

Über eine festsitzende Ctenophore und eine rückgebildete Siphonophore.

Von FANNY MOSER, Berlin.

Diese beiden Coelenteraten bieten in jeder Beziehung ein ungewöhnliches Interesse und zeigen eine höchst merkwürdige Organisation. Bei der Ctenophore ist letztere offensichtlich das Resultat hochgradiger Anpassung eines ursprünglich frei im Wasser lebenden Organismus an die festsitzende Lebensweise, und der Mund der Ausgangspunkt der Umwandlung. Bei der Siphonophore dagegen ist die Ursache der Umwandlung resp. der Rückbildung in Dunkel gehüllt. Wir können nur den Ausgangspunkt, die Rückbildung des Stammes feststellen, mehr aber nicht. Auf ein letztes, unbeantwortbares Warum stoßen wir ja immer, der Unterschied ist nur, auf welcher Stufe dieses einsetzt, und das ist bei der Siphonophore um eine Stufe früher der Fall als bei der Ctenophore, wo die Antwort erst fehlt, wenn gefragt wird: warum hat sie sich festgesetzt? Man könnte allerdings antworten: weil es nützlicher für sie war, und eine solche Antwort wird meist als eine ausreichende Erklärung betrachtet; sie wäre es aber erst dann, wenn es gelänge nachzuweisen, warum gerade für diese Ctenophore zum Unterschied von allen übrigen die festsitzende Lebensweise von so großem Vorteil war, daß sie eine solche tief einschneidende Umwandlung des ganzen Organismus hervorbringen konnte. Und dann: die ersten Anfänge dieses Vorganges lassen sich jedenfalls kaum mit diesem Nützlichkeitsprinzip erklären.

Untersucht man die einzelnen Umwandlungserscheinungen bei beiden Arten und vergleicht sie miteinander, so zeigt es sich, daß sie in drei Klassen zerfallen: in Rückbildungserscheinungen, in Kompensationserscheinungen und in einfache Anpassungserscheinungen. Hierher gehören z. B. die Verkürzung der Rippengefäße und die merkwürdige Lage der Tentakel bei der Ctenophore, die abweichende Form der Deckblätter bei der Siphonophore und der Ausfall der Deckblattmetamorphose bei der Umwandlung ihrer Cormidien in die Eudoxie — eine Tatsache, die mich, nebenbei bemerkt, überhaupt erst auf ihre merkwürdigen Stammverhältnisse aufmerksam gemacht hat. Das Interessante ist nun, daß diese drei Klassen bei beiden Formen verschieden vertreten sind, und zwar so, daß die Kompensationserscheinungen bei der Ctenophore eine große Rolle spielen, bei der Siphonophore dagegen ganz oder fast ganz fehlen. Einzig die Größe und sehr kräftige Entwicklung ihrer Tentakelknöpfe könnte als eine solche gedeutet werden.

Vergegenwärtigt man sich Organisation und Bau einer Ctenophore, die ein so vollkommener Ausdruck holoplanktonischer Lebensweise sind, so ist es a priori ganz undenkbar, wie sich eine solche überhaupt festsetzen könnte. Kein Punkt ihres Körpers scheint hierfür eine Möglichkeit zu bieten, und ich selbst hielt früher das Vorkommen von festsitzenden Ctenophoren für ausgeschlossen. Das kleine Wunder, das MORTENSEN in grönländischem Material am Stiel von *Umbellula lindahli* entdeckte, hat denn auch ein solch abenteuerliches Aussehen (Fig. 1), und es fehlt hier an-

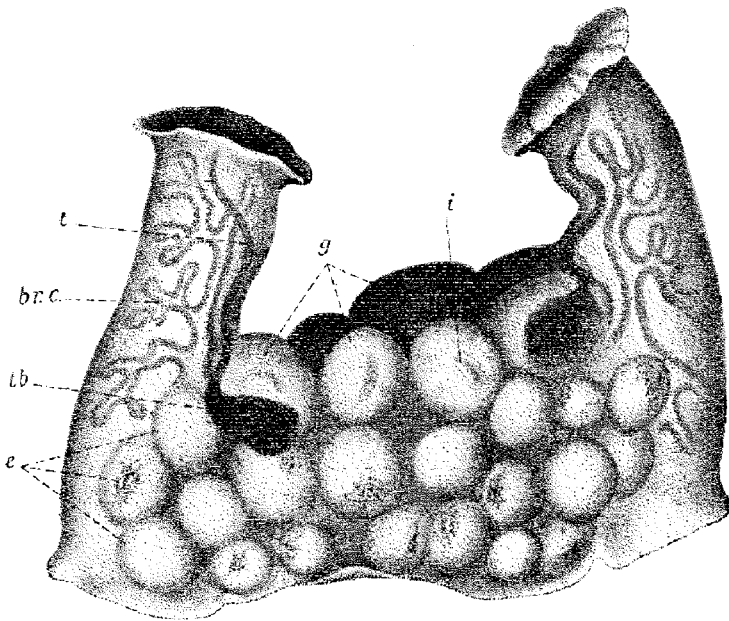


Fig. 1. Erwachsenes Exemplar von *Tjalfiella tristoma* mit vielen Embryonen. *br.c.* Verästeltcs Kanalsystem, *e* Embryonen, *g* Geschlechtsorgane, *i* taschenartige Haut-Einsenkungen, *t* Tentakel, *tb* Tentakelbasis.

scheinend so vollkommen alles das, was sonst eine Ctenophore auszeichnet, daß MORTENSEN anfangs ganz im Ungewissen blieb, wohin dieser Organismus zu rechnen sei. Von Rippen und Rippenkanälen, vom Sinnespol mit den Polplatten und dem Sinnesorgan ist ebenso wenig etwas zu sehen wie vom Mund. Dagegen ist der langgestreckte, seitlich stark abgeplattete Körper nach oben von zwei turmartigen Röhren überragt, aus denen zwei gelbliche Tentakel, das einzige was noch an eine Ctenophore erinnern könnte, heraussehen, während er unten mit breitem, sohlenartigem Fuß der Unterlage anhaftet. Die Oberfläche ist bei älteren Exemplaren mit einer großen Zahl halbkugeliger, knopfartiger Verdickungen übersät,

während bei jüngeren Exemplaren (Fig. 2) deren nur 4 Paar vorhanden sind oben zwischen den beiden Röhren. Ein reichverzweigtes Kanalsystem umspinnt den ganzen Körper, wodurch das eigentümliche Aussehen noch erhöht wird. Erst als MORTENSEN einige der knopfartigen Verdickungen öffnete, klärte sich das Rätsel auf, denn in diesen fanden sich typische Ctenophorenlarven auf allen Entwicklungsstufen. Die nähere Untersuchung ergab dann, daß sich der Organismus von *Tjalfiella tristoma* MORTENSEN trotz der merkwürdigen Abweichungen auf den gewöhnlichen Ctenophorentypus zurückführen läßt.

Hebt man das Tier von der Unterlage ab, so zeigt es sich, daß der sohlenartige Fuß, in dessen Mitte ein langer, schmaler Schlitz vorhanden ist, der direkt in den Pharynx hineinführt,

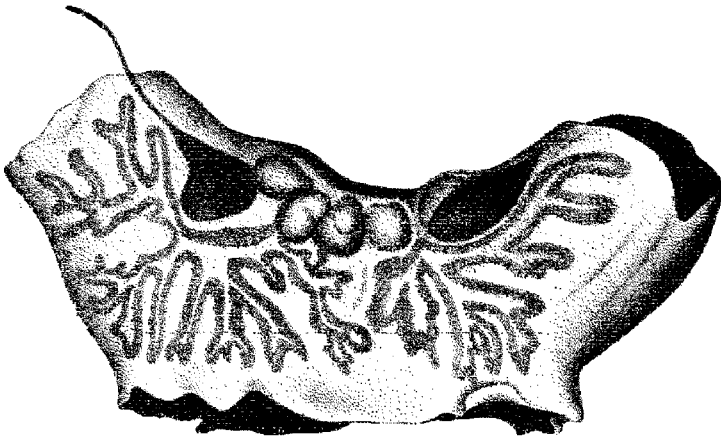


Fig. 2. Junges Exemplar von *Tjalfiella tristoma*, ohne Embryonen.

nichts anderes als der umgewandelte Mund ist, daß sich *Tjalfiella* also mit diesem festgesetzt hat. Damit ist der Mund aber außer Funktion gesetzt. Um diesen Ausfall zu kompensieren, haben sich jederseits die Mundecken verlängert und zu den beiden turmartigen Röhren ausgewachsen unter Mitnahme der Tentakel, die nun aus deren Öffnungen herausragen. Auf diese Weise besitzt das Tier auf jeder Seite einen akzessorischen Mund, der mittels der Röhre mit dem eigentlichen Mund in Verbindung steht. Die Innenseiten der Röhren sind mit großen Längsfalten ausgekleidet, in denen, nach ihrer ganzen Struktur zu urteilen, hauptsächlich die Verdauung stattfindet. Auch das ist offenbar eine Kompensation für die starke Reduktion des Pharynx, die Hand in Hand mit der Verkürzung der Vertikalachse des Tieres als einfache Anpassungserscheinung ging, und welche jedenfalls eine un-

genügende Ernährung des relativ großen Organismus zur Folge gehabt hätte.

Vom apikalen Sinnesorgan, das mit der festsitzenden Lebensweise überflüssig geworden ist, findet sich in der Mitte zwischen beiden Röhren noch ein kleines Rudiment, während die Polplatten ganz verschwunden zu sein scheinen.

Die acht oberen Verdickungen, die bei jüngeren Exemplaren allein vorhanden sind, stellen die außerordentlich verkürzten Rippengefäße dar und sind in ganz normaler Anordnung mit männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukten gefüllt. Auch das übrige Gefäßsystem von *Tjalfiella* läßt sich auf den normalen Typus zurückführen bis auf das oberflächliche Gefäßnetz, das eine Neubildung ist und dem von *Ctenoplanea* entspricht.

Von den Rippen selbst fehlt nach MORTENSEN jede Spur, dagegen findet sich genau in der Mitte jeden Rippengefäßes eine merkwürdige, taschenartige Einsenkung des Körperepithels, ähnlich den betreffenden Taschen bei *Callianira bialata*. Ihr eigentümlich gebautes Epithel deute darauf hin, daß es sich um ein Sinnesorgan handle. Von KEMNA wird diese Annahme allerdings bestritten, der statt dessen eine Art Respirationsorgan in ihnen sieht. Ich selbst frage mich, ob sie nicht einen letzten Überrest der Rippen darstellen? A priori läßt sich erwarten, nachdem bei der Larve die Rippen und Schwimmlättchen normal entwickelt sind, daß beim ausgewachsenen Tier irgendein Überbleibsel derselben vorhanden sei. Und die Lage dieser Taschen wie ihre ganze Struktur, nach den abgebildeten Schnitten MORTENSEN's (z. B. Tafel VII Fig. 11, Tafel V Fig. 6, 7), scheinen mir durchaus in diesem Sinn zu sprechen. Meine Auffassung wird allerdings, wie ich bemerken möchte, nicht von MORTENSEN geteilt, das letzte Wort kann aber erst dann gesprochen werden, wenn es gelingt, weiteres Untersuchungsmaterial zu erhalten — hoffentlich läßt dieses nicht zu lange auf sich warten!

Vielleicht das merkwürdigste an *Tjalfiella* ist die Tatsache, daß die übrigen Verdickungen der Oberfläche nichts anderes als Brutkammern sind, in denen die befruchteten Eier deponiert werden — wahrscheinlich durch Vermittlung des Gefäßsystems — und zur vollständigen Entwicklung kommen. *Tjalfiella* ist also, bei Ctenophoren ein einzig dastehender Fall, vivipar. Welche Beziehungen zwischen dieser Erscheinung und der festsitzenden Lebensweise bestehen, und wie überhaupt hier die Umwandlung stattfinden konnte, darüber vermögen wir uns vorläufig nicht einmal eine ungefähre Vorstellung zu machen.

Die Larven von *Tjalfiella* haben die typische Cydippenform (Fig. 3) mit wohlausgebildetem Sinnespol, Rippen mit langen Wimperplättchen, schlanken Rippengefäßen und kleinem Mund.

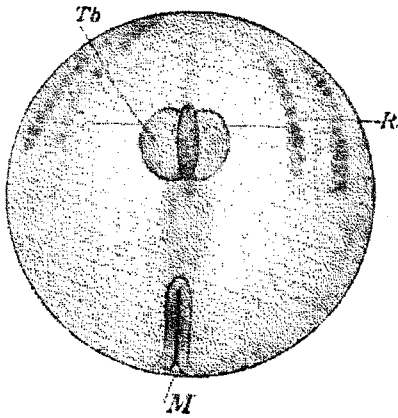


Fig. 3. Junger Embryo von *Tjalfiella tristoma*, von der Seite gesehen mit langen Rippen *R* und Rippengefäßen, *Tb* Tentakelbasis, *M* schlitzförmiger, kleiner Mund.

Allmählich plattet sich dann der Körper seitlich ab (Fig. 4, 5) und beginnen die Mundecken nach oben unter Mitnahme der Tentakel auszuwachsen (Fig. 6). In diesem Stadium brechen die Larven durch Eischale und Körperhülle nach außen durch, und schwimmen frei herum, bis sie sich festsetzen und umwandeln. Die einzelnen Stadien dieser höchst interessanten Umwandlung konnten leider bisher aus Materialmangel nur sehr unvollständig verfolgt werden.

Was die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Tjalfiella* anbelangt, so steht sie, nach MORTENSEN, *Ctenoplane* sehr nahe und gehört zu den Platycteniden. Des weiteren kommt MORTENSEN zu dem bedeutsamen Schluß, daß alle Befunde bei *Tjalfiella*, sowohl die anatomischen wie die entwicklungsgeschichtlichen, die Theorie LANG-SELENKA stützen, nach welcher

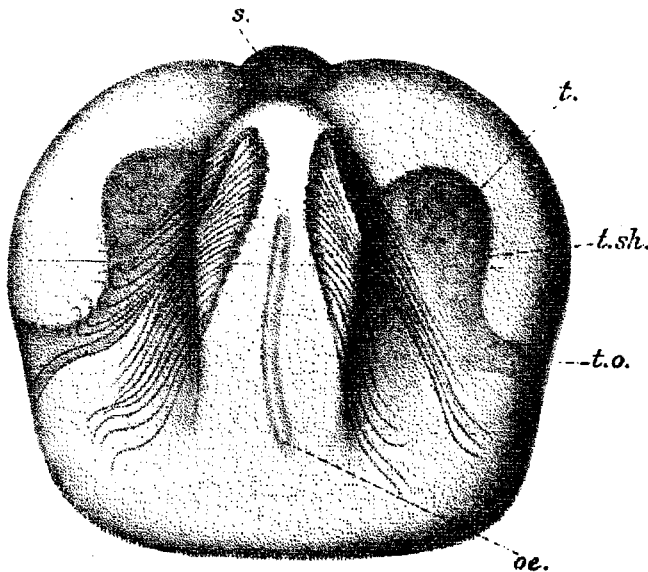


Fig. 4. Älterer Embryo von *Tjalfiella tristoma*, zum Ausschlüpfen bereit. Seitenansicht.

oe. Oesophagus, s. Sinnesorgan, t. Tentakel, innerhalb der Tentakelscheide (t. sh.) aufgerollt, t. o. Öffnung der Tentakelscheide.

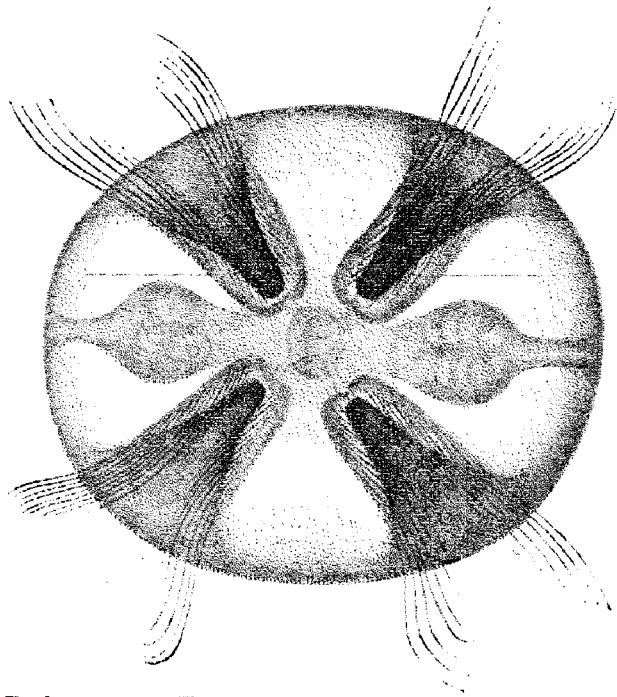


Fig. 5. Ältere Embryo von *Tjalfiella tristoma*, vom Sinnespol gesehen. $\frac{40}{1}$. Dasselbe Stadium wie Fig. 4.

die Polycladen von den Ctenophoren abstammen. *Tjalfiella* sei unzweifelhaft, ebenso wie *Ctenoplana*, keine primitive Form, von der sich, wie von anderer Seite, z. B. WILLEY, angenommen wurde, einerseits die Polycladen, andererseits die Ctenophoren entwickelt haben, sondern gerade umgekehrt die höchst spezialisierte Ctenophore und bilde eine direkte Übergangsform zu den Polycladen. Die Umwandlung des radiären in den bilateral-symmetrischen Typus ist bei ihr genau zu verfolgen und lassen sich auch noch gewisse Beziehungen zu den pelagischen Larvenformen, z. B. zur *Trochophora*-Larve finden.

Die nunmehr definitiv festgestellte nahe Verwandtschaft der Ctenophoren zu den Polycladen, im Gegensatz zu ihren ziemlich problematischen Beziehungen zu den Coelenteraten müßte künftig, nach MORTENSEN, ihre Lostrennung von letzteren und ihre Vereinigung mit den Plathelminthen zur Folge haben.

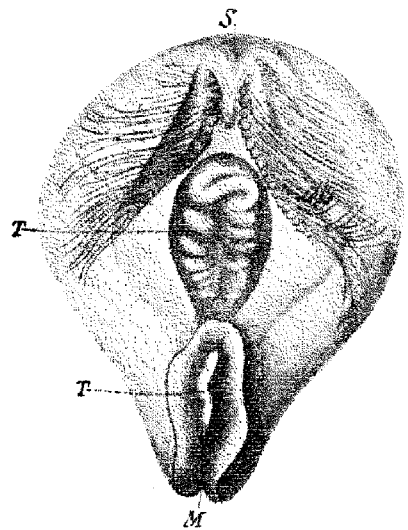


Fig. 6. Älterer Embryo von *Tjalfiella tristoma*, von der Seite gesehen.

T Tentakelbasis und Tentakel, M Mund, S Sinnesorgan.

Eine Diskussion dieser sehr komplizierten Fragen würde hier zu weit führen und verweise ich statt dessen auf die schöne Arbeit von MORTENSEN*), in der er in großzügiger Weise, wenn auch vielleicht manchmal etwas kühn, die einschlägigen Probleme erörtert.

Hiermit komme ich zur rückgebildeten Siphonophore, die nichts anderes als die von CHUN im Material der Plankton-Expedition und in VANHÖFFEN's grönländischem Material entdeckte *Diphyes arctica* CHUN ist, die er aber in ihrer wahren Bedeutung damals nicht erkannte. Um diese verstehen zu können, ist es notwendig, etwas weiter auszugreifen

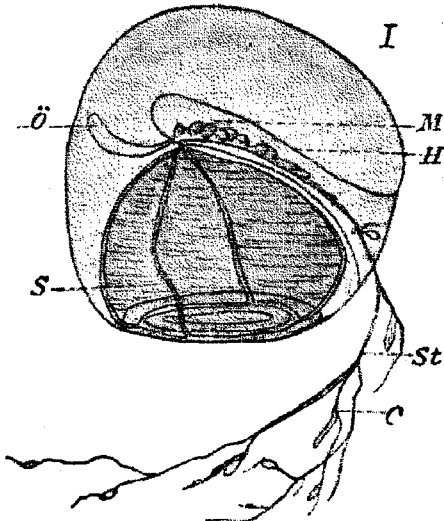


Fig. 7. Monophyide:
Sphaeroneustes gracilis CLAUS.
Glocke kugelig und glatt. *S* Schwimm-
höhle, *ö* Ölbehälter, *H* Hydroecium,
M Mutterboden für die Cormidien,
St Stamm, *C* Cormedien.

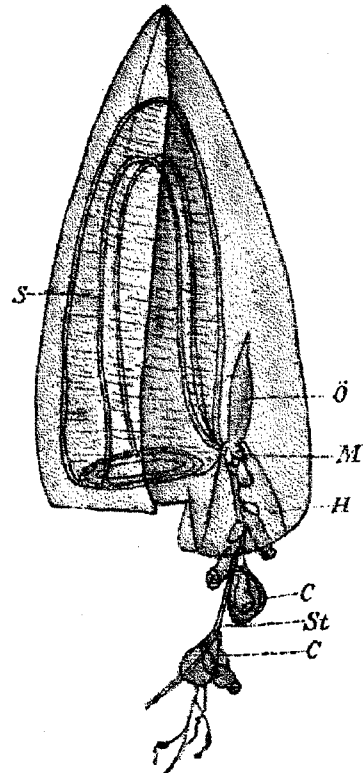


Fig. 8.
Monophyide: *Moggiæa kochi* WILL.
Glocke pyramidenförmig und fünf-
kantig. *S* Schwimmhöhle, *ö* Öl-
behälter, *H* Hydroecium, *M* Mutter-
boden für die Cormidien, *St* Stamm,
C Cormidien mit Deckblatt, Saug-
magen, Fangfaden und Geschlechts-
glocke.

und erst einen Blick zu werfen auf den Bau, die morphologische Auffassung und phylogenetische Entwicklung jener Abteilung der Siphonophoren, der sie angehört, nämlich der Calicophoren. Diese sind durch Besitz von Glocken und Mangel einer Luftflasche von den übrigen Siphonophoren unterschieden. Sie werden in drei Familien eingeteilt:

*) TH. MORTENSEN: Ctenophora. In: The Danish Ingolf. Expedition. Vol. V. 2. Copenhagen 1912.

1. Monophyiden mit einer einzigen Hauptglocke, die entweder kugelig und glatt (Fig. 7) oder pyramidenförmig und kantig (Fig. 8) ist.

2. Diphyiden mit zwei Hauptglocken, einer sogenannten Ober- und einer Unterglocke und

3. Polyphyiden mit zahlreichen Glocken, auf welche ich nicht weiter eingehen werde.

Die beiden Hauptglocken der Diphyiden sind stets und ausnahmslos nach entgegengesetzten Seiten orientiert, so daß die

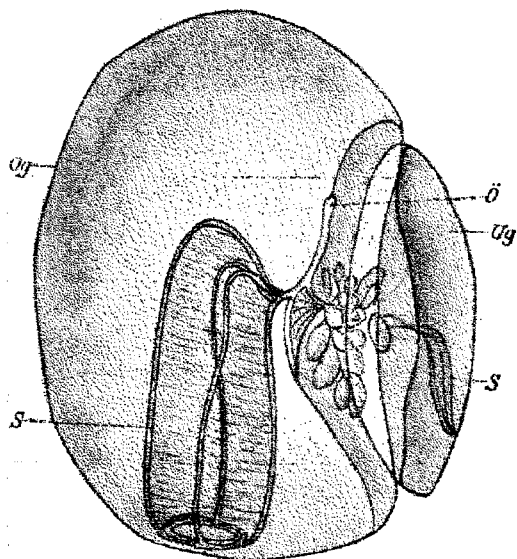


Fig. 9. *Diphyidae oppositae*:

Amphicaryon acaule CHUN.

Die eine der beiden Glocken ist rückgebildet. Og Ober-, Ug Unterglocke, S Schwimmhöhle, Ö obere Art des Ölbehälters der Oberglocke.

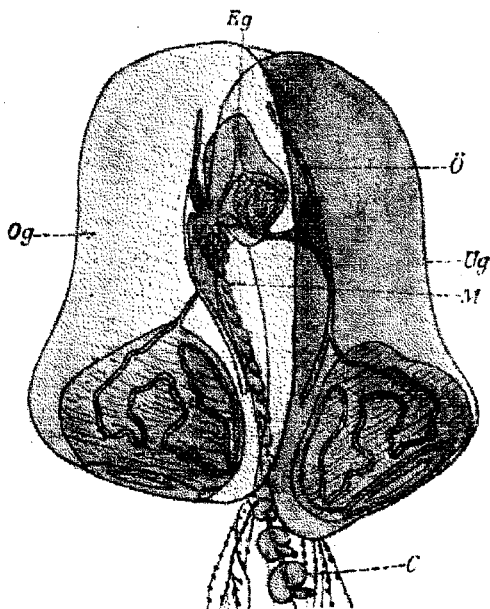


Fig. 10. *Diphyidae oppositae*:

Praya cymbiformis DELLE CHIAJE.

Beide Glocken gleich und glatt. Im Innern eine Ersatzglocke Eg, Og Ober-, Ug Unterglocke, Ö Ölbehälter der Unterglocke, M Mutterboden, C, für die Cormidien.

Schwimmhöhle der einen Glocke nach der Dorsalseite, die der anderen nach der Ventralseite des Tieres sieht. Diese Glocken weisen große Verschiedenheiten auf, sowohl bezüglich ihres Baues und ihrer Größe, wie bezüglich ihrer gegenseitigen Beziehungen und Lage. Bei den *Diphyidae oppositae* sind beide Glocken glatt, nahezu gleich und sitzen nebeneinander zu beiden Seiten des Stammes, der in der Mitte zwischen ihnen herabhängt (Fig. 9, 10).

Bei den *Diphyidae intermediae* (Fig. 11) ist nur ihre Größe ungefähr gleich, ihr Bau dagegen mehr oder weniger unähnlich und ihre gegenseitige Lage eine ganz verschobene, indem die größere Hälfte der Unterglocke unter statt neben der Oberglocke liegt.

Bei den *Diphyidae superpositae* sind beide Glocken ganz verschieden und vollständig untereinander gelegen, wie aus den Abbildungen der drei Unterfamilien der Galeolarien (Fig. 12), Abylinen (Fig. 13) und Diphyinen (Fig. 14) zu ersehen.

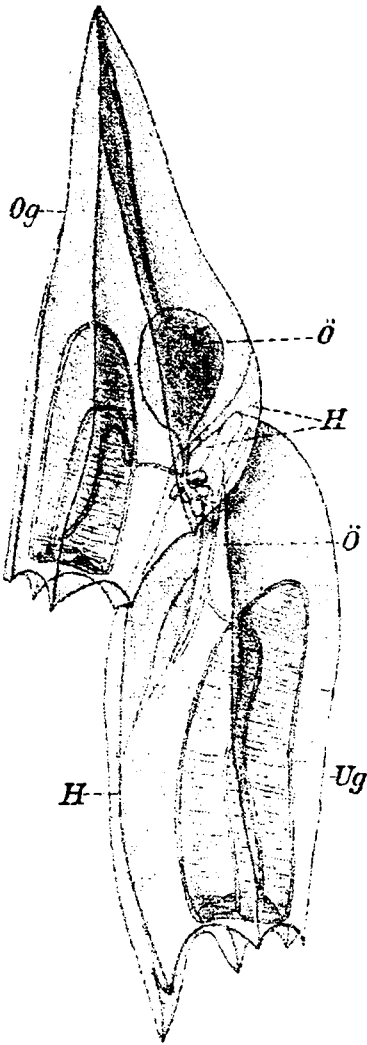


Fig. 11.

Diphyidae intermediae:

Chuniphyes multidentata

L. v. R.

Og, Ober-, Ug Unterglocke,

Ö Ölbehälter, H Hydroecium.

Von großer prinzipieller Bedeutung ist die Tatsache, daß die einzige Hauptglocke der Monophyiden sich zeitlebens erhält, und niemals Ersatzglocken für diese angelegt werden, während bei den Diphyiden nicht nur zwei Hauptglocken vorhanden sind, wie es den Anschein hat, sondern deren eine ganze Brut, indem immer neue Glocken angelegt und zur Entwicklung gebracht werden, die sukzessive die älteren Glocken — eine oder beide — verdrängen und ersetzen.

Die Beantwortung der Frage, ob nur die eine oder beide Hauptglocken durch nachrückende Glocken ersetzt werden und welche morphologische Bedeutung diese Hauptglocken und Ersatzglocken haben, ist nun von ausschlaggebender Bedeutung für die ganze Auffassung der Siphonophoren und ihre phylogenetische Entwicklung. Eine eingehende Erörterung der einschlägigen Probleme würde hier allerdings zu weit führen und muß ich mich deshalb auf das Wesentliche beschränken.

Die Grundlage für die allgemein herrschende Auffassung der Siphonophoren hat seinerzeit GEGENBAUR geschaffen, indem er alle Hauptglocken, so verschieden sie auch in jeder Beziehung sein mögen, für homologe, genetisch gleichbedeutende Bildungen erklärte.

Auf dieser Grundlage weiterbauend kam CHUN zur Aufstellung von drei weiteren Hauptsätzen von nicht geringerer Tragweite.

Hiernach entstehen 1. alle Hauptglocken aus dem gleichen Mutterboden, liegt 2. dieser Mutterboden nicht auf der Ventralseite des Stammes wie der Mutterboden für die Cormidien, sondern auf der Dorsalseite, also weit entfernt von letzterem, und 3.

unterliegen beide Glocken, die Ober- wie die Unterglocke, einem ständigen Wechsel durch nachrückende Ersatzglocken.

Diese vier Hauptsätze sind — abgesehen von den larvalen Verhältnissen, die ich hier übergangen muß — das Fundament, auf dem das ganze heutige System der Siphonophoren respektive der Calicophoren, die ich jetzt allein berücksichtige, ruht. Mit ihrer Hilfe werden von den Monophyiden — die unbestreitbar allerdings nicht die primitivsten Formen sind, aber die primitivsten Formen enthalten — direkt die *Diphyidae oppositae* mit ihren

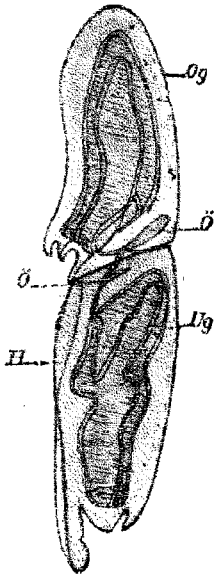


Fig. 12. *Diphyidae superpositae*:
Galeolaria quadrivalvis LESUEUR.
Og Ober-, Ug Unterglocke, Ö Ölbehälter, H Hydroecium.

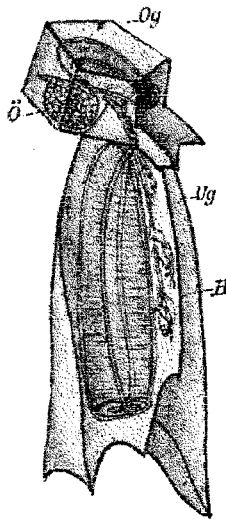


Fig. 13. *Diphyidae superpositae*:
Abyla pentagona Q. u. G.
Junges Exemplar.
Og Ober-, Ug Unterglocke, Ö Ölbehälter, H Hydroecium.

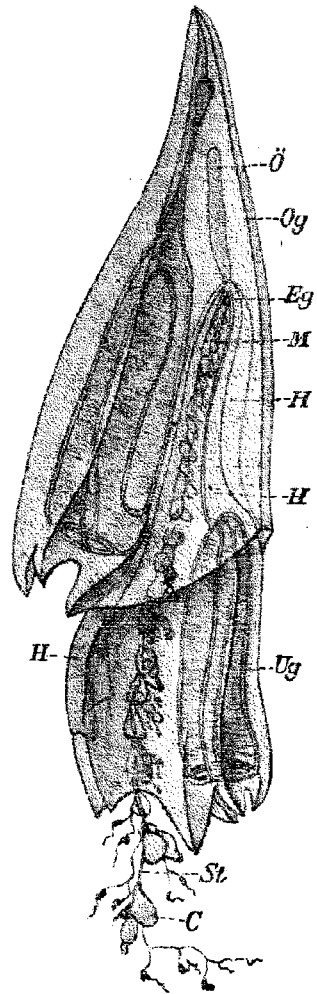


Fig. 14.
Diphyidae superpositae:
Diphyes dispar CHAM. et ERS.
Og Ober-, Ug Unterglocke, Ö Ölbehälter, H Hydroecium, M Mutterboden für die Cormidien C, Eg Ersatz Unterglocke, St Stamm.

gleichen, nebeneinandergelegenen Glocken abgeleitet. Daß homologe, genetisch gleichbedeutende Bildungen ursprünglich auch formal gleich sind, war ja in diesem Fall das naheliegende, und hatte schon GEGENBAUR die *Diphyidae oppositae* als die primitivsten Diphyiden bezeichnet, von denen alle übrigen Diphyiden abzuleiten seien. —

Als ein Übergangsglied zwischen beiden faßte dann CHUX die Gattung *Amphicaryon* (Fig. 9) auf, bei der zeitlebens nur zwei Glocken vorhanden sind. Hier ist der Mutterboden für die Hauptglocken, der bei ersteren in der Bildung einer einzigen Glocke aufgeht, bei letzteren dagegen eine ganze Brut von Glocken produziert, noch auf die Bildung von nur zwei Glocken beschränkt, ein Verhalten, das somit ein primitives darstellt im Gegensatz zu jenem bei den übrigen Diphyiden. Allerdings wird, wie ich schon hier bemerken möchte, die eine der beiden Glocken von *Amphicaryon* mit der Zeit teilweise rückgebildet — eine Erklärung für diese merkwürdige Tatsache, die nicht gerade zu der Auffassung, daß es sich um eine primitive Form handelt, paßt, ist bisher nicht gegeben worden.

Von den opponierten Diphyiden lassen sich dann, nach CHUX, ungezwungen die superponierten Diphyiden durch eine Lageverschiebung der beiden Hauptglocken erklären, indem die eine derselben an der anderen herunterrutscht, bis sie untereinander zu liegen kommen und ihre Längsachsen zusammenfallen. Hand in Hand mit ihrer Lageverschiebung findet eine bemerkenswerte Veränderung ihres ganzen Baues statt, die zu einer ausgesprochenen Verschiedenheit führt, wie sie bei den Abylinen besonders auffallend ist. Näher hierauf einzugehen würde zu weit führen.

Der Wechsel der beiden ungleichen Hauptglocken durch nachrückende Ersatzglocken erfolgt dabei immer und ausnahmslos in der Weise — wahrscheinlich abwechselnd, wie es CHUX bei *Praya* geschildert hat —, daß Lage und gegensätzliche Orientierung die gleiche bleibt.

Ein Übergangsglied zwischen den opponierten und superponierten Diphyiden bilden die *Diphyidae intermediae* (in welche Abteilung ich alle jene Formen, ähnlich der abgebildeten, zusammenfasse), bei denen sowohl Lageverschiebung wie Umwandlung noch unvollständig sind.

Im einzelnen hat CHUX die 3 Unterfamilien der superponierten Diphyiden in der Weise abgeleitet, daß sich an die *Diphyidae intermediae* direkt die Galeolarien anschließen, von welchen wiederum die Diphyinen und von diesen die Abylinen abstammen. BIGELOW hat dagegen, hauptsächlich wohl durch die neue *Diphyabylla hubrechtii* LENS v. RIEMSDIEK dazu veranlaßt, umgekehrt die Diphyinen von den Abylinen abgeleitet.

Unterziehen wir diese Theorie der phylogenetischen Entwicklung der Calicophoren, die heutzutage im wesentlichen allgemein anerkannt ist, einer kritischen Betrachtung, so zeigt es sich, daß sie

eigentlich alles das, was sie erklären sollte, einfach voraussetzt oder als gegeben annimmt. Einige wenige Fragen, die sie unbeantwortet läßt, genügen, um dies schlagend zu beweisen.

1. Warum produziert der Mutterboden für die Hauptglocken anfangs nur eine einzige Glocke (Monophyiden), dann 2 Glocken (Amphicaryon) und plötzlich (Diphyiden) deren eine ganze Brut?

2. Wie kommt es, daß diese homologen Bildungen, die auf der gleichen Stammseite und zwar dicht untereinander entstehen, stets paarweise nicht nur nach entgegengesetzten Seiten orientiert sind, sondern auch auf entgegengesetzten Stammseiten sitzen?

3. Warum verlagern sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die beiden Hauptglocken gegenseitig so vollständig, daß sie schließlich untereinander zu liegen kommen? Ein so wichtiger Vorgang, der eine so weittragende Bedeutung für die Siphonophoren hat, und zu einer so großen anatomischen Umwandlung derselben führt, muß doch eine Ursache haben?

Keine einzige dieser und ähnlicher Fragen ist bisher gestellt worden außer von SCHNEIDER, der wenigstens einige der Lücken aufdeckte und auszufüllen versuchte. Hierbei kam er zu dem wichtigen Schluß, daß der Mutterboden für die Hauptglocken nicht, wie CHUX festgestellt hatte, auf der entgegengesetzten Stammseite wie der Mutterboden für die Cormidien liegt, sondern auf der gleichen Stammseite, in einer Linie mit diesem. Die 2. Frage beantwortete er dann in der Weise, daß Hand in Hand mit der Entstehung jeder neuen Hauptglocke der Stamm auf der kurzen Strecke zwischen dieser und der vorhergehenden Glocke eine halbe Torsion um seine Axe macht, wodurch er allmählich zu einer Spirale wird. In direkte Beziehung zu diesem Vorgang brachte er dann die, auch von CHUX beobachteten, komplizierten Lageverschiebungen der übrigen Stammorgane, durch welche schließlich die definitive gegenseitige Lage aller Teile einer Kolonie, wie sie angetroffen wird, zustande kommt.

Diese Erklärung, in ihren Einzelheiten und in ihren Folgen außerordentlich kompliziert, ist allerdings eine ganz logische Folge der 4 Prämissen und wie ich glaube die einzige Erklärung, die auf dieser Basis gefunden werden kann. Ihre Entstehung verdankt sie jedenfalls einem Analogieschluß — Analogieschlüsse haben bei Siphonophoren überhaupt eine verhängnisvolle Rolle gespielt — aus den bei Polyphyiden und Physophoren angetroffenen Verhältnissen,

zu deren Erklärung sie aber, so weit meine bisherigen Untersuchungen reichen, ebenfalls nicht genügt. Letztere lassen sich, wie ich glaube, auf eine ganz andere und viel einfachere Art erklären, während sie bei Diphyiden, nach meinen umfangreichen Untersuchungen, jeder positiven Grundlage entbehren. Hier bieten ihnen weder die anatomischen Befunde noch die Entwicklungsgeschichte, bei Berücksichtigung aller Tatsachen, irgend einen Stützpunkt.

Nach der Feststellung, daß die herrschende Theorie ihren eigentlichen Zweck, die einzelnen Befunde zu erklären und in ursächliche Beziehungen zu einander zu bringen, nicht erfüllt, lag es nahe, einmal ihre Grundlagen zu untersuchen, ob vielleicht hier etwas nicht richtig ist. Das Resultat dieser Untersuchung war die Feststellung, daß gerade das Gegenteil von dem richtig ist, was bisher angenommen wurde. Die 4 Hauptsätze sind nunmehr folgendermaßen abzuändern:

1. Die Hauptglocken sind nicht homologe, genetisch gleichbedeutende Bildungen, sondern die Oberglocke ist etwas ganz anderes als die Unterglocke.

2. Der Mutterboden für sämtliche Hauptglocken ist nicht der gleiche, denn die Unterglocke ist, wie der Stamm ein Produkt der Oberglocke.

3. Der Mutterboden für die Unterglocke und ihre Ersatzglocken liegt auf der gleichen Stammseite wie der Mutterboden für die Cormidien, also ventral dicht neben diesem.

4. Die Oberglocke ist bei Diphyiden stets — abgesehen vielleicht von einigen wenigen Ausnahmen? — wie bei Monophyiden in der Einzahl vorhanden und erhält sich zeit lebens im Gegensatz zur Unterglocke, die einem ständigen Wechsel durch nachrückende Ersatzglocken unterliegt.

Die weiteren Untersuchungen haben zur Aufstellung eines 5. Hauptsatzes geführt, durch welchen die Unterglocken und ihre Ersatzglocken in direkte Beziehung gebracht werden zu den Geschlechtsglocken der Cormidien. Hiernach sind 5. die Unterglocken nichts anderes als steril gewordene, umgewandelte Geschlechtsglocken.

Ich verzichte hier die Beweise für die Richtigkeit dieser 5 Hauptsätze zu erbringen, die eine ganz neue Auffassung des morphologischen Aufbaues und der phylogenetischen Entwicklung der Siphonophoren zur Folge haben. Ebenso kann ich jetzt nicht darauf eingehen zu zeigen, warum die alten Hauptsätze, der Ausdruck des bisherigen Standes unserer Kenntnisse, unrichtig sind, und was zu ihrer Aufstellung geführt hat. Einiges enthält schon mein Vortrag auf der Tagung der Deutschen Zoologischen Gesell-

schaft in Halle und für das Nähere verweise ich auf meine ausführliche Publikation. Für jetzt kann ich nur etwas näher auf den 5. Hauptsatz eingehen, um im Zusammenhang damit die rückgebildete Siphonophore zu besprechen, und zum Schluß möchte ich dann noch kurz die Konsequenzen aus diesen 5 Hauptsätzen ziehen und zeigen, daß die neue Theorie jedenfalls weiter führt und die gegebenen Verhältnisse besser erklärt als die alte — ein nicht zu unterschätzendes Argument zu ihren Gunsten.

Daß eine solche Umwandlung der Geschlechtsglocke, wie ich sie für die Unterglocke annehme, möglich ist, sehen wir an den sogenannten Spezialschwimmglocken (Fig. 15), die sich bei einigen Formen neben den eigentlichen Geschlechtsglocken in den Cormidien finden und die — wie CHUN festgestellt hatte, und ich noch im besonderen nachweisen konnte — tatsächlich nichts anderes als steril gewordene Geschlechtsglocken sind. Diese Spezialschwimmglocken sind im kleinen was die Unterglocken — nach meiner Auffassung — im großen: Organe, bei denen die Reproduktion unterdrückt wurde entweder zugunsten einer erhöhten Schwimmfähigkeit, oder zugunsten eines besseren Schutzes der angrenzenden Organe — oder auch beider Funktionen zugleich.

Die vergleichende Untersuchung der verschiedenen Unterglocken wie der Geschlechtsglocken hat nun gezeigt, daß bei beiden eine Entwicklung vom einfachen zum komplizierten vor sich geht, die in der Hauptsache in einer zunehmenden Komplikation und Vervollkommnung des Hydroeciums, also der Schutzhülle für die angrenzenden Organe, besteht. Das Interessante und wie ich glaube Beweisende ist nun, daß nicht nur am Anfang der Entwicklung, sondern auch am Ende derselben, Geschlechtsglocken und Unterglocken einander im wesentlichen täuschend ähnlich sind, und daß ferner der ganze Weg, den diese Entwicklung zurücklegt, der gleiche ist, so daß die beiden Prozesse parallel nebeneinander verlaufen, wie aus den wenigen Abbildungen (Fig. 16—23) ersichtlich.

Am Anfang sind beide Glocken sehr einfach, ohne Zähne aus Mund, ohne Zähnelung an den verschiedenen Kanten, mit offenem

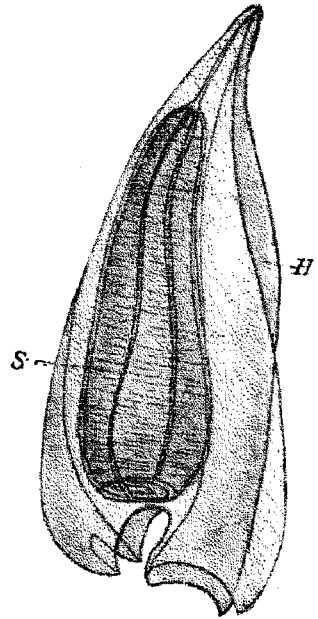


Fig. 15. Spezialschwimmglocke von *Diphyes dispar* CHUN, et Eys.

Eine steril gewordene Geschlechtsglocke.
S Schwimmhöhle, H Hydroecium.

Hydroecium, das kaum mehr als eine seichte, nur durch geringe Verbreiterung der Lateralseiten der Glocken gebildete Rinne darstellt (Fig. 16, 17). Dann beginnt die Komplikation: am Mund

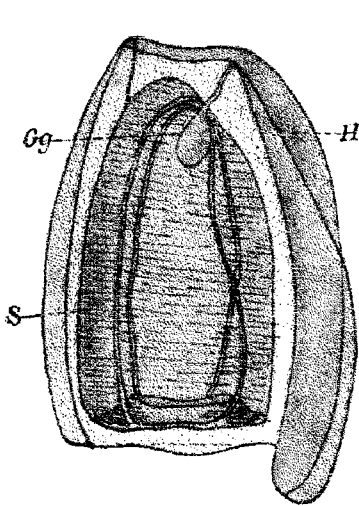


Fig. 16.

Geschlechtsglocke einer Monophyide: *Muggiaea kochi* WILL.
S Schwimmhöhle, H Hydroecium,
Gg Geschlechtsklöppel.

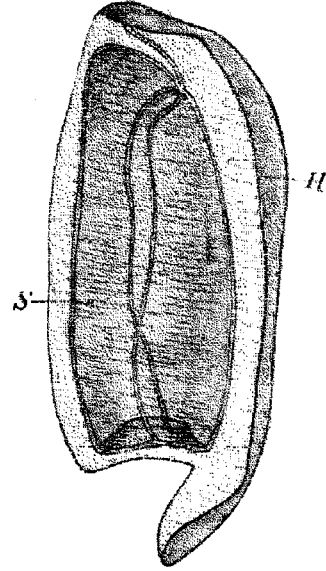


Fig. 17.

Unterglocke einer Galeolarie.
S Schwimmhöhle, H Hydroecium.

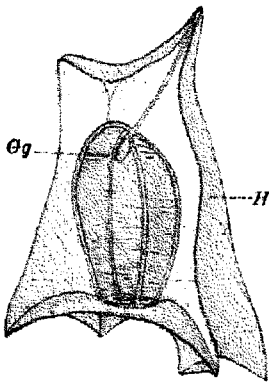


Fig. 18.

Geschlechtsglocke einer Atylidae:
Bassia bassensis Q. u. G.
Gg Geschlechtsklöppel, H Hydroecium.

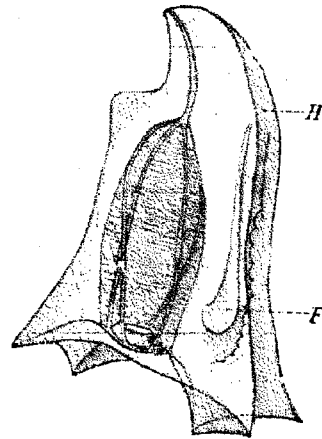


Fig. 19.

Junge Unterglocke von *Bassia bassensis* Q. u. G.
H Hydroecium, F Fortsatz
des einen Hydroeciumflügels
zum Schutz des Stammes.

entstehen Zähne, Längskanten bilden sich an den Glockenseiten heraus, und vor allem verbreitern sich ihre Lateralseiten immer mehr, wodurch das Hydroecium allmählich zu einem tiefen Kanal

umgewandelt wird (Fig. 18, 19), an dem mancherlei Fortsätze und große, zahnartige Bildungen (Fig. 20, 21) einen mehr oder weniger vollkommenen Verschuß herbeiführen oder dazu beitragen, die angrenzenden Organe — bei der Unterglocke den Stamm und die Cormidien, bei der Geschlechtsglocke die übrigen Organe der Endoxie — festzuhalten und am herausrutschen zu verhindern. Schließlich werden die beiden Glocken zu jenen hochkomplizierten (Fig. 22, 23 dargestellten) Bildungen, die, abgesehen vom Klöppel, kaum voneinander zu unterscheiden sind. — Mit der er-

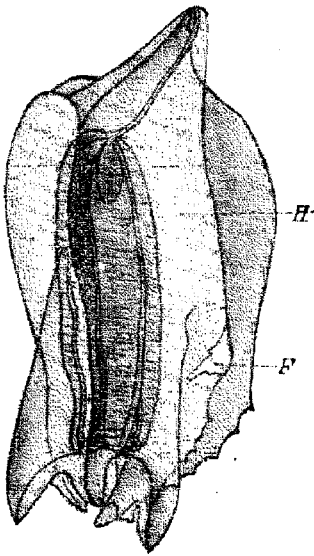


Fig. 20.
Geschlechtsglocke von *Abyla*
trigona Q. u. G.
H Hydroecium, F Fortsatz wie
bei Fig. 19.

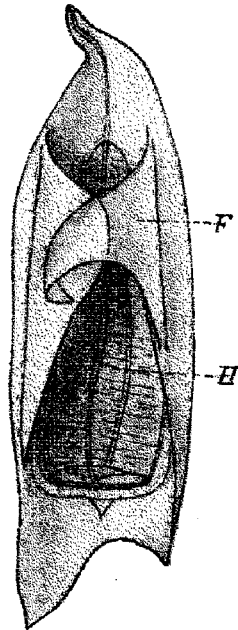


Fig. 21.
Unterglocke von *Diphyes mitra*
Huxley.
H u. F wie bei Fig. 19.

höhten funktionellen Anpassung geht also bei beiden eine anatomische Veränderung Hand in Hand und zwar die gleiche. Die Annahme, daß eine so frappante Ähnlichkeit keine zufällige sei, sondern auf einem tieferen Zusammenhang beruhe, ist ja naheliegend, und findet in der ontogenetischen Entwicklung beider Glocken eine ausgezeichnete Stütze, wie hier kurz bemerkt sei.

Eine weitere, sehr wertvolle Stütze würde sie finden, wenn sich nachweisen ließe, daß die Unterglocke bei mehr oder weniger vollständiger, funktioneller Ausschaltung, durch welche sie also weder als Stammschutz noch als Schwimmorgan in Anspruch genommen würde, allmählich einer mehr oder weniger vollständigen

Rückbildung anheimfällt und sich dabei wieder dem — von mir angenommenen — Ausgangspunkt ihrer Entwicklung nähert, d. h. wieder den primitivsten Geschlechtsglocken respektive Spezialschwimglocken gleich wird. Vielleicht ließe sich auf experimentellem Wege etwas hierüber ermitteln, jedenfalls wären aber solche Experimente schon rein technisch außerordentlich schwierig, wenn überhaupt durchführbar. Glücklicherweise hat uns nun, wie ich glaube, die Natur dieses Experiment vorgemacht, und zwar bei *Diphyes*

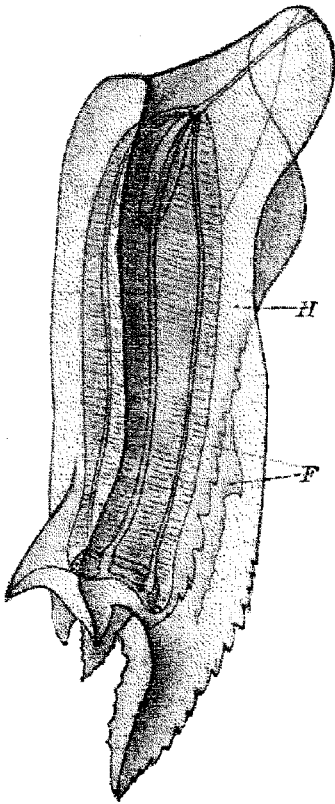


Fig. 22.
Geschlechtsglocke von *Ceratocymba sagittata* Q. u. G.
H u. F wie Fig. 19.

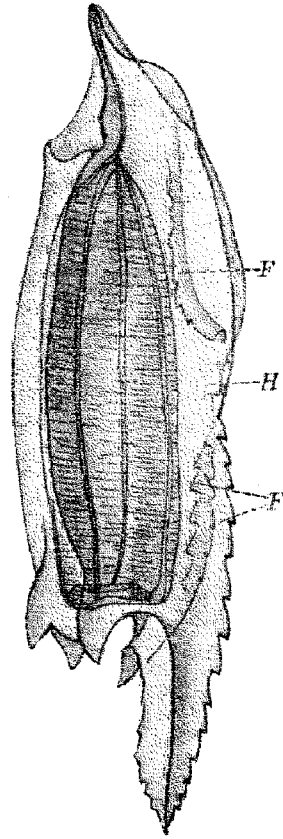


Fig. 23.
Unterglocke von *Ceratocymba sagittata* Q. u. G.
H u. F wie Fig. 19.

arctica CHUN. CHUN fand seinerzeit von dieser, im ganzen ziemlich seltenen Art, nur Oberglocken und auch seither sind niemals Unterglocken zur Beobachtung gekommen. Immer war auch, wie schon CHUN bemerkt hatte, der Stamm mit den Cormidien „durch die Konservierungsflüssigkeit zu einem unentwirrbaren Knäuel kontrahiert“, wie aus Fig. 24 ersichtlich. Im Hydroecium der einen Glocke entdeckte dann CHUN neben dem Stamm eine Unterglockenknospe,

so daß es nunmehr unzweifelhaft war, daß es sich nicht um eine Monophyide handelte, wie es den Anschein hatte, sondern um eine Diphyide, wobei allerdings auch die Seltenheit dieser Knospen auffallen mußte.

In dem schönen Material der Deutschen Südpolar-Expedition, dem so viel wertvolles und merkwürdiges zu verdanken ist, fand sich nun zum Glück ein allerdings einziges vollständiges Exemplar von *Diphyes arctica* mit beiden Glocken noch im Zusammenhang (Fig. 25), das, nach der Größe der Oberglocke zu urteilen,

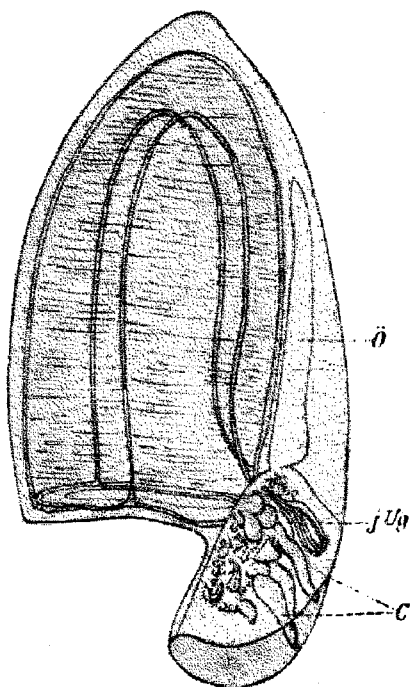


Fig. 24.

Diphyes arctica CHUN. Oberglocke.
ö Ölbehälter, C Cormidien, j Ug
junge Unterglocke.

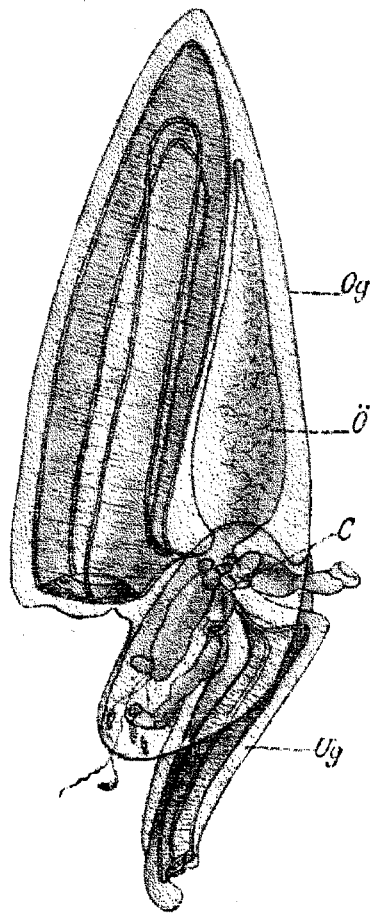


Fig. 25.

Diphyes arctica CHUN. Ganzes
Exemplar.
Og Ober-, Ug Unterglocke, ö Öl-
behälter, C Cormidien.

ausgewachsen war. Auf den ersten Blick fällt die unverhältnismäßige Kleinheit der Unterglocke auf, die kaum mehr denn ein nebensächlicher Anhang der Oberglocke zu sein scheint. Die nähere Untersuchung bestätigt die Richtigkeit dieses Eindrucks, denn ihre Schwimmhöhle ist so klein und der Mund so eng (Fig. 26), daß sie als Schwimmorgan kaum in Betracht kommt,

was wohl auch nicht notwendig ist, da die Oberglocke ein kräftiges Schwimmorgan ist und jedenfalls diese Funktion allein übernehmen kann. Aber auch als Stammschutz ist sie offenbar bedeutungslos, denn das Hydroecium ist nicht mehr als eine ganz offene, seichte Rinne, nur in ihrer oberen Hälfte durch zwei schmale flügelartige Verbreiterungen der Lateralflächen der Glocke begrenzt, die sich nach unten zu allmählich ganz verlieren. Das gleiche verkümmerte, respektive unentwickelte Aussehen — ganz junge Unterglocken auch der kompliziertesten Formen sehen gerade so

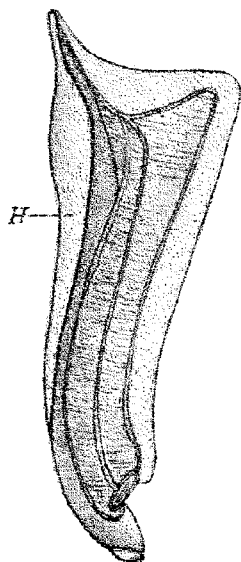


Fig. 26.
Unterglocke von *Diphyes arctica*.
H Hydroecium.

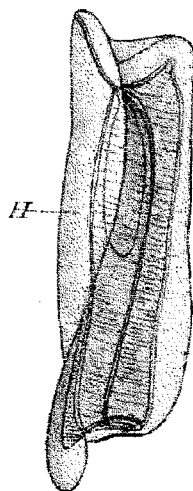


Fig. 27.
Geschlechtsglocke von
Diphyes arctica.
H Hydroecium.

aus — boten auch die anderen 4 Unterglocken, die ich nachträglich noch im Material, das weit über 200 Oberglocken enthielt, zu finden vermochte, allerdings lose. Die Unterglocke von *Diphyes arctica* steht nach ihrem ganzen Aussehen den primitivsten Unterglocken, die wir kennen, den Galeolarienunterglocken sehr nahe, aber noch näher den primitivsten Geschlechtsglocken, und vor allem, wie aus den beiden Figuren 26 und 27 ersichtlich, ihrer eigenen Unterglocke. Dieser gleicht sie so außerordentlich, daß eine Unterscheidung beider, abgesehen vom Klöppel, kaum möglich ist.

Die offensichtliche Verkümmern der Unterglocke drückt sich, wie ich glaube, noch in anderer Weise aus: allem Anschein nach ist auch die Zahl ihrer Ersatzglocken stark reduziert. Das geht erstens aus der Tatsache hervor, daß diese Unterglocken unver-

hältnismäßig selten gefunden werden, was, wie ich bemerken möchte, nicht an ihrer Kleinheit liegt, und ferner daraus, daß Unterglockenknospen viel seltener im Hydroecium vorhanden sind, wenigstens so weit meine Beobachtungen reichen, als bei allen anderen von mir daraufhin untersuchten Diphyinen.

Die Ursache für diese allgemeine Rückbildung der Unterglocke blieb mir lange Zeit vollständig rätselhaft. Ich hatte mich schon mit der einfachen Registrierung der Tatsache begnügt, als nachträglich die Untersuchung der Ursache für den befremdlichen Ausfall der Deckblattmetamorphose, bei der Umwandlung der Cormidien von *Diphyes arctica* in die Eudoxie, im Gegensatz zu den Cormidien aller anderen Diphyiden, dazu führte, den Stamm genauer zu untersuchen. Und nun war mit einemmal alles erklärt. *Diphyes arctica* hat gar keinen Stamm, das heißt er ist auf eine kleine zwiebelartige Verdickung unter der Hydroeciumkuppe reduziert, um welche die Cormidien kreisförmig angeordnet sind. Damit ist die Unterglocke gänzlich überflüssig geworden. Ihre funktionelle Ausschaltung als Stammschutz wie als Schwimmorgan hat dann offenbar zu dieser Rückbildung geführt, durch welche sie wieder zum Ausgangspunkt ihrer phylogenetischen Entwicklung herabgesunken ist — eine bessere Stütze meiner Auffassung der Unterglocke wäre wohl schwer auszudenken; daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Verkümmernng des Stammes und der Rückbildung der Unterglocke besteht, wird sich kaum bestreiten und eine andere Erklärung für letztere schwerlich finden lassen.

Mit dieser Erklärung haben wir zugleich auch eine Erklärung gefunden für die bisher ganz unerklärliche Rückbildung der einen der beiden Glocken von *Amphicaryon* (Fig. 9), auf die ich früher hingewiesen hatte, denn auch hier ist der Stamm verkümmert. Der Unterschied zwischen *Diphyes arctica* und *Amphicaryon acaule* besteht nur darin, daß die Verkümmernng der Glocke bei letzterer noch mehr vorgeschritten und dadurch ihre Schwimmlöhle schon ganz funktionsunfähig geworden ist. Einen weiteren Ausdruck ihrer hochgradigen Verkümmernng sehe ich ferner auch in dem von CHUX konstatierten vollkommenen Fehlen von Ersatzglocken, da nach meiner Auffassung das Fehlen von Ersatzglocken nicht, wie bei CHUX das primitive ist, sondern umgekehrt das primitive ist ein reger Ersatz wie bei der Geschlechtsglocke.

Um nun noch kurz die phylogenetische Entwicklung der Calicophoren zu besprechen, so ergibt sich aus meinen 5 Hauptsätzen ganz von selbst, daß jene Formen die primitivsten sind mit ganz einfach gebauten Unterglocken, die den einfachsten Geschlechts-

glocken am nächsten stehen und frei unter der Oberglocke herabhängen. Das ist der Fall bei den Galeolarien*), die ich somit direkt von den Monophyiden ableite. An die Galeolarien schließen sich die Diphyinen an, bei denen einerseits die Oberglocke ein schützendes Hydroecium, in welches die Unterglocke allmählich mit der Stammwurzel von unten hineinwächst, immer mehr herausbildet, während andererseits die Unterglocken unter Verlust ihrer symmetrischen Form, in der Gestaltung ihres Hydroeciums immer komplizierter werden — ähnlich wie die Geschlechts-glocken.

Von den Diphyinen sind dann einerseits die Abylinen abzuleiten, andererseits die *Diphyidae intermediae*. Letztere führen direkt zu den *Diphyidae oppositae* hinüber, welche aus den *Diphyidae superpositae* durch eine Verlagerung beider Glocken, so wie sie CHUN angenommen hat, nur in umgekehrter Richtung, entstanden sind, indem die untere Glocke allmählich an der Oberglocke heraufgerutscht ist. Dieser Vorgang ist aber offenbar ein viel komplizierterer als bisher angenommen wurde, indem tatsächlich nicht nur eine Verlagerung der Glocken, sondern zugleich auch ein Entgegenwachsen ihrer angrenzenden Hälften stattfindet — also eine Kombination der Auffassungen von CHUN und SCHNEIDER, nur eben in umgekehrtem Sinn. Hiernach stehen also die *Diphyidae oppositae*, und zwar sowohl *Praya* wie *Amphicaryon*, im Gegensatz zu CHUN und GEGENBAUR nicht am Anfang, sondern am Ende der Reihe.

Die Ursache für die gegenseitige Verlagerung der Hauptglocken, die von der Superposition zur Opposition führt, sehe ich in dem Bestreben — wobei allerdings keineswegs eine Zielstrebigkeit gemeint ist — der Siphonophore, den zugleich empfindlichsten und kostbarsten Teil ihres Organismus, d. h. den Mutterboden für die Cormidien und damit für die künftige Generation, mit dem Mutterboden für die Unterglocken immer besser zu schützen. Das wird dadurch erreicht, daß einerseits die Oberglocke über die Unterglocke hinüberwächst und andererseits die Stammwurzel in entgegengesetzter Richtung in die Oberglocke hineinwächst. So finden wir bei der Oberglocke ein immer tieferes Hydroecium, und die Stammwurzel mit der Unterglockenbrut immer höher in dieses gelagert. Das Ideal dürfte bei *Praya* erreicht werden, wo schließlich

*) Als solche fasse ich künftig alle jene Arten zusammen mit bilateral symmetrischer, primitiver Unterglocke, deren Ansatzstelle am Stamm tiefer als der Mund der Oberglocke liegt, während letztere kein eigentliches Hydroecium besitzt.

letztere in der Mitte zwischen beiden Glocken zu liegen kommt, allseitig von diesen umgeben und geschützt.

Mit dem Nützlichkeitsprinzip kommen wir bei dieser Erklärung vollkommen aus, denn es läßt sich denken, wie schon die ersten Anfänge dieses Entwicklungsprozesses, eine auch nur geringe, zufällige Einsenkung der Stammwurzel mit der Unterglocke in die Oberglocke, oder eine kleine Verlängerung der letzteren über erstere von ausschlaggebendem Nutzen für das betreffende Individuum und seine Nachkommen ist. Jedenfalls konnte ich bei Galeolarien und Diphyinen von Stufe zu Stufe diesen Prozeß verfolgen und nachweisen, wie die verschiedenen Arten hierin Fortschritte machen.

Für den umgekehrten Prozeß, wie er bisher angenommen wurde, ist es mir dagegen unmöglich, irgend einen auch nur halbwegs plausibeln Grund zu finden. In Anbetracht der Tatsache, daß offenbar die Galeolarien zu den am unvorteilhaftest gebauten Arten gehören — dafür sprechen sämtliche bisherigen Beobachtungen —, da bei ihnen die beiden Glocken und der Stamm mangels genügender Schutzvorrichtungen für ihre Verbindungsstelle außerordentlich leicht auseinanderreißen, im Vergleich zu sämtlichen anderen Diphyiden, ist es kaum denkbar, daß sie aus besser gebauten Formen wie die *Diphyidae oppositae* und *Diphyidae intermediae* hervorgegangen sein könnten. Dagegen ist diese unvollkommene Organisation durchaus verständlich, wenn wir sie als das Anfangsglied der Reihe auffassen, bei welcher die Unterglocke eine Neubildung ist, und die nötigen Schutzvorrichtungen erst noch geschaffen werden müssen — was in der Folge denn auch in schönster Weise erreicht wird. Zu bemerken ist schließlich noch, daß die Lage des Mutterbodens der Unterglocken dicht neben dem Mutterboden der Cormidien, auf der ventralen Stammseite, ebenso wie ihre erste Entstehung und Entwicklung vollkommen — wie ich nachweisen konnte — der definitiven Lage der Unterglocke und ihrer Ersatzglocken entspricht, so daß die Beziehungen und merkwürdige, gegensätzliche Lage der Ober- und Unterglocke bei Diphyiden nicht das Produkt komplizierter Torsionen des Stammes sind, sondern einfach das Ergebnis der ursprünglichen Lage des Mutterbodens der Unterglocke.

Durch diese Feststellung ist auch die 2. der von mir aufgeworfenen drei Fragen auf einfache Weise beantwortet und wie ich glaube, eine befriedigende Erklärung für die sonst so ganz unverständlichen Verhältnisse bei den Diphyiden gefunden. Mit Hilfe dieser neuen Grundsätze lassen sich sehr wahrscheinlich auch die übrigen Siphonophoren besser und einfacher als bisher erklären,

worauf ich allerdings nicht weiter eingehen kann, da meine diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind.

Eine Frage habe ich allerdings, wie ich der Vollständigkeit halber noch bemerken will, bisher nicht zu lösen vermocht: woher kommt plötzlich diese isolierte Geschlechtsglocken- respektive Unterglockenserie unter der Stammwurzel? Eine schwache Hoffnung ist vorhanden, daß die Untersuchung der Galeolarien und sogar die der Physophoren — gewisse Beobachtungen deuten darauf hin — hierauf einiges Licht werfen dürfte, denn daß direkte Beobachtungen jemals hierüber gemacht werden könnten, erscheint ganz ausgeschlossen. Soweit ich bisher urteilen kann, hat sich bei Siphonophoren überhaupt keine einzige, primitivere Form erhalten, die als direkte Vorgängerin irgend einer anderen Form angesprochen werden könnte. Alles hat sich im Lauf der Zeit gewandelt, wenn auch die einzelnen Stufen dieser Wandlung bei Berücksichtigung aller Formen im ganzen in selten vollständiger Weise verfolgt werden können.

Die von Herrn Major P. H. G. POWELL-COTTON gesammelten Rassen der Gattung *Tragelaphus*.

VON PAUL MATSCHIE.

Bis jetzt sind 19 Rassen der Untergattung *Tragelaphus*, der echten Buschböcke, beschrieben worden:

sylvaticus SPARRMAN, Kongl. Vetenskaps Academiens nya Handlingar; I, 1780, 197, Taf. VII, vom Groot Vaders Bosh bei Swellendam und Outeniquas Bosh, etwas weiter östlich im Küstengebiet der eigentlichen Kapkolonie.

roualeyni GORDON-CUMMING, Hunters Life in South-Africa, II, 1850, 168, vom Bakalabariland in den Quellgebieten des Limpopo.

ornatus Pocock, Ann. Mag. Nat. Hist. (7), 1900, V, 94, von Linyanti am Chobesumpf zwischen dem Ngami und Zambese.

massaicus NEUMANN, Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, 1902, 96, vom oberen Babu, nordwestlich von Irangi in Deutsch-Ostafrika.

sylvaticus meruensis LÖNNBERG, Sjöstedt. Kilimandjaro-Meru-Exped., Stockholm, 1908, 48, aus der Merusteppe, westlich vom Kilima Ndjaro.

dama NEUMANN, Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, 1902, 97, von Kawirondo in der Nähe des Nordostufers des Victoria Nyansa.