

5-6(23) ✓



# Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von

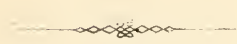
**Prof. J. Victor Carus**

in Leipzig.

---

**X. Jahrgang. 1887**

No. 241—268.



Leipzig,

Verlag von Wilhelm Engelmann.

1887.

### 3. Zur Morphologie der Siphonophoren.

Von Carl Chun, Prof. der Zoologie, Königsberg i/Pr.

eingeg. 8. August 1887.

#### 1) Der Bau der Pneumatophoren.

Die neueren Untersuchungen über den Bau der Pneumatophoren zeigen einerseits, daß sie complicirter gebildet sind, als man früherhin annahm, während sie andererseits mit Evidenz darthun, daß die Pneumatophore eine modificirte Meduse repräsentirt. Letztere Auffassung stützt sich nicht nur auf die Entwicklung, sondern auch auf die definitive Gestalt der Pneumatophore. Wie Metschnikoff<sup>1</sup> zuerst zeigte und wie ich nach eigenen Untersuchungen durchaus bestätigen kann, wird die Anlage der Pneumatophore durch eine Ectodermeinstülpung bedingt, welche das unterliegende Entoderm vor sich her treibt. Daß diese ursprünglich solide, späterhin sich aushöhlende Einstülpung dem Knospenkern der Medusenanlage entspricht, hebt bereits Leuckart<sup>2</sup> mit Recht im Gegensatz zu Metschnikoff hervor, der in der Pneumatophore eine Meduse mit umgestülptem Schirm erblickt. Da der Knospenkern die Subumbrella der Meduse bildet, so würde der innere mit Luft erfüllte Hohlraum der Subumbrellarhöhle homolog sein: ein Vergleich, der von Claus<sup>3</sup> noch dahin erweitert wird, daß die bei manchen Siphonophoren durch Septen zwischen äußerer und innerer Pneumatophorenwand abgegrenzten Canäle den Radiargefäßen der Medusen entsprechen.

Um den Vergleich zu vervollständigen, so sei erwähnt, daß die Umgrenzung der bei *Rhizophysa* und *Physalia* am Scheitel der Pneumatophore auftretenden Öffnung dem Schirmrande und der bei den meisten Physophoriden den Scheitel umkreisende, nicht von Septen abgegrenzte Gefäßraum dem Ringcanal der Meduse entspringen.

Korotneff<sup>4</sup> sucht neuerdings sogar ein weiteres Vergleichsmoment anzuziehen, indem er die überraschende Angabe macht, daß im Grunde der Luftflasche ein rudimentärer Magen vorkomme, welcher dem Magen der Meduse homolog sei. Er stellt sich mit seinen Darlegungen in strikten Gegensatz zu den früheren und speciell auch meinen<sup>5</sup> Beobachtungen, nach denen die im Inneren der Luftflasche auftretende Zellenlage als ein Ectoderm gedeutet wurde. Ganz abge-

<sup>1</sup> Studien über Entw. d. Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 24. Bd. 1874.

<sup>2</sup> Bericht über d. wiss. Leist. in d. Naturgesch. wirbell. Thiere 1872—1875. Arch. f. Naturgesch. 41. Bd. 1875. p. 458.

<sup>3</sup> Über *Halistemma Tergestinum*. Arb. Zool. Inst. Wien. 1. Bd. p. 19.

<sup>4</sup> Zur Histologie der Siphonophoren. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. 5. Bd. p. 269—276.

<sup>5</sup> Die Gewebe der Siphonophoren. Zool. Anz. 1882. No. 117.

sehen davon, daß das Auftreten eines Magenraumes für die Rückführung der Pneumatophore auf einen medusoiden Anhang eines polymorphen Thierstaates irrelevant ist, — entbehren doch die Schwimglocken jeglicher Andeutung desselben, — so wird weder durch die Entwicklungsgeschichte der Nachweis erbracht, daß ein Durchbruch des Entodermes nach dem mit Luft erfüllten Raume erfolge, noch auch vermögen seine etwas unklar gehaltenen Darlegungen zu überzeugen, daß die Deutung eine glückliche ist<sup>6</sup>.

Ich muß meine früheren Angaben im Gegensatz zu Korotneff durchaus aufrecht erhalten, und gestatte mir im Folgenden dieselben zu begründen und auf Structurverhältnisse aufmerksam zu machen, welche bisher übersehen oder irrig gedeutet wurden.

Bekanntlich besteht die Pneumatophore (Luftkammer) aus zwei Lamellen: einer äußeren, welche die Fortsetzung des Stammes repräsentirt und einer inneren, welche die Luft abscheidet. Für letztere behalte ich die von Claus angewendete Bezeichnung »Luftsack« bei, zumal dieselbe die Homologie mit dem Schwimmsack der Meduse zum Ausdruck bringt. Für die äußere Lamelle könnten wir, um die Homologie mit dem Medusenschirm anzudeuten, die Bezeichnung »Luftschirm« wählen. Beide Lamellen bestehen aus Ectoderm und Entoderm, welche durch eine (in dem Luftschirm stets kräftige) Stützlammelle getrennt werden. Da der Luftsack eine Einstülpung des apicalen Stammendes repräsentirt, so ist seine Innenfläche mit Ectoderm ausgekleidet. Sind Septen zwischen beiden Lamellen entwickelt, so steht die Stützlammelle des Luftschirmes mit jener des Luftsackes durch die zwischen den beiden Entodermlagen eines Septums ausgebildete Stützlammelle in Verbindung. Die Septen ragen allmählich verstreichend noch in den oberen Stammabschnitt herein.

Bei sämtlichen Arten tritt an dem unteren (dem Stamme zugekehrten) Pole des Luftsackes eine Einschnürung auf, durch welche ein trichterförmiger oder halbkugeliger Abschnitt abgegrenzt wird. Ich bezeichne diesen wichtigen Theil des Luftsackes als »Lufttrichter«. Den durch die Einschnürung markirten Eingang zu demselben benenne ich »Trichterpforte«. Die in dem Luftsack enthaltene Luftblase läßt daher bei den größeren Arten eine schon mit bloßem Auge sichtbare Zweitheilung erkennen; der obere größere Abschnitt der Blase ist in dem Luftsack, der untere kleinere ist in dem Lufttrichter gelegen.

Die innere, den Luftsack auskleidende Ectodermlage bildet sich frühzeitig zu einem Plattenepithel aus und scheidet bereits an dem

<sup>6</sup> Um nur ein Beispiel anzuführen, so sei erwähnt, daß Korotneff die Auskleidung des Gastrovascularraumes in der Umgebung der Luftblase auf den Figg. 91 und 92 als Ectoderm bezeichnet!

Embryo eine zarte Chitinlamelle ab, welche von Claus »Luftflasche« benannt wird. An der Trichterpforte findet die Secretion des Chitins so rege statt, daß hier ein förmlicher Chitinring als die Trichterpforte verengender Basaltheil der Luftflasche auftritt. Nie wird in dem Lufttrichter eine Chitinlamelle abgeschieden; die chitinige Luftflasche findet also ihren Abschluß mit dem Chitinring. Bei *Rhizophysa* findet sich außer dieser dem Stamme zugekehrten weit klaffenden Öffnung der Flasche noch eine zweite kleinere Öffnung am oberen Pole, da hier der Luftraum mit der Außenwelt durch einen Porus communicirt.

Stets ist die Ectodermbekleidung des Lufttrichters mehrschichtig. Die den Luftraum begrenzenden Zellen sind klein und von einem feingranulirten Plasma erfüllt; an dem lebenden Thierte besitzt diese Zellenlage einen charakteristischen Stich in das Grünlich-Gelbe. Die unterliegenden vacuolisirten Ectodermzellen nehmen allmählich an Größe zu und pressen sich, Pflanzenparenchym gleichend, polyedrisch ab. Die den Trichter nach der Leibeshöhle begrenzenden Entodermzellen sind bei fast allen Arten von cylindrischer Form. Da eine Chitinlage in den Trichter fehlt, so giebt es sich leicht, daß bei starkem Druck auf den Luftsack das Zellenpolster reißt. Hieraus erklären sich die irrigen Angaben mancher früherer Beobachter über eine freie Communication zwischen Luftflasche und dem Hohlraum des Stammes.

Im Übrigen bietet der Bau des Lufttrichters mannigfache und für die einzelnen Arten sehr charakteristische Abweichungen dar. Ich schildere seine Structur, wie sie sich aus Längs- und Querschnitten ergibt<sup>7</sup> von einigen typischen Physophoriden.

Am einfachsten ist sein Bau bei *Apolemia uvaria*. Ihr fehlen bekanntlich die Septen, und der Luftsack hängt frei in der Leibeshöhle. Die Entodermbekleidung des Trichters und des untersten Theiles des Luftsackes besteht aus langen, gelegentlich in Gruppen fächerförmig ausstrahlenden Entodermzellen, deren freie abgerundete Kuppen mit feinkörnigem Plasma erfüllt sind. Die durch eine zarte Stützlamelle getrennten Ectodermzellen des Trichters bilden ein dickes mehrschichtiges Polster. Die Zellen nehmen allmählich gegen die Stütz-

---

<sup>7</sup> Die übliche Einbettung in Paraffin bedingt meist derartige Schrumpfungen, daß Zerrbilder entstehen. Weit schonender wirkt die leider fast ganz außer Gebrauch kommende Einbettung in Alkoholseife. Ein Theil der irrigen Angaben von Korotneff ist durch die bei Paraffineinbettung eintretenden Veränderungen bedingt, ein anderer Theil allerdings auch dadurch, daß er einzelne Querschnitte ohne Controlle an Längsschnitten der Beschreibung zu Grunde legt. Wenn er z. B. die Luftflasche der *Forskulia* als auffällig dickwandig im Vergleich mit jener von *Halistemma* schildert, so rührt diese Angabe daher, daß der abgebildete Querschnitt zufällig gerade durch den Chitinring geführt wurde.

lamelle an Größe zu, doch stecken auch zwischen den oberflächlichen fein granulirten Zellen hier und da merklich größere Ectodermzellen.

Ein Theil dieses Ectodermpolsters beginnt schon bei jungen Thieren secundär sich über den Chitinring vorzuschieben und bildet bei den erwachsenen Exemplaren eine mehrschichtige Zellenlage, welche, allmählich sich verflachend, das untere Viertel der Luftflasche auskleidet. Dieses secundär über den Chitinring sich wagschiebende, den unteren Theil der Luftflasche auskleidende und die Luft abscheidende Ectoderm hat Korotneff als rudimentären Magen gedeutet. Daß die Deutung eine verfehlte ist, brauche ich nicht besonders zu betonen; das secundäre Ectoderm ist nicht durch eine Stützlamelle von dem Ectodermpolster des Lufttrichters getrennt, sondern geht eben so allmählich in dasselbe über, wie andererseits das letztere wieder allmählich unterhalb des Chitinringes in das ectodermale Plattenepithel verstreicht.

Indem ich kurz erwähne, daß auch bei den Gattungen *Forskulia* und *Agalma* das mehrschichtige secundäre Ectoderm in ähnlicher Weise wie bei *Apolemia* entwickelt ist, so schildere ich eingehender den Bau des Lufttrichters bei *Stephanomia picta* (= *Halistemma Tergestinum* Claus). Nur bei den Embryonen besitzt der Trichter eine durch die Trichterpforte mit der Luftflasche communicirende Höhlung. Letztere ist bei dem erwachsenen Thiere mit großen saftreichen Ectodermzellen erfüllt, die sich gegenseitig polyedrisch abplatten oder über den Chitinring kolbenförmig ausgezogen in den Luftsack hereinragen. Ziemlich scharf heben sich von ihnen die übrigen feinkörnigen kleinen Ectodermzellen ab, die als oberflächlicher Belag der großen Zellen das untere Viertel der Luftflasche decken. Doch noch eine weitere Eigenthümlichkeit zeichnet *Stephanomia* aus. Schon an dem lebenden Thiere fällt es auf, daß die Septen in der Höhe des Lufttrichters kolbig angeschwollen sind. Claus giebt an, daß acht Septen auftreten, während ich bei dem in Querschnitte zerlegten Exemplare deren sieben finde. Es scheint also die Zahl der Septen, ähnlich wie bei den vorher erwähnten Gattungen, schwankend zu sein. Die eben erwähnte Anschwellung an der Basis der Septen, wird nun dadurch bedingt, daß die großen Ectodermzellen des Lufttrichters zwischen die Entodermzellen eindringen und einen soliden Zellenpfropf bilden, der durch die Stützlamelle von den cylindrischen Entodermzellen getrennt ist.

Die eben erwähnten Structurverhältnisse bieten den Schlüssel zum Verständnis des eigenthümlichen und bisher unrichtig beurtheilten Baues der Pneumatophore von *Physophora hydrostatica* dar.



Die Zahl der Septen ist schwankend, doch scheint die Grundzahl acht die herrschende zu sein. Wie Claus und Korotneff angeben, so bergen die Septen ein secundäres System von ramificirten Gefäßen, welche nach Korotneff auch in dem sogenannten Magen sich verzweigen. Diese vermeintlichen »Septencanäle« repräsentiren verästelte solide Zellenschläuche, welche aus Ectodermzellen gebildet von dem Lufttrichter aus zwischen die Septen sowohl, wie zwischen die feinkörnigen secundär in das untere Viertel der Luftflasche wuchernden Ectodermzellen vordringen. Sie sind durchaus homolog den Zellschläuchen, welche soeben von *Stephanomia* erwähnt wurden. Übergangsformen zwischen den großen Zellen und dem feinkörnigen Epithel finden sich reichlich in dem Lufttrichter. Da diese Zellenschläuche in den Septen häufig aus einem kleinzelligen Wandbelag und aus großen centralen Zellen bestehen, welch' letztere von Korotneff übersehen wurden, so erklärt sich seine Angabe, daß sie gefäßartige Räume repräsentiren.

(Schluß folgt.)

#### 4. Über eine in der Harnblase von *Salamandra maculosa* gefundene Larve derselben Species.

Von Dr. C. Zelinka, Privatdocenten an der Universität Graz.

eingeg. 8. August 1887.

Im Frühjahr 1886 fand ich bei der Section eines weiblichen Exemplares von *Salamandra maculosa*, welches mittels Chloroform getödtet worden war, in der Harnblase eine lebende Larve derselben Art. Die herzförmige Harnblase war prall gefüllt, groß und hatte einen Längendurchmesser von  $3\frac{1}{2}$  cm, und eine Breite von 4 cm. Außer dem bei Amphibien bekannten Blutgefäßreichthum der Blase fiel der Blasenhalshals durch seine entzündete rothe Farbe auf, welche durch zahlreiche radiär verlaufende und stark entwickelte Gefäße bewirkt wurde. Die Blase war unverletzt, wie ihr stark gefüllter Zustand bewies.

Die Ovarien waren groß, traubig, also sehr entwickelt, es fehlten aber in den Oviducten sowohl Eier wie Embryonen; auch in dem undurchsichtigen Uterus waren keine Eier und keine Embryonen zu finden, sondern dieser Theil des Oviductes zeigte sich, ohne die charakteristische Erweiterung zu besitzen, nur wenig dicker als dessen obere Partie. Das secirte Thier war schon mehr als acht Tage in Gefangenschaft gehalten worden, in welcher Zeit ein Absetzen von Embryonen nicht stattgefunden hatte.

## II. Wissenschaftliche Mittheilungen.

### 1. Über die Lymphherzen bei *Triton taeniatus*.

Von N. Weliky in St. Petersburg.

eingeg. 6. Juli 1887<sup>1</sup>.

In Anschluß an meine früheren Untersuchungen über die Lymphherzen bei verschiedenen Thierarten muß ich zufügen, daß es mir jetzt gelungen ist, die Vielzähligkeit der Lymphherzen auch bei *Triton taeniatus* aufzuweisen. Die Herzen lagern beim *Triton* ganz eben so wie bei Salamandern und Axolotln, dem *Suleus lateralis* entlang, in den Bindegewebsschichten der Rippenmuskeln in Form einzelner Bläschen eine Längsreihe bildend, die auf der Höhe der Cloakenöffnung ihren Anfang nimmt und sich bis zu den vorderen Extremitäten erstreckt. — Jedes einzelne dieser Herzen steht mit der Seitenvene in Verbindung. Das Pulsiren derselben läßt sich leicht auch durch die unversehrte Hautschicht beobachten, nur muß das Thier entkopft werden, damit die herz lähmende Einwirkung der Centra aufgehoben sei. Schlitzt man die Haut vorsichtig auf und schneidet man einen Seitenmuskelstreifen Herzenreihe und Seitenvene einschließend, aus, so läßt sich, mehrere Minuten hindurch, unterm Microscop bei 70facher Vergrößerung ein energisches, wenn auch ziemlich unregelmäßiges Pulsiren der Herzen deutlich wahrnehmen.

### 2. Zur Morphologie der Siphonophoren.

Von Carl Chun, Prof. der Zoologie, Königsberg i|Pr.

#### 1) Der Bau der Pneumatophoren.

(Schluß.)

Denkt man sich nun, daß die Septen in Wegfall kommen, während allein die zwischen ihnen sich verästelnden ectodermalen Zellenstränge übrig bleiben, so erhalten wir die merkwürdige Structur der Pneumatophore von *Rhizophysa filiformis*. Meinen früheren Angaben über dieselbe füge ich noch folgende Bemerkungen hinzu.

Die Pneumatophore der jugendlichen *Rhizophysa* besitzt einen achtstrahligen Bau, insofern von dem Lufttrichter acht ectodermale Riesenzellen von kolbenförmiger Gestalt in die Leibeshöhle zwischen der äußeren und inneren Lamelle der Pneuma-

<sup>1</sup> Durch Zufall verspätet.

tophore hereinragen. Eben so inseriren sich an der Basis des Trichters acht Riesenzellen, welche in den Anfangstheil des Stammes sich erstrecken. Zwischen diesen beiden Kränzen von je acht Zellen knospt in der Höhe des Trichters ein dritter Kranz von wiederum acht großen Zellen. Indem diese 24 Riesenzellen, deren Kerne nach der Tinction mit bloßem Auge deutlich wahrnehmbar sind, sich theilen, so entsteht allmählich das wurzelähnliche Zellpolster, welches durchaus den eben erwähnten ectodermalen Zellsträngen von *Stephanomia* und *Physophora* homolog ist. Die Kerne dieser Riesenzellen sind oval oder keilförmig gestaltet; die eine Breitseite färbt sich intensiv, da hier ein fein granulirtes Plasma gelegen ist, welches durch den nicht färbbaren Kernsaft pseudopodienartig sich verästelnde und anastomosirende Fäden von Kernsubstanz entsendet.

Die mit entodermalem flimmerndem Plattenepithel überzogenen Riesenzellen gehen in die mehrschichtige Wand des Lufttrichters über, indem allmählich die Zellen von der Peripherie nach dem Lumen des Trichters zu an Größe abnehmen. Frühzeitig schiebt sich das secundäre Ectoderm über den relativ schwächtigen Chitinring weg und tapeziert bei jungen Thieren das untere Drittel, bei älteren volle zwei Drittel der Luftflasche aus. Die ungemein fein granulirten Zellen liegen meist in mehrschichtiger Lage polyedrisch sich pressend über einander; oft lassen sie Lücken zwischen sich oder überbrücken sie größere Hohlräume.

Das rothbraune Pigment, welches am oberen Pole der Pneumatophore auftritt, wird eben so, wie bei allen übrigen Physophoriden von den Entodermzellen das Luftsackes gebildet. Obwohl in der Umgebung des Luftporus die Stützlamellen der inneren und äußeren Pneumatophorenwand verschmelzen, so dringen doch die entodermalen Pigmentzellen strahlenförmig in dieselbe bis in die Nähe des Porus vor.

---

Was nun die physiologische Bedeutung der einzelnen in den Pneumatophoren auftretenden Zellschichten anbelangt, so ist unzweifelhaft die dem Lumen des Lufttrichters zugekehrte feinkörnige ectodermale Zellenlage und die von mir als »secundäres Ectoderm« bezeichnete Auskleidung der Luftflasche dazu bestimmt, die Luft zu secerniren. Das secundäre Ectoderm gewinnt eine um so mächtigere Ausbreitung, je ansehnlicher die Pneumatophore heranwächst.

Während es bei den mit kleiner Pneumatophore ausgestatteten Physophoriden nur das untere Drittel der Luftflasche auskleidet, erfüllt es in der großen Luftflasche von *Rhizophysa* zwei Drittel des Innenraumes. In der mächtigen Pneumatophore der *Physalia*, über



deren Entwicklung ich noch berichten werde, breitet es sich sogar zu einer handbreiten Scheibe aus, die merkwürdigerweise bisher von allen Beobachtern übersehen wurde.

Eine Aufnahme der Luft von außen ist nur den Velleen und Porpiten vermittels ihrer zahlreichen Luftporen ermöglicht. Ihnen fehlt das secundäre Ectoderm und der Lufttrichter; ihre gekammerte Pneumatophore ist völlig von dicker Chitinlage ausgekleidet und selbst die wurzelförmigen Zellstränge, welche den oben erwähnten Ectodermsträngen von *Physophora* und *Rhizophysa* homolog sind, besitzen einen mit Chitin ausgekleideten, mit Luft erfüllten Hohlraum. Bekanntlich umspinnen sie, in Structur und physiologischem Werthe den Tracheen der luftathmenden Arthropoden vergleichbar, die Basis des centralen und der kleinen peripheren Polypen.

Obwohl *Rhizophysa* und *Physalia* einen Luftporus besitzen, so dient dieser nur dem Austritt der secernirten Luft, nicht aber der Einfuhr von Luft. Durch einen kräftigen Sphincter kann er geschlossen werden und der Luft den Austritt verwehren. Eine Einfuhr von Luft würde, da die Pneumatophore wegen der schwachen Ausbildung der chitinen Luftflasche (*Rhizophysa*) oder wegen des Mangels einer solchen (*Physalia*) collabirt, einen Schluckact mit entsprechendem complicirtem Mechanismus voraussetzen.

Was nun die von dem Lufttrichter ausgehenden ectodermalen Zellstränge anbelangt, so ist zunächst zu berücksichtigen, daß sie in ihrer Structur von den übrigen die Luft secernirenden ectodermalen Zellenlagen sich unterscheiden. Ihnen fehlt das fein granulirte, für Drüsenzellen charakteristische Plasma; sie sind vacuolisirt und gleichen Pflanzenparenchymzellen. Offenbar kommt ihnen, wie ich das früherhin schon betonte, eine mechanische Bedeutung zu, insofern sie elastische Apparate repräsentiren, die zur Verdickung der Septenwände beitragen, oder, wie bei *Rhizophysa*, als Puffer zwischen die beiden Wandungen der Pneumatophore eingeschaltet sind.

Bei dem energischen Druck, der bei Contraction der Musculatur auf die Pneumatophore ausgeübt wird und bei den raschen Contractionen des Stammes, verhüten sie eine Sprengung des Luftsackes.

Es erübrigt zum Schlusse noch einige Worte über die morphologische Bedeutung der Pneumatophore hinzuzufügen. Daß sie einen medusoiden Anhang des Siphonophorenstockes repräsentirt, wurde schon oben hervorgehoben und bedarf keiner weiteren Begründung. Allerdings treten manche Structurverhältnisse hervor, welche den Medusen und medusoiden Anhängen in Form von Schwimm-

glocken und Gonophoren fremd sind und welche als secundäre Anpassungen an die Umwandlung zu einem hydrostatischen Apparat aufzufassen sind. So kennen wir einstweilen bei Medusen keine Homologa für den Lufttrichter, die Luftflasche, das secundäre Ectoderm und die ectodermalen Zellstränge.

Den Calycophoriden fehlt bekanntlich jede Andeutung einer Pneumatophore; ihre physiologische Rolle übernimmt bei ihnen der Saft- oder Ölbehälter. Bei den Physophoriden repräsentirt sie ursprünglich einen relativ unbedeutenden Anhang, der bei *Rhizophysa*, *Physalia*, *Veella* und *Porpita* gewaltige Dimensionen erreicht und mit der Anpassung an eine passive Bewegung eine Verkürzung des Stammes und den Ausfall der Schwimmglocken bedingt.

Es fragt sich nun, ob die Pneumatophore als charakteristische Auszeichnung der höheren Siphonophoren einen selbständigen Erwerb derselben repräsentirt oder ob bei den Calycophoriden ein medusoider Anhang als Homologon der Pneumatophore auftritt. Bei den nahen Beziehungen, welche zwischen den Polyphyiden (wie ich die mit mehr als zwei Schwimmglocken ausgestatteten Calycophoriden bezeichne) und den einfacheren Physophoriden obwalten, dürfte es sich immerhin der Mühe verlohnen, einen der Pneumatophore homologen medusoiden Anhang nachzuweisen.

Was die postembryonale Entwicklung der Calycophoriden anbelangt, so haben meine Beobachtungen gezeigt, daß wahrscheinlich bei sämtlichen Calycophoriden den definitiven Schwimmglocken eine heteromorphe primäre Glocke vorausgeht, die abgestoßen wird, nachdem die definitiven Glocken knospten. Wie ich in einer soeben erscheinenden Abhandlung<sup>8</sup> darlege, so tritt auch bei den in größeren Tiefen lebenden Larven des *Hippopodius* eine monophyesähnliche primäre Schwimmglocke auf, die abgestoßen wird, nachdem die völlig heteromorphen, pferdehufähnlichen definitiven Glocken geknospt wurden. Ohne an dieser Stelle auf die nahen Beziehungen einzugehen, welche zwischen *Hippopodius* und den einfacheren Physophoriden obwalten, so glaube ich doch besonderen Nachdruck darauf legen zu dürfen, daß nun auch für die Polyphyiden ein heteromorpher medusoider Anhang nachgewiesen wurde.

Diese heteromorphe primäre Schwimmglocke der Calycophoriden ist homolog der Pneumatophore der Physophoriden. Mit anderen Worten: Sämtliche Siphonophoren besitzen am Anfang des Stammes einen heteromorphen

<sup>8</sup> Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Cassel, Th. Fischer, 1887. p. 14—15.

medusoiden Anhang, der bei den Calycophoriden zu einer Schwimmglocke mit Ölbehälter sich ausbildet und späterhin abgeworfen wird, während er bei den übrigen Siphonophoren in Form einer Pneumatophore persistirt.

An dem Embryonalleib der Siphonophoren bildet sich als erste medusoide Knospe mit dem charakteristischen Knospenkern entweder die primäre heteromorphe Schwimmglocke oder die Pneumatophore aus. Der Embryo eines Calycophoriden gestattet einen directen Vergleich mit jenem der Physophoriden.

Wenn wir davon absehen, daß bei manchen Embryonen der Physophoriden primäre heteromorphe Deckstücke auftreten, die später abgeworfen werden, so zeigen die am einfachsten gebauten Embryonen der Physophoriden, z. B. jene von *Halistemma* (*Stephanomia*) *pictum*, genau wie die Embryonen der Calycophoriden drei Anhänge: einen Magenpolypen, eine Fangadenknospe und eine medusoide Knospe. Ob letztere sich zu einer Schwimmglocke (Calycophoriden) oder zu einer Pneumatophore (Physophoriden) entwickelt, ist auf den ersten Stadien nicht zu entscheiden. Ihre durch Anpassung an differente Leistungen späterhin sich ergebenden Eigenthümlichkeiten in dem Bau können uns nicht hindern, die sowohl bei den Embryonen der Calycophoriden wie bei jenen der Physophoriden auftretenden primären medusoiden Anhänge als homologe aufzufassen.

### 3. Über Bildung von Richtungskörpern bei Isopoden.

Von G. Leichmann, Königsberg i|Pr.

eingeg. 8. August 1887.

Im Anschluß an die in neuester Zeit vielfach veröffentlichten Beobachtungen über die Reifungserscheinungen des Arthropodeneies erlaube ich mir, die vorläufige Mittheilung zu machen, daß es mir bei Gelegenheit einer Untersuchung über die Bildung und Reifung der Geschlechtsproducte bei Isopoden gelungen ist, an den Eiern von *Asellus aquaticus* auf Schnitten die Bildung einer Richtungsspindel und Abschnürung zweier Richtungskörper zu beobachten. Da wir, abgesehen von den unsicheren Angaben von Henneguy und Hoek, lediglich durch die Beobachtungen von Grobben an den durchsichtigen und dotterarmen Eiern von *Cetochilus septentrionalis* und von Weismann an jenen der Daphniden und Ostracoden sichere Beispiele von Richtungskörperbildung unter Crustaceen besitzen, so dürfte es von Interesse sein, hierdurch den Nachweis geführt zu haben, daß auch an dem dotterreichen Ei eines Malacostraken der Reifungsvorgang in derselben Weise verläuft, wie es früher für zahlreiche andere Thier-

### 1) The construction of the pneumatophores.

The more recent investigations into the structure of the pneumatophores show, on the one hand, that they are more complex than was previously assumed, while, on the other hand, they show with evidence that the pneumatophores represent a modified medusa. The latter view is based not only on the development but also on the definitive shape of the pneumatophores. As Metschnikoff<sup>1</sup> first showed, and as I can certainly confirm from my own investigations, the formation of the pneumatophores is caused by an ectoderm invagination which drives the underlying endoderm before it. That this originally solid, later hollowing out invagination corresponds to the bud core of the medusa system, is already emphasized by Leuckart<sup>2</sup> quite in contrast to Metschnikoff, who sees in the pneumatophore a medusa with an inverted umbrella. Since the nucleus of the bud forms the subumbrella of the medusa, the inner cavity of the subumbrellar cavity filled with air would be homologous: a comparison, the. Claus<sup>3</sup> extended it to the effect that the canals, delimited in some siphonophores by septa between the outer and inner walls of the pneumatophores, correspond to the radial canals of the medusa.

To complete the comparison, it should be mentioned that the delimitation of the *Rhizophysa* and *Physalia* at the vertex of the pneumatophore occurring opening the medusa margin and the most physophorids orbiting the vertex, not of septa delimited vascular space arise from the ring canal of the medusa.

Korotneff<sup>4</sup> has recently even attempted to attract an additional factor of comparison by making the surprising statement that basically the pneumatophore has a rudimentary stomach which is homologous to the stomach of medusa. His explanations are in strict contrast to the earlier and especially my observations<sup>5</sup>, according to which the cell position inside the pneumatophore was interpreted as an ectoderm. Quite apart from the fact that the occurrence of a stomach space is irrelevant for the tracing back of the pneumatophores to a medusoid appendage of a polymorphic animal state - but the swimming bells lack any indication of it - neither the history of development provides evidence that a breakthrough of the endoderm is after The air-filled space succeeds, and its somewhat unclear explanations are also able to convince that the interpretation is a happy one<sup>6</sup>.

In contrast to Korotneff, I must absolutely maintain my earlier statements, and in the following I allow myself to justify them and to draw attention to structural relationships which have hitherto been overlooked or incorrectly interpreted.

As is well known, the pneumatophore (air chamber) consists of two lamellae: an outer one, which represents the continuation of the trunk, and an inner one, which separates the air. For the latter I keep the designation "air bag" used by Claus, especially since it expresses the homology with the nectosac of the medusa. For the outer lamella we could choose the term »air screen« to indicate the homology with the medusa umbrella. Both lamellae consist of ectoderm and endoderm, which are separated by a support lamella (always strong in the outer air screen). Since the air sac represents an invagination of the apical end of the trunk, its inner surface is lined with ectoderm. If septa are developed between the two lamellae, the supporting lamella of the outer air screen is

---

<sup>1</sup> Studies on dev. D. Medusas and Siphonophores. Magazine f. scientific zool. 24 vol. 1874.

<sup>2</sup> Report on d. scientific achievement in d. Natural history whirling. Animals 1872-1875. Arch. F. Natural history 41. Vol. 1875. p. 458

<sup>3</sup> About *Halistemma Tergestinum*. Arb. Zool. Inst. Vienna. I. vol. P. 19.

<sup>4</sup> On the histology of the siphonophores. Message Zool. Stat. Naples. 5th vol. p. 269-276.

<sup>5</sup> The tissues of the siphonophores. Zool. Number 1882. No. 117.

<sup>6</sup> To give only one example, it should be mentioned that Korotneff shows the lining of the gastrovascular space in the vicinity of the air bubble in FIGS. 91 and 92 referred to as ectoderm!

connected to that of the inner airbag through the supporting lamella formed between the two endoderm layers of a septum. The septa gradually protrude into the upper trunk section.

In all species, a constriction occurs on the lower pole of the air sac (facing the trunk), by which a funnel-shaped or hemispherical section is delimited. I refer to this important part of the air sac as the "air funnel." I call the entrance to the same marked by the constriction "Trichterpfortei". The air bubble contained in the air sac therefore reveals a second healing [?] in the larger species, which is already visible to the naked eye; the upper, larger portion of the bladder is in the air sac, the lower, smaller portion is in the air funnel.

The inner layer of ectoderm, lining the air sac, develops into a squamous epithelium early on and already deposits a delicate chitin lamella on the embryo, which Claus calls "air bottle." At the funnel gate the secretion of the chitin takes place so actively that here a formal one chitin ring appears as the basal part of the air bottle constricting the funnel port. A chitin lamella is never deposited in the air funnel; the chitin air bottle thus ends with the chitin ring. In *Rhizophysa*, in addition to this wide gaping opening of the bottle facing the trunk, there is a second, smaller opening at the upper pole, there here the air space communicates with the outside world through a pore.

The ectodermal lining of the air funnel is always multilayered. The cells delimiting the air space are small and filled with a finely granulated plasma; in living animals this position of cells has a characteristic greenish-yellow tinge. The underlying vacuolated ectoderm cells gradually increase in size and, resembling plant parenchyma, are polyhedral. The endoderm cells delimiting the funnel towards the body cavity are cylindrical in shape in almost all species. Since there is no chitin layer in the funnel, it is easy for the cell cushion to tear when the pressure on the air sac is strong. This explains the erroneous statements made by some earlier observers about free communication between the air bottle and the cavity of the trunk.

In addition, the structure of the air funnel presents manifold deviations which are very characteristic of the individual species. I describe its structure as it results from longitudinal and transverse sections<sup>7</sup> of some typical physophores.

Its construction is easiest in *Apolemia uvaria*. As is well known, it lacks the septa, and the air sac hangs freely in the body cavity.

The endoderm covering of the funnel and the lowest part of the air sac consists of long endoderm cells, sometimes radiating in groups in a fan shape, the free rounded tops of which are filled with fine-grained plasma. The ectoderm cells of the funnel, separated by a delicate support lamella, form a thick, multilayered cushion. The cells gradually increase in size as the supporting lamellae, but here and there larger ectoderm cells are also stuck between the superficial, finely granulated cells.

A part of this ectoderm pad begins to advance secondary over the chitin ring even in young animals, and in the adult specimens it forms a multilayered layer of cells which, gradually flattening out, lines the lower quarter of the air bottle. Korotneff interpreted this ectoderm, which pushes itself away by the chitin ring, lines the lower part of the air bottle and separates the air, as a rudimentary stomach. I need not particularly emphasize that the interpretation is wrong; the secondary ectoderm is not separated by a supporting lamella from the ectoderm cushion of the air funnel, but just as gradually merges into the same as, on the other hand, the latter gradually passes beneath the chitin ring into the ectodermal squamous epithelium.

---

<sup>7</sup> The usual embedding in paraffin usually causes such shrinkage that distorted images arise. The embedding in alcohol soap, which is unfortunately almost completely out of use, is far gentler. Part of Korotneff's erroneous statements are due to the changes that occur during paraffin embedding, but another part is also due to the fact that he bases the description on individual cross-sections without checking longitudinal sections. If he, for example, describes the air bottle of the *Forskalia* as noticeably thick-walled in comparison with that of *Halistemma*, this information is due to the fact that the cross-section shown happened straight through the chitin ring.



By briefly mentioning that the multi-layered secondary ectoderm in the genera *Forskalia* and *Agalma* is developed in a similar way as in *Apolemia*, I will describe in more detail the structure of the air funnel in *Stephanomia picta* (= *Halistemma Tergestinum* Claus). Only in the case of the embryos does the funnel have a cavity communicating with the air bottle through the funnel port. In the adult animal, the latter is filled with large, sap-rich ectoderm cells which flatten one another in a polyhedral manner or protrude into the air sac in the shape of a piston over the chitin ring. The remaining fine-grained small ectoderm cells, which, as a superficial coating of the large cells, cover the lower quarter of the air bottle, stand out fairly sharply. Yet another peculiarity distinguishes *Stephanomia*. In the living animal it is already noticeable that the septa at the level of the air funnel are bulged up like a bulb. Claus states that there are eight septa, while I find seven in the specimen broken down into cross-sections. The number of septa seems to fluctuate, similar to that of the previously mentioned genera. The above-mentioned swelling at the base of the septa is caused by the fact that the large ectoderm cells of the air funnel penetrate between the endoderm cells and form a solid cell plug, which is separated from the cylindrical endoderm cells by the supporting lamella.

The structural relationships just mentioned offer the key to understanding the peculiar and hitherto incorrectly judged structure of the pneumatophores of *Physophora hydrostatica*.

The number of septa varies, but the basic number eight seems to be the dominant one. As Claus and Korotneff approach, the septa produce a secondary system of ramified vessels which, according to Korotneff, also branch out in the so-called stomach. These supposed "septum canals" represent ramified, solid cell tubes which, formed from the air funnel, penetrate between the septa and between the fine-grained secondary ectoderm cells in the lower quarter of the air bottle. They are entirely homologous to the cell tubes just mentioned by *Stephanomia*. Transitional forms between the large cells and the fine-grained epithelium are abundantly found in the air funnel. Since these cell tubes in the septa often consist of a small-cell wall covering and large central cells, which the latter were overlooked by Korotneff, this explains his statement that they represent vessel-like spaces.

(continued p. 529)

If one now thinks that the septa cease to exist, while only the ectodermal cell cords branching out between them remain, we obtain the remarkable structure of the pneumatophores of *Rhizophysa filiformis*. I add the following remarks to my earlier statements about it.

The pneumatophore of the juvenile *Rhizophysa* has an eight-rayed structure, in so far as eight ectodermal ligament cells of piston-shaped shape protrude from the air funnel into the body cavity between the outer and inner lamella of the pneumatophores. In the same way there are inserted at the base of the funnel eight cells which extend into the initial part of the trunk. Between these two rings of eight cells each buds at the height of the funnel a third ring of eight large cells. As these 24 egg cells, the nuclei of which are clearly perceptible to the naked eye after staining, gradually become disfigured the cell cushion of the roots, which is entirely homologous to the ectodermal cell cords of *Stephanomia* and *Physophora* just mentioned. The nuclei of these giant cells are oval or wedge-shaped; one broad side is coloured intensely, since there is a finely granulated plasma which, through the non-stainable nuclear juice, sends out threads of nuclear substance that branch out in a pseudopodia-like manner and form anastomoses.

The gravel cells, which are coated with endodermal, ciliated squamous epithelium, merge into the multilayered wall of the air funnel, as the cells gradually decrease in size from the periphery to the lumen of the funnel. The secondary ectoderm pushes itself away early over the relatively thin chitin ring and paper the lower third of the air bottle in young animals, and full two thirds of the air bottle in older animals. The extremely finely granulated cells lie mostly in a multilayered layer, pressing one another in a polyhedral manner; they often leave gaps between them or bridge larger cavities.

---

With regard to the physiological significance of the individual cell layers occurring in the pneumatophores, the fine-grained ectodermal cell layer facing the lumen of the air funnel and the lining of the air bottle, which I have termed "secondary ectoderm", are undoubtedly intended to secrete the air. The secondary ectoderm spreads all the more powerful, the more handsome the pneumatophore grows.

While in the physophores equipped with small pneumatophores it only lines the lower third of the air bottle, in the large air bottle of *Rhizophysa* it fills two thirds of the interior space. In the mighty pneumatophore of the *Physalia*, about the development of which I will report, it even spreads into a hand-width wedge, which, strangely enough, has so far been overlooked by all observers.

Air intake from the outside is only possible for the *Velella* and *Porpita* through their numerous air pores. They lack the secondary ectoderm and air funnel; their hammered pneumatophores are completely lined with a thick layer of chitin and even the root-shaped cell cords, which are homologous to the above-mentioned ectoderm cords of *Physophora* and *Rhizophysa*, have a cavity lined with chitin and filled with air. As is well known, they spin around the base of the central and small peripheral polyps, comparable in structure and physiological value to the tracheas of the air-breathing arthropods.

Although *Rhizophysa* and *Physalia* have an air pore, this serves only for the exit of the secreted air, but not for the introduction of air. It can be closed by a powerful sphincter and prevent air from escaping. An import of air, since the pneumatophores collapse because of the weak development of the chitinous air bottle (*Rhizophysa*) or because of the lack of such a bottle (*Physalia*), presupposes a swallowing act with a correspondingly complex mechanism. As for the ectodermal cell cords emanating from the air funnel, it must first be taken into account that they differ in their structure from the other ectodermal cell layers which secrete the air. They lack the finely granulated plasma characteristic of glandular cells; they are vacuolated and resemble plant parenchymal cells. Apparently it comes to them, I will sooner already emphasized that they are of mechanical importance insofar as they represent elastic apparatuses which contribute to the thickening of the septum walls, or, as in the *Rhizophysa*, are inserted as a buffer between the two walls of the pneumatophores.

With the energetic pressure exerted on the pneumatophores when the muscles contract, and with the rapid contractions of the trunk, they prevent the air sac from bursting.

The red-brown pigment which appears at the upper pole of the pneumatophore is formed by the endoderm cells of the air sac, as in all other physophores. Although the supporting lamellae of the inner and outer walls of the pneumatophores merge in the vicinity of the air pore, the endodermal pigment cells radiate into the same up to the vicinity of the pore.

----

In conclusion, there is no need to add a few words about the morphological significance of the pneumatophores. That it represents a medusoid appendage of the siphonophore stock has already been emphasized above and needs no further explanation. To be sure, certain structural relationships emerge which are alien to the medusas and medusoid appendages in the form of swimming gaps and gonophores, and which are to be understood as secondary adaptations to the transformation into a hydrostatic apparatus. For the time being we do not know any homologues for the air funnel, the air bottle, the secondary ectoderm and the ectodermal cell cords in medusa.

As is well known, the calycophorids lack any hint of a pneumatophore; their physiological role is played by the juice or oil container. In the physophores it originally represented a relatively insignificant appendage, which in *Rhizophysa*, *Physalia*, *Velella*, and *Porpita* reached enormous

dimensions and, when adapted to passive movement, caused a shortening of the trunk and the loss of the swimming bells.

The question now arises whether the pneumatophore, as a characteristic feature of the higher siphonophores, represents an independent acquisition of the same, or whether in the calyphorids a medusoid appendage appears as a homologue of the pneumatophores. Given the close relationships that prevail between the polyphyids (as I call the calyphorids equipped with more than two swimming bells) and the over simplified physophorids, it should at least be worth the effort to detect a medusoid appendage homologous to the pneumatophores.

As regards the postembryonic development of the calyphorids, my observations have shown that in all calyphorids the definitive swimming bells are probably preceded by a heteromorphic primary bell, which is repelled after the definitive bells have budded. As I have just explained in a paper<sup>8</sup> that has just appeared, a *Monophyes*-like primary swimming bell also occurs in the larvae of *Hippopodius*, which live at greater depths, which is repelled after the completely heteromorphic, horse-hoof-like definitive bells have been budded. Without going into the close relationships that prevail between *Hippopodius* and the simpler physophores, I believe I may place particular emphasis on the fact that a heteromorphic medusoid appendage has now been demonstrated for the polyphyids as well.

This heteromorphic primary swimming bell of the calyphorids is homologous to the pneumatophores of the physophorids. In other words, all siphonophores have a heteromorphic medusoid appendage at the beginning of the trunk, which in the calyphorids forms a floating bell with an oil container and is later thrown off, while in the other siphonophores it persists in the form of a pneumatophore.

On the embryonic body of the siphonophores, either the primary heteromorphic swimming bell or the pneumatophores are formed as the first medusoid bud with the characteristic bud nucleus. The embryo of a calyphorid permits a direct comparison with that of the physophorid. If we disregard the fact that in some embryos of the physophorids there are primary heteromorphic bracts which are later thrown off, then the most simply constructed embryos of the physophorids, e.g. those of *Halistemma* [*Stephanomia*] *pictum*, just like the embryos of the calyphorids, three appendages: a gastric polyp, a tentacle bud and a medusoid bud. Whether the latter will develop into a swimming bell (calyphorids) or a pneumatophore (physophorids) cannot be decided at the first stage. Their peculiarities in the structure, which later result from adaptation to different performances, cannot prevent us from considering the primary medusoid appendages occurring in both the embryos of the calyphorids and those of the physophorids as homologous,

---

<sup>8</sup> The pelagic fauna at greater depths of the sea and its relationship to surface fauna. Cassel, Th. Fischer, 1887. p. 14-15.