possession of similar larval cnidobands is certain. Incidentally, *Leuckart* has already very correctly inferred from the appearance of those cnidobands on *Agalma Sarsii* that in the first formation only smaller and simpler cnidobands are produced, and that larger and more perfect apparatuses follow them only later. Likewise, the shape of the bracts speaks for the interpretation as young *Agalma Sarsii*, which according to *Leuckart* in this species as well as *Agalma clavatum* (probably a juvenile with that identical species) have 5 serrated longitudinal ridges. Under such conditions we would find stages in the development of the physophorids which, as larval states, in their entire structure differ considerably from the developed stem. In the wreath of bracts and the small, underdeveloped cnidobands, they carry provisional organs which are lost with further growth. The strobila-like crown of bracts will fall out to allow the pneumatophore to move freely, and to make room for the development of a nectosome if the strobila is extended. On the other hand, we are only now learning to understand the Athorybia type and its relationship to the physophores with a nectosome; it becomes clear that a form of formation analogous to that stage of development persists in it, in which the corolla crown develops powerfully and prevents the occurrence of the nectosome. By remaining on a morphologically less advanced level, the small size of the colony, the compactness and shortness of the stem, the scanty number of polyps and tentacles are correct.

### 5. Are the siphonophores radial animals!

The question will have to appear to everyone who, with *Leuckart*, neither maintains the unity of *Cuvier's* type of radii, nor generally recognizes a sharp opposition, delimited without transitions, in the radial and the laterally symmetrical construction. So long, however, as researchers of so extensive importance as *Agassiz* step in their place for *Cuvier's Radiaten* as for a closed, unified circle, it will be justified to subject the architecture to a test in a single section of this circle. If this is not strictly in accordance with the laws of a radial repetition, if it even becomes bilaterally symmetrical, then the ligament that encloses polyps, jellyfish and echinoderms must necessarily be loose, because it is only of the form and not of the essence, that is, borrowed from the entire level of organization, tearing it apart and allowing the types of echinoderms and coelenterates, which R. *Leuckart* first recognized as basic plans, to emerge all the more clearly and independently from its content.

Since the siphonophores, which are conceived of as animal stock because of the independence of their parts and the individuality of the medusoid sexual-germs, arise

---

<sup>16)</sup> I have observed very similar cnidobands, but without the apical tuft of thread, on young *Forskalias* with 6-8 individual groups and attached nectosome.

from a single embryo, we have first of all in the form of development, in the sprouting of the individual appendages, in their grouping stems, briefly look for a radial arrangement in the architecture of the entire stock, if the concept of a radiate is satisfied, but neither in the diphyids differentiates after going through the furrowing stages of the embryonic body according to a radiating type, nor do the youngest physophores with pneumatophores. In the first case the nectophore buds unilaterally and eccentrically, but by no means in the axis of the embryo body, which is attached to the medusoid buds as a large-bubble ball at the side; in the case of the physophorids, on the other hand, the polypoid feeding animal with its hydrostatic attachment bears a lateral, irregular bud appendage, the development and enlargement of which with progressive growth cannot be called strictly radial. If we take a look at the developed siphonophores, individual species with a shortened body axis, such as *Porpita*, a regular radial form and grouping of the polymorphic appendages, by far the greatest number, on the other hand, especially the species with a predominantly longitudinal extension of the body axis, have a clearly bilateral-symmetrical structure. Even if the spiral windings of the stem create the appearance of a two- or multi-radial nectosome and the ring-shaped arrangement of the polypoid buds and tentacles in the physophorids, the distribution still remains a bilaterally symmetrical one, in that all attachments are linear on one side after the spiral has dissolved fall into a plane which can be attached to the ropes of the median or the sagittal plane of the laterally symmetrical animals. This divides the stem into a right and left half, which are only mirror-images, but not congruent and cannot be mutually replaced by one another. We therefore get a right and left on the trunk next to the top and bottom front (ventral) and back (dorsal). In the meantime, one will perhaps ascribe no great value to the architecture of the entire stock, since it is primarily a question of the radial construction of the individuals which bud on the stem. But these also show, apart from the simple sex-buds, the tentacle-tubes and the feeding animals, the radial form decidedly transformed into a laterally symmetrical one. The numerous so diversely designed forms of swimming bells and bracts are bilateral, as are the cnidobands. The latter bring the stinging batteries into contact by unilateral growth of the epithelial layer with subsequent spiral rotation and have a double grater of large nettle capsules, the position of which leads to lateral symmetry. Among all groups of Cuvier's radial animals, it is primarily the siphonophores, in which laterally symmetrical and radial architectonics unite; their construction easily and convincingly proves that we cannot exclusively use geometric relationships to establish the relationship. The ctenophores have often been used as bilaterally symmetrical, although, as *Fritz Müller*<sup>17)</sup> has convincingly demonstrated, wrongly. Here, even with the ribbon-shaped Venus' Girdle, despite the two-folds of the funnel openings, gastric vessels, and sinews, we have a two-rayed structure with congruent halves with no contrast between belly and back; we have the transitional form of the radial structure, which is closest to the lateral symmetry; In the swimming bells and cover pieces of the siphonophores, the last step takes place in the formation of a different back and abdominal part, in order to convert the radial into the laterally symmetrical form.

---

<sup>17)</sup> Archiv für Naturgeschichte. 1861. Ueber die angebliche Bilateralsymmetrie der Rippenquallen.