

Über die Selbstverstümmelung der Siphonophoren.

Von DR. THEODOR SCHAEPPI, ZÜRICH.

Im 12. Bande der „Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“ hat E. Rigggenbach die als Autotomie oder Selbstverstümmelung bezeichnete Erscheinung, daß manche Tiere die Fähigkeit besitzen, auf gewisse Reize hin oder scheinbar spontan „eine bestimmte Masse lebendiger Körpersubstanz bzw. ein Organ oder einen Körperteil vom Körper abzutrennen“ (Rigggenbach) eingehend monographisch bearbeitet. Da er hiebei der Autotomie der Siphonophoren keiner Erwähnung tat, so will ich an dieser Stelle über die Beobachtungen referieren, die ich seinerzeit in Neapel und Messina bezüglich dieser eigenartlichen Lebenstätigkeit bei den Siphonophoren gemacht habe.

Betrachten wir zuerst die

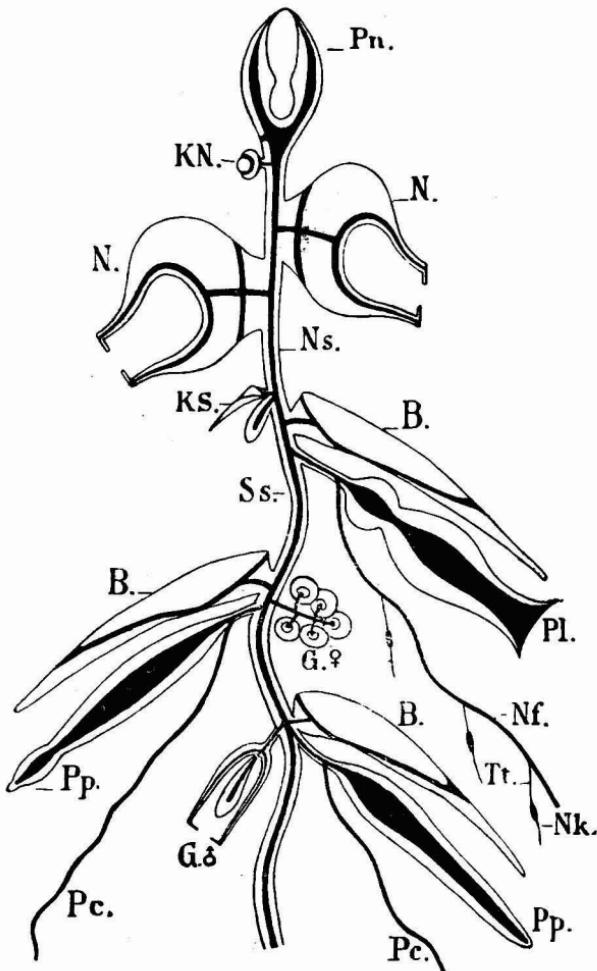
Formen der Selbstverstümmelung.

Zunächst muß ich bemerken, daß die Mehrzahl der nachbenannten Vorgänge nur mit dem Vorbehalte dem Begriffe der Autotomie subsummiert werden darf, daß die von Rigggenbach und den übrigen Autoren bezüglich dieser Erscheinung gegebene Definition eine Erweiterung erfährt. Es ist daher wohl möglich, daß Rigggenbach absichtlich nicht auf die im Folgenden erwähnten Lebensvorgänge eingegangen ist. Um indessen lästige Wiederholungen zu vermeiden, ziehe ich es vor, vorerst die betreffenden Erscheinungen zu beschreiben und erst hernach zu untersuchen, ob wir es hiebei wirklich mit Funk-

tionen zu tun haben, die dem Begriffe der Autotomie untergeordnet werden dürfen.

Um mit jener Form der Selbstverstümmelung zu beginnen, die nicht nur den Siphonophoren allein, sondern vielmehr fast allen Coelenteraten eigen ist, und die denn auch Riggenbach a. a. O. erwähnt, wenden wir uns zunächst der Abstoßung der Nesselzellen (Cnidoblasten) zu, jener fast allen Coelenteraten eigentümlichen Zellgebilde, die, so verschieden sie im einzelnen auch sein mögen, durch die Ausbildung einer fast den ganzen Zelleib einnehmenden Kapsel, der sogenannten Nesselkapsel, charakterisiert sind, in deren Innerem ein langer Faden sich entwickelt, der bei Reizung der Nesselzelle explosionsartig aus der Kapsel herausgeschnellt wird, wobei die im Innern der Kapsel befindliche Flüssigkeit sich aus dem Faden entleert. Da diese Flüssigkeit für kleine Meertiere (Krebse u. dgl.) giftig, für größere zum mindesten schmerhaft ist, so erhellt daraus die Bedeutung der Nesselzellen als Angriffs- und Verteidigungswaffen. Dabei spielt sich die Entladung in zwei verschiedenen Modifikationen ab: entweder findet bei Reizung der Nesselzellen einfache Auswerfung des Nesselfadens statt; dies ist z. B. fast stets der Fall bei den kleinen Cnidoblasten an der Exumbrella der Schwimmglocken der Siphonophoren, oder aber — und dies ist durchaus der häufigere Fall — zugleich mit der explosiven Entladung der Nesselkapsel wird diese letztere selbst durch Kontraktionen des Zelleibes nach Art eines Geschosses aus der Nesselzelle herausgeschleudert und ihrem Bestimmungsort entgegengeworfen. Oft erfolgt dieser Akt so vehement, daß außer der Kapsel und im Zusammenhang mit derselben noch Bruchstücke des Zelleibes mit oder ohne den Kern mit herausgeschleudert werden. Es ist klar, daß nur bei diesem zweiten Modus der Entladung von einer Selbstverstümmelung gesprochen werden kann, indem nur hiebei ein Verlust, eine Verstümmelung für den Siphonophorenorganismus resultiert. Das abgeworfene Objekt, oder das Amputat, um mit Riggenbach zu sprechen, ist also im vorliegenden Falle ein bloßer Zellteil; wir können daher diesen Vorgang zelluläre Autotomie nennen.

Nun sind es gerade die Siphonophoren, bei denen die Nesselzellen ihre vollendetste Ausbildung erfahren und zu ganzen Nesselbatterien vereinigt den Hauptbestandteil der soge-



Ns = Nektosom (Schwimmzone); Ss = Siphosom (Nährzone); KN = Knospungszone des Nektosoms; KS = Knospungszone des Siphosoms; N = Nektophorm (Schwimmglocken); B = Brakteen (Deckstücke); Pl = Polypen (Magenschläuche); Pp = Palponen (Taster); Nf = Tentakeln (Fangfäden) mit Tt = Tentillen (Nebenfangfäden) und Nk = Nesselknöpfen; Pc = Palpaken (Tastfäden); G ♀ u. G ♂ = weibliche und männliche Gonophoren (Geschlechtspersonen); Pn = Pneumatoaphore (Luftglocke).

nannten Nesselknöpfe bilden, welche die Enden der am Grunde der Magenschläuche (Polypen) entspringenden Fangfäden schmücken (s. Fig.). Es ist nun eine bekannte Tatsache, daß diese Nesselknöpfe, während sie einerseits dazu dienen, kleine zur Nahrung dienende Tiere (Krebse u. dgl.) festzuhalten und abzutöten, wonach die Beute durch Kontraktion der Fangfäden in den Bereich der Polypen gebracht wird, anderseits sogleich amputiert werden, falls ein größeres Tier, das nicht zur Nahrung dient, sich in dieselben verwickelt hat. Oft reißt dabei nicht nur der Nesselknopf selbst ab, sondern es wird auch noch ein kleineres oder größeres Stück des Nebenfangfadens (Tentillums) (s. Fig.) oder selbst des Fangfadens mit abgeschnürt. Da das Amputat in diesem Falle ein ganzes Organ (Nesselknopf) repräsentiert, so können wir hiebei im Gegensatze zur zellulären, von einer organellen Autotomie sprechen.

Eine viel häufigere und auffallendere Erscheinung indessen als die Abschnürung der Nesselknöpfe ist die teils schon auf geringe äußere Reize hin, teils scheinbar spontan (auf innere Reize s. u.) erfolgende Lostrennung der polypoiden und medusoiden Anhänge, der Schwimmunglocken, Genitalglocken, Deckstücke, Polypen, Palponen etc. vom Siphonophorenstamm (s. Fig.). Es ist dieser Vorgang jedem, der sich mit dem Studium und der Beobachtung der Siphonophoren beschäftigt hat, eine wohlbekannte und auch recht unangenehm bekannte Erscheinung; ist sie es doch gerade, die der Konservierung der Siphonophoren die allergrößte Schwierigkeit entgegenseetzt. Bringen wir nämlich eine Siphonophore, beispielsweise eine Forskalide in ein Gefäß mit einer der gebräuchlichen zur Konservierung dienenden Flüssigkeiten, wie Alkohol, konz. Sublimatlösung, Chromessigsäure u. dgl., so sehen wir zu unserem Erstaunen, daß dieser zierliche Organismus fast momentan in seine einzelnen Teile zerfällt, so daß an seiner Stelle ein Haufen von Schwimmunglocken, Deckstücken, Polypen, Palponen und ein völlig kontrahierter von allen Anhängen entblößter Stamm den Boden des Gefäßes bedeckt. Es war dem vortrefflichen Konservator der zool. Station in Neapel, Lo Bianco, vorbehalten, eine Me-

thode ausfindig zu machen, die diese Selbstverstümmelung des Siphonophorenorganismus verhindert und gestattet, dieselben in toto zu konservieren. Wir werden weiter unten darauf zurückkommen und wenden uns nun zunächst der näheren Betrachtung der Amputation der Stammahänge zu.

Da bemerken wir fürs erste, daß bei allen Siphonophoren ohne Ausnahme die Polypen und Fangfäden hinsichtlich ihrer Amputation eine Ausnahmestellung einnehmen; während nämlich alle übrigen Anhänge (Schwimmglocken, Deckstücke, Palponen und Gonophoren) einzeln vom Stämme sich ablösen, beobachtet man, daß die Polypen stets im Zusammenhang mit den Tentakeln amputiert werden. Die Ursache dieses besonderen Verhaltens ist leicht ersichtlich: einmal entspringen die Fangfäden im Gegensatz zu den übrigen Anhängen nicht direkt vom Stämme, sondern von den Polypenstielen dicht an der Basis der Polypen, und zweitens fehlen am Grunde der Fangfäden jene überall die Amputationsstellen kennzeichnenden Einschnürungen der Stützlamelle, welche die Ablösung der Anhänge erleichtern, und die wir weiter unten des näheren kennen lernen werden.

Es ist eine jedem Beobachter sogleich in die Augen springende Tatsache, daß die einzelnen Anhänge nicht in gleicher Häufigkeit resp. mit derselben Leichtigkeit amputiert werden. Um mit den höchstentwickelten Siphonophoren, den Physonekten zu beginnen, so ist ihnen allen gemeinsam, daß die Deckstücke und Schwimmglocken häufiger und eher d. h. auf geringere Reize hin abgeschnürt werden, als die Polypen, Palponen und Gonophoren, und zwar gilt dabei als Regel, daß immer zuerst die alten Anhänge abgestoßen werden und erst später die jüngeren. So gut wie niemals kommt dagegen eine Abschnürung von ganz jugendlichen, noch ganz unentwickelten Anhängen, den Knospen der Schwimm- und Nährzone vor. Sehen wir von den Deckstücken ab, die am raschesten eliminiert werden, so amputiert im allgemeinen das Nektosom leichter als das Siphosom. Demgemäß findet man nicht selten Physonekten, welche sämtliche Schwimmglocken verloren haben.

so daß als einzige Anhänge der Schwimmzone nur noch die Pneumatophore und die Schwimmglockenknochen figurieren — dergleichen beobachtete ich bei *Physophora*, *Forskalia*, *Apolemia* und *Halistemma* —, dagegen kann ich mich nicht erinnern, das Umgekehrte je gesehen zu haben, d. h. eine vollständige Amputation der Anhänge des Siphosoms bei intaktem Nektosom. Freilich trifft man gar nicht allzu selten Agalmiden und Forskaliden an, die neben einer wohl erhaltenen Schwimmzone eine sehr reduzierte, nur wenige Polypen und Palponen tragende Nährzone besitzen; allein eine genauere Analyse zeigt, daß in diesem Falle die Reduktion der Nährzone nicht sowohl durch Ablösung der einzelnen Anhänge (Polypen, Palponen usw.) zustande gekommen, als vielmehr durch eine Abschnürung des distalen Teiles des Siphosoms *in toto* erfolgt ist; wir werden auf diese Erscheinung weiter unten zu sprechen kommen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß in der Reihenfolge, in der die Anhänge, sei es auf äußere Reize hin, sei es spontan, sich vom Siphonophorenstamm lostrennen, im großen und ganzen eine gewisse Zweckmäßigkeit waltet; oder m. a. W., daß die Autotomie der Anhänge im allgemeinen derart verläuft, daß der durch dieselbe dem Siphonophorenorganismus erwachsende Nachteil jeweilen so gering als möglich ist. Was daher für den Siphonophorenorganismus am entbehrlichsten ist, wie die Deckstücke, die gewissermaßen nur Schutzorgane sind, wird zuerst über Bord geworfen; es folgen gewöhnlich die Schwimmglocken, die Bewegungsorgane der Siphonophoren und zuletzt erst die Polypen und Palponen, die Ernährungs- und Ausscheidungsorgane dieser Tiere, mithin die wichtigsten und unentbehrlichsten Anhänge des Stammes. Damit harmoniert denn auch die oben erwähnte Tatsache, daß man hin und wieder auf freiem Meere Physonekten findet (*Agalmopsis*, *Forskalia*, *Halistemma*), die durch Selbstverstümmelung alle Schwimmglocken verloren haben, während das Siphosom mehr oder weniger intakt geblieben ist, daß dagegen der umgekehrte Fall meiner Beobachtung nach nicht stattfindet. Denn es leuchtet sofort ein, daß eine aller Nektophoren beraubte Siphonophore immer noch ein lebens-

fähiger Organismus ist, während umgekehrt eine Physonekte, die bei gut erhaltener Schwimmzone alle Anhänge der Nährzone — also damit auch alle der Ernährung dienenden Polypen — eingebüßt hätte, gar bald zugrunde gehen müßte. Des weitern scheint mir damit auch der Umstand zu harmonieren, daß die Pneumatophore, wenn überhaupt, so außerordentlich selten amputiert wird; denn eine Siphonekte, die alle Schwimmglocken amputiert hat, ist infolge ihres hydrostatischen Organs, d. i. der Pneumotophore, immer noch imstande, sich in der Schwebe zu halten und vor dem stetigen Sinken sich zu bewahren. Ich erinnere mich nur zweimal Physonekten (*Physophora* und *Halistemma*) ohne Luftglocke im Hafen von Messina gefunden zu haben, und ich kann nicht entscheiden, ob es sich hiebei um Autotomie gehandelt hat, oder ob eine Verletzung (Abbeißen durch Fische oder dgl.) vorlag. Jedenfalls habe ich nie eine Ablösung der Pneumatophore bei gefangenen Exemplaren beobachten können, während die Amputation der übrigen Stammanhänge in der Gefangenschaft jederzeit leicht zu konstatieren ist.

Nicht alle Physonekten autotomieren gleich leicht oder gleich häufig: die höchst entwickelte Form, *Physophora*, am wenigsten, häufiger die Anthemodinen (*Halistemma* und *Agalmopsis*), noch häufiger die Forskaliden und am leichtesten die niedrigste, die den Calyconecken am nächsten stehende Form, die Apolemiden.

Die Calyconecken verhalten sich in gewisser Beziehung wie die Physonekten, indem auch sie auf äußere Reize hin hauptsächlich und in erster Linie im Nektosom autotomieren. Am schönsten zeigt sich dies bei den höchst entwickelten Formen, den Polyphyiden (*Hippopodius*); wie bei den Physonekten sind es auch hier die ältesten resp. die untersten Glocken, die zuerst an die Reihe kommen. Auch für die Diphyiden gilt dieselbe Regel: Bei *Diphyes* und *Epibulium* wird bei Reizung die hintere (ältere), bei *Praya* die untere (gleichfalls ältere) Glocke amputiert, so daß das Siphosom mit der vorderen resp. jüngeren Glocke in Verbindung bleibt. Da bei *Diphyes* die Exumbrella

der hintern Glocke einen sog. Hydroecialkanal bildet, d. h. eine kanalartige Gallerthülle, in die zum Schutze das kontraktile Siphosom mit samt seinen Anhängen zurückgezogen werden kann, so kommt es nicht selten vor, daß bei Abschnürung der hintern Glocke ein größerer oder kleinerer Teil der Nährzone abgerissen wird, indem er im Hydroecialkanal stecken bleibt. Bei Abyla ist dieses Ereignis nicht Ausnahme, sondern Regel. Infolge des nach oben immer enger werdenden Hydroecialkanals der hintern, größeren Glocke bleibt hier bei Abschnürung derselben regelmäßig der ganze, von der vordern kleineren Glocke abgerissene Stamm mit samt seinen Anhängen im Hydroecialkanal stecken.

Bezüglich der Autotomie des Siphosoms weichen die Calyconeckten nicht unwesentlich von den Siphonekten ab. Während dort die Abschnürung der einzelnen Anhänge der Nährzone, der Brakteen, Polypen, Palponen etc. eine überaus häufige und jederzeit leicht zu konstatierte Erscheinung ist, gilt dies bei den Calyconeckten als Ausnahme. Am häufigsten sieht man noch die Deckstücke sich ablösen, desgleichen die Gonophoren und Spezialschwimmglocken, wo solche vorhanden sind (*Lilyopsis*, *Stephanophyes* u. a.), selten erfolgt dagegen eine Amputation der Polypen. Um so häufiger kommt hier ein anderer Modus der Autotomie vor, den wir schon oben berührt haben, nämlich die Abschnürung kleinerer oder größerer Stammabschnitte mit samt der daran haftenden Anhänge vom Hinterende des Siphosoms. Bekanntlich sind bei den Calyconeckten die Anhänge der Nährzone zu Gruppen, den von E. Haeckel benannten „Cormidiën“, vereinigt, die in regelmäßigen Abständen am Stämme angeordnet sind, so daß zwischen je zwei benachbarten Cormidiën ein von Anhängen freier Stammabschnitt, ein sog. Internodium sich erstreckt. Nicht selten sind die Trennungsstellen der Internodien resp. die Ansatzstellen der Cormidiën durch ringförmige Einschnürungen des Stammes gekennzeichnet, so daß das ganze Siphosom derart auffallend gegliedert ist, „daß die ebenmäßige und durchgreifende Metamerenbildung derjenigen der Gliedertiere nichts nachgibt“ (E.

Häckel, Syst. d. Siphonoph.). Die Cormidien sind im einfachsten Falle zusammengesetzt aus einem Polypen mit zugehörigem Tentakel und einer oder mehreren Gonophoren (*Hippopodius*), meist kommt hiezu noch ein Deckstück (*Praya*, *Diphyes*, *Abyla*), seltener außer dem Deckstück noch eine Spezial-Schwimmglocke (*Diphyopsis*, *Lilyopsis*). Der eben erwähnte Modus der Autotomie des Siphosoms besteht nun bei den Calyconeekten darin, daß diese Cormidien entweder einzeln oder zu mehreren vom Hinterende des Stammes sich ablösen. Der erstere Fall ist allgemein bekannt unter dem Namen der Eudoxien- oder Ersäenbildung. Bei vielen Calyconeekten (*Praya*, *Diphyes*, *Abyla*) werden nämlich die Cormidien regelmäßig sukzessive vom Hinterende des Stammes abgeworfen zu einer Zeit, wo ihre Gonophoren noch nicht geschlechtsreif sind; erst nachträglich erlangen dieselben als frei im Meere herumschwimmende selbständige Organismen, als sog. Eudoxien (bestehend aus Polyp mit Fangfaden, Deckstück und Gonophore) oder Ersäen (bestehend aus Polyp mit Fangfaden, Deckstück, Gonophore und Spezialschwimmglocke) ihre Geschlechtsreife, wonach aus ihren befruchteten Eiern wiederum die entsprechenden Calyconeekten sich entwickeln.

Weniger bekannt und auch viel weniger häufig ist der zweite Fall, nämlich die Lostrennung mehrerer durch Internodien mit einander zusammenhängender Cormidien vom Hinterende des Stammes. Dergleichen sieht man hin und wieder bei *Praya*, *Lilyopsis* und *Epibulia*. Manchmal wird übrigens nicht nur ein einzelner Stammabschnitt amputiert, sondern es werden gleichzeitig mehrere Stammstücke abgelöst oder m. a. W.: Das Hinterende der Nährzone zerfällt gleichzeitig in mehrere meist ungleich große getrennte Stücke. Dies ist z. B. häufig der Fall bei in Gefangenschaft gehaltenen Exemplaren von *Epibulia*; aber auch bei *Praya* und *Lilyopsis* konnte ich diesen Vorgang hin und wieder beobachten.

Wie bereits oben erwähnt wurde, findet diese Abschnürung von Stammabschnitten vom Hinterende der Nährzone nicht nur bei den Calyconeekten, sondern, wenn auch im allgemeinen viel

weniger häufig, auch bei den Physonekten statt. Am auffallendsten ist dieselbe bei Apolemia — ja hier ist sie sogar noch häufiger als bei den Calyconeckten —, und zwar erfolgt sie nicht nur etwa auf Reizung hin bei in Gefangenschaft gehaltenen Exemplaren, sondern sie findet fast ebenso häufig im freien Meere statt. Aus diesem Grund habe ich im Hafen von Messina nur ausnahmsweise eine unversehrte, mit Schwimm- und Nahrzone verschene Apolemia angetroffen, während ich einzelnen kürzeren oder längeren Bruchstücken des Siphosoms überaus häufig, fast täglich begegnete. Viel seltener als bei Apolemia ist die terminale Amputation von Stammabschnitten bei den Anthemodinen (*Halistemma* und *Agalmopsis*), noch seltener bei den Forskaliden; bei den Physophoren kommt sie gar nicht vor.

Es erübrigt uns nunmehr die Frage zu beantworten, ob alle die hier von uns mitgeteilten Vorgänge dem Begriffe der Autotomie untergeordnet werden dürfen. Riggenbach definiert die Selbstverstümmelung wie oben erwähnt folgendermaßen (l. c. S. 889): „Die Selbstverstümmelung ist eine Tätigkeit der Tiere, die darauf hinzielt, eine bestimmte Masse lebendiger Körpersubstanz bzw. ein Organ oder einen Körperteil vom Körper abzutrennen“. Danach unterliegt es keinem Zweifel, daß sowohl die Abstoßung der Cnidoblasten, die wir zelluläre Autotomie genannt haben, als auch die Amputation der Nesselknöpfe, die wir als organelle Autotomie bezeichneten, dem Begriff der Selbstverstümmelung subsummiert werden müssen. Nicht so ohne weiteres klar ist indessen diese Frage bezügl. der Abschnürung der einzelnen Stammanhänge, sowie der Amputation von ganzen Stammabschnitten. Um diese Frage richtig beantworten zu können, müssen wir uns vorerst klar werden über das Wesen und die Bedeutung der Organisation der Siphonophoren. Drei verschiedene Deutungen oder Theorien bezügl. der Auffassung des Siphonophorenorganismus stehen sich heute gegenüber. Die älteste Theorie ist die sog. Polyorgantheorie (Escholtz, Huxley, P. E. Müller, Metschnikoff). Hiernach ist jede Siphonophore

ein einfaches medusenartiges Tier, das sich von den typischen Medusen nur dadurch unterscheidet, daß seine medusoiden Organe (Magenrohr, Schirm, Tentakel) eine Vervielfältigung, Differenzierung und teilweise Dislokation erfahren haben. Mit andern Worten ist jede Siphonophore eine individuelle Hydro-medusen-Person oder ein morphologisches Individuum. Würden wir uns zu dieser Theorie, die heute wohl von allen Zoologen verlassen ist, bekennen, so wäre unsere Frage rasch und einfach gelöst; denn sowohl die Ablösung der Stammhänge, als auch die Amputation von Stammabschnitten würden dieser Auffassung gemäß unter den Begriff der organellen Autonomie fallen. Allein diese Polyorgantheorie ist unhaltbar; sie wurde bald verdrängt durch die Polypersontheorie (Vogt, Leukart, Kölliker, Gegenbaur, Claus, Chun). „Hiernach ist der ausgebildete Siphonophorenorganismus eine Tierkolonie, zusammengesetzt aus vielen polypenartigen Einzeltieren, welche nach den Gesetzen der Arbeitsteilung sehr verschiedenartige Umbildungen, Ausbildungen und Rückbildungen erlitten haben. Genauer ausgedrückt ist derselbe ein schwimmender Hydropolyphen-Stock oder Cormus, aus mehreren individuellen und polymorphen, teils polypoiden, teils medusoiden Personen zusammengesetzt“ (E. Haeckel Syst. d. Siphonoph. S. 3). Während also die Polyorgantheorie in der phylogenetischen Ableitung der Siphonophoren von den Hydromedusen ausgeht und ihre Stammhänge als modifizierte und dislozierte Medusenorgane betrachtet, wobei die Polypen und Palponen als umgewandelte Magenstile (Manubrien), die Deckstücke und Schwimmglocken als modifizierte Umbrellen (Glockenschirme), die Fangfäden als spezifizierte Tentakeln und die Gonophoren als rückgebildete Medusen erscheinen, erblickt die Polypersontheorie im Siphonophorenorganismus ein schwimmendes Polypenstückchen und betrachtet demgemäß die Polypen, Palponen, ja sogar die Fangfäden der Siphonophoren als modifizierte Hydropolyphen oder sog. poly-poide Personen, die Deckstücke, Schwimmglocken und Gonophoren als medusoide Personen eines Polypenstückchens.

Dieser Polypersontheorie, die noch heute viele Anhänger zählt, ist nun in neuerer Zeit in der sog. Medusomtheorie Ernst Hückels eine mächtige Gegnerschaft erstanden, einer Theorie, die die Vorzüge der beiden erstgenannten in überaus scharfsinniger Weise zu vereinigen sucht. „Nach unserer eigenen Auffassung,“ sagt Hückel (Syst. Phylogenie II. S. 151), „welche zwischen jenen beiden Theorien in der Mitte steht, ist die Siphonophore zwar stets ein Stock oder Cormus aus zahlreichen Personen gebildet, aber diese Personen sind ursprünglich nicht Hydropolypen, sondern Hydromedusen; dieser Medusencormus ist phylogenetisch unmittelbar von schwimmenden Hydromedusen abzuleiten, nicht von festsitzenden Hydropolypen. Natürlich wird aber durch diese Medusomtheorie nicht geleugnet, daß die letzteren zu den Vorfahren der ersteren gehören. Wir kennen entschieden echte Hydromedusen, welche durch Knospung eine zweite Medusen-Generation erzeugen (Sarsia siphonophora durch Gemmation am Manubrium, Gastroblasta durch Sprossung an der Subumbrella usw.). Denken wir uns, daß diese Medusenknospen mit ihrer Mutter vereinigt bleiben, aber durch Ergonomie (Arbeitsteilung) verschiedene Form annehmen, so erhalten wir den Organismus der Siphonophoren.“ Es ist nun ohne weiteres klar, daß die Antwort auf die Frage nach der Dignität der Amputationen der Stammhänge und Stammabschnitte verschieden ausfallen muß, je nachdem wir uns auf den Standpunkt der Polyperson- oder der Medusomtheorie stellen; indessen bin ich der Ansicht, daß wir sowohl nach der einen wie der andern Theorie berechtigt sind, diese Vorgänge dem Begriffe der Selbstverstümmelung unterzuordnen. Stellen wir uns vorerst auf den Boden der Polypersontheorie, so charakterisieren sich, wie oben erwähnt, die Amputationen jeglicher Anhänge ohne Ausnahme als Loslösungen von Einzeltieren oder Personen von einem Tierstock. Nun ist zwar in keiner der bisherigen Definitionen der Autotomie — weder derjenigen Riggenbachs noch derjenigen anderer Autoren — von Tierstöcken die Rede, sondern allgemein nur von Tieren (Organismen), welche bei diesem Prozeß eine bestimmte Masse von Körpersubstanz am-

putieren. Aber Riggenbach ist offenbar selber der Ansicht, daß der Begriff der Selbstverstümmelung nicht nur auf Einzeltiere beschränkt werden darf, sondern daß er auch auf Tierstöcke angewendet werden muß, indem er als Beispiel von Autotomie die Ablösung von Polypen von Hydroidenstöcken erwähnt (a. a. O. S. 788): „Große Empfindlichkeit gegen äußere Einflüsse legen die Hydroidstöckchen zu Tage. Werden sie aus ihrem natürlichen Aufenthaltsort in Aquarien übergeführt oder ändern sich die allgemeinen Lebensbedingungen, so werfen sie ihre Köpfchen ab“, und weiter auf S. 789, „der Verlust der Köpfchen ist bei den Hydrioden verbreitet. Er ist wohl ein durchaus normaler Prozeß zu Anfang des Winters und speziell bei Tubularia nach der Entwicklung der Genitaldrüsen. Oft wird er jedoch ganz zufällig durch Reize verschiedener Art hervorgerufen. Zu welchem Zwecke diese Verstümmelung auftritt, ist bis jetzt nicht erklärbar.“ Wenn somit die Amputation der Hydriodenpersonen vom Polypenstöckchen als echte Autotomie aufgefaßt wird, so muß diese Deutung der Polyorgantheorie gemäß auch Geltung haben für die Amputation der Stammhängen vom Siphonophorenorganismus. Da in diesem Falle das Amputat ein morphologisches Individuum, eine Person ist, so können wir diesen Vorgang als personelle Autotomie der organellen und zellulären gegenüberstellen. Besteht aber unsere Auffassung für die Polypersontheorie zu Recht, so gilt sie selbstverständlich auch für die Medusomtheorie, die ja zwischen den beiden andern Theorien in der Mitte steht. Diese erblickt im Siphonophorenorganismus auch einen Tierstock, der indessen ursprünglich nicht aus Hydropolyphen, sondern aus Medusen zusammengesetzt ist und phylogenetisch dadurch zustande gekommen ist, daß einerseits eine oktoradiale Meduse durch Knospung an ihrer Subumbrella (Legion der Disconanthen), andererseits eine bilaterale nur mit einem einzigen Tentakel versehene Meduse durch laterale Sprossung an ihrem Manubrium (Legion der Siphonanthen), Tochtermedusen erzeugte, die mit ihrem Muttertire in Verbindung blieben. Diese Tochtermedusen erfuhren nun aber

nach Haeckel bei den Siphonanthen zum größten Teile eine eigentümliche Trennung und Dislokation ihrer Organe derart, daß Umbrella, Manubrium und Tentakel nicht mehr in ihrem normalen Zusammenhänge verblieben, sondern getrennt an verschiedenen Stellen des zum Stämme gewordenen, langausgezogenen Manubriums des Muttertiers hervorsproßten, und zugleich mit der Dislokation erfolgte auch eine Multiplikation ihrer Organe. „Alle Organe.“ sagt Haeckel (Syst. d. Siphon. S. 6), „welche ursprünglich zu einer Medusenperson zusammengehören, fassen wir unter den Begriff eines Medusoma zusammen, gleichviel, ob sie aus gemeinsamer Basis am Stämme hervorsprossen oder getrennt an verschiedenen Stellen infolge cäno-genetischer Wanderung oder Dislokation; die Vermehrung einzelner gleichwertiger Teile (z. B. der Nektoporen, Brakteen, Palponen), welche oft sekundär auftritt, ist bloß als Multiplikation der Organe, nicht der Personen oder Medusome aufzufassen. Die Medusome treten am Siphonophoren-Stock in zwei verschiedenen Hauptformen auf, die jedoch nicht scharf zu trennen sind: Bei den palingenen Medusomen sind die Hauptorgane mehr oder weniger im ursprünglichen Zusammenhange geblieben (z. B. bei der Gonophore der Eudoxia); bei den cäno-genen Medusomen hingegen erscheinen die Hauptorgane mehr oder weniger disloziert, z. B. bei der sterilen Meduse der Eudoxia, welche sich aus Deckstück (Umbrella) und Magenrohr (Siphon) nebst Tentakel zusammensetzt“. Wir mußten etwas eingehender auf die Medusomtheorie eintreten, um zu zeigen, wie ungleichwertig im Lichte derselben die Amputationen der Stammanhänge erscheint. Während also die Ablösung der Gonophoren, weil diese ein Medusom repräsentieren, als personelle Autotomie aufgefaßt werden muß, hat die Amputation der Polypen, Palponen, Deckstücke, Schwimmglocken und Fangfäden nur den Wert einer organellen Autotomie.

Was nun endlich die Amputation der Stammabschnitte anbetrifft, so würde dieselbe für denjenigen, der auf dem Boden der Polyorgantheorie steht, nur als organelle Autotomie sich charakterisieren; im Lichte der Polyperson- und Medusomtheorie

erscheint sie dagegen als eine Abtrennung von Personengruppen. Da wir nun diese letztern mit Häckel Cormidien genannt haben, so möchte ich diesen Modus der Selbstverstümmelung als **cormidiale Autotomie** bezeichnen.

Wenden wir uns nun zu den

Reizursachen der Selbstverstümmelung.

„Die Selbstverstümmelung,“ sagt Rigenbach a. a. O. S. 890, „wird durch Reize verursacht. Meistens sind es äußere Reize; wenn eine äußere Reizquelle nicht aufzufinden ist, dürfte es sich um innere, d. h. den allgemeinen inneren Lebensbedingungen entsprechende Reize handeln.“ Von den äußeren Reizen sind es in erster Linie mechanische (taktile) Reize, welche bei den Siphonophoren zur Autotomie führen. Es gibt wohl kaum sensiblere Lebewesen, als diese Staatsquallen, schon die leiseste Berührung kann zu blitzschneller Kontraktion des Stammes und damit zur Abstoßung zahlreicher Anhänge führen. Freilich gilt im allgemeinen auch hier die Regel, daß der stärkere Reiz von einer intensiveren Bewegung beantwortet wird. So genügen gewöhnlich einfache Berührungsreize wohl zur Auslösung einer Amputation der verschiedenen Stammanhänge, nicht aber zur Abschnürung von ganzen Stammabschnitten. Dieser letztere Modus tritt vielmehr erst bei stärkeren mechanischen Reizen ein, z. B. beim Anfassen oder Drücken des Stammes mit Instrumenten oder beim Sichverwickeln und aneinander Hängenbleiben mehrerer Exemplare in einem Gefäß oder beim Übergießen von einer Siphonophore von einem Glas ins andere u. dgl. Auch der Mangel an Ausdehnungsmöglichkeit wirkt — wohl durch die dadurch bedingten unaufhörlichen taktilen Reize — in dieser Weise. So sehen wir beispielsweise, daß große Exemplare von *Forskalia*, *Halistemma*, *Apolemia*, *Epibulia* u. a., die in kleinen Behältern gefangen gehalten werden, in intensiver Weise ihre Stammanhänge abwerfen und überdies häufig ganze Siphonabschnitte amputieren. Indessen sind diese Angaben nicht so zu verstehen, daß die genannten Reize unter allen Umständen zur Amputation von Stammabschnitten

führen müssen; manchmal werden nämlich sogar noch gröbere mechanische Eingriffe vertragen, ohne daß es zu jener Erscheinung kommt. So konnte ich, um nur ein Beispiel zu geben, zu verschiedenen Malen kleinere Exemplare von *Halistemma* und *Agalmopsis* mittelst eines Spatels rasch von einem Gefäß ins andere heben, ohne daß der Stamm in Stücke zerfiel. Auch ergibt ein und derselbe taktile Reiz bei ein und demselben Tiere nicht jederzeit den gleichen Ausschlag; es scheint mir dies darauf hinzudeuten, daß die Siphonophoren bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit haben, die Autotomie zu hemmen. Diese Hemmung kann ihrem Wesen nach wohl kaum anders gedacht werden, denn als ein nervöser Vorgang; damit würde auch die Tatsache harmonieren, daß diejenigen Siphonophoren, welche das höchst entwickelte Nervensystem besitzen — die Physophoren — gegen Reize am widerstandsfähigsten sind, d. h. am wenigsten autotomieren. Daß übrigens die Selbstverstümmelung der Siphonophoren unter dem Einflusse des Nervensystems steht, erhellt aus folgender Tatsache: Erfassen wir mittelst einer Pinzette einen Palpon von *Physophora*, so beobachten wir, daß die letztere zuerst versucht, das Hindernis zu beseitigen, indem sie mittelst der benachbarten Palponen zweckmäßige abwischende Bewegungen ausführt; erst wenn diese Abwehrbewegungen keinen Erfolg haben, wird der festgehaltene Palpon amputiert. Und noch ein anderer Umstand scheint mir dafür zu sprechen. Wie oben erwähnt wurde, gelingt es, die Autotomie der Siphonophoren zu verhindern und zwar dadurch, daß man dieselben mit verdünnten Zink- und Kupfersulfatlösungen behandelt, wodurch die Tiere urplötzlich, jedoch nur für wenige Minuten, vollständig regungslos werden. Nun wissen wir, daß verdünnte Lösungen von Zink- und Kupfersulfat auf die Nerven appliziert zu einer Herabsetzung resp. Lähmung der Erregbarkeit führen und wir müssen daher wohl annehmen, daß auch bei den Siphonophoren durch die genannten Lösungen eine Herabsetzung der Reflexerregbarkeit bewirkt wird.

Fast ebenso empfindlich wie gegen mechanische sind die Siphonophoren gegen chemische Reize. Verunreinigtes Wasser,

Salzarmut des Wassers (Brackwasser), Mangel an Sauerstoff ferner das Verbringen der Tiere von einem Medium ins andere, also z. B. vom Meerwasser an die Luft, veranlassen dieselben zu intensivsten Selbstverstümmelungen. Es ist aus diesem Grunde nicht möglich, eine Siphonophore längere Zeit in einem kleineren Behälter in Gefangenschaft zu halten, auch dann nicht, wenn für genügende Nahrung (kleine Krebse u. dgl.) gesorgt wird; ja selbst in größeren Aquarien (Neapel) mit Luft- und Wasserzufuhr halten sich nur die wenigsten Formen (z. B. Physophora, Hippopodius u. a.) mehrere Tage.

Von den äußeren Reizen möchte ich noch der thermischen gedenken. Ob hohe Kaltegrade bei den Siphonophoren wie bei den Hydroiden — wie oben erwähnt, wirft *Tubularia larynx* im Winter die Köpfchen ab — zur Autotomie führt, vermag ich nicht zu beurteilen; diesbezügliche Versuche habe ich nicht angestellt. Dagegen dürfen wir mit Sicherheit annehmen, daß auch nur einigermaßen höhere Wärmegrade als der Temperatur des oberflächlichen Meerwassers in den Wintermonaten entspricht, intensive Selbstverstümmelung zur Folge haben. Nie zeigten die eingefangenen Siphonophoren so große Neigung zur Autotomie, und nie mußte ich mich daher bei ihrer Konservierung rascher beeilen, als an warmen Wintertagen.

Als typisches Beispiel von Autotomie infolge von inneren Reizen müssen wir die Lostrennung der terminalen Cormidien vom Siphosom der Calyconekten betrachten, m. a. W. die Eudoxien- oder Ersäenbildung. Wir dürfen wohl annehmen, daß es die Reizung der Geschlechtsprodukte in den Gonophoren ist, die den Reiz zur Autotomie abgibt. Da nun innerhalb der einen und derselben Familie, z. B. derjenigen der Prayiden, bei der einen Gattung die terminalen Cormidien vor ihrer Geschlechtsreife sich ablösen und zu frei schwimmenden Eudoxien werden, bei der andern Gattung dagegen am Stocke sitzen bleiben, so beweist dies, daß ein und derselbe Reiz selbst bei ganz nahe verwandten Tieren in verschiedener Weise beantwortet wird.

Durch innere Reize bedingt ist offenbar auch in vielen Fällen die Ablösung der einzelnen Anhänge. Hierher gehört z. B. die Abwerfung der primären larvalen Glocke der Calyconekten. Wie Chun nachgewiesen hat (Zoolog. Anzeiger, Jahrg. 1887) geht nämlich bei allen Diphyden und Polyphyden den definitiven Schwimmglocken eine heteromorphe, primäre (mützenförmige) Glocke voraus, die abgestoßen wird, nachdem die definitiven Glocken knospten. Als weitere hierher gehörige Beispiele sind die Tatsachen zu erwähnen, daß bei manchen Embryonen von Physonekten primäre heteromorphe Deckstücke auftreten, die später sich ablösen, und daß bei Physophora die zuerst gebildeten Fangfäden amputiert und durch heteromorphe Tentakeln ersetzt werden. Von Chun wurde ferner der Nachweis erbracht (Zoolog. Anzeiger, Jahrgang 1887), daß die beiden Glocken von Praya einem beständigen Wechsel unterliegen, indem jeweilen (ohne einen besondern äußeren Reiz) die untere, ältere Glocke abgeworfen wird, wonach die obere, jüngere an deren Stelle tritt, und die letztere durch eine neue Glocke ersetzt wird. Schon Leukart hat bei Epibulia auf das Vorhandensein von mehreren knospenförmigen Ersatzglocken aufmerksam gemacht, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Schwimmglocken aller Diphydien einem beständigen Ersatz durch Reserveschwimmglocken von gleicher Gestalt unterliegen. Ferner haben Leukart und Gegenbaur „an verschiedenen Eudoxien den Nachweis erbracht, daß die Gonophore nach Entleerung ihrer Geschlechtsprodukte durch eine neue heranwachsende Genitalglocke ersetzt wird, und Chun konnte es wahrscheinlich machen, daß bei allen Eudoxien ein ganz regelmäßiger Ersatz der Genitalglocken durch neu nachrückenden Knospen stattfindet, so daß jeder Eudoxic eine ganze Anzahl nach einander zur Entwicklung gelangender Genitalglocken zukommt“ (Korschelt und Heider, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, S. 42). Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß bei allen diesen Vorgängen innere Reize im Spiele sind. Es läßt sich nun aber leicht der Nachweis führen, daß das eben beschriebene Verhalten der Schwimmglocken der Calyconekten nur ein Spezial-

fall des für sämtliche Anhänge aller Siphonophoren geltenden Gesetzes ist, daß — offenbar unter dem Einflusse innerer Reize — eine regelmäßige Elimination der ältern Anhänge von der distalen Partie des Nekto- und Siphosoms stattfindet, während proximal neue Anhänge hervorknospen.

Innere Reize sind es endlich, die zu der intensiven Selbstverstümmelung führen, die das Absterben der Siphonophoren begleitet. Schon Riggensbach macht in seiner Arbeit auf diese prämortale Autotomie aufmerksam (a. a. O., S. 868): „Das Absterben vieler Tiere ist von eigentümlichen Vorgängen, die mehr oder weniger an Selbstverstümmelung erinnern, begleitet. Es sind dies die Erscheinungen der hystolytischen Nekrobose, hauptsächlich die Atrophie, die Vertrocknung und der körnige Zerfall. Allein neben diesen der Autotomie doch nur verwandten Prozessen beobachtet man eine ganze Anzahl echter Selbstverstümmelungen vor dem Tode. Man kennt eine Qualle der Gattung *Sarsia*, die vor dem Absterben ihren Magenstiel abwirft. *Antedon rosaceus* löst seine zierlichen Arme ab, wenn er verendet; die Regenwürmer schnüren vor ihrem Ende Teile ihres Leibes, die Äoliden ihre Kiemen und *Tethys* die Fleischpapillen ab. Gewisse Polycladen lösen sich in Fetzen, Naiden in ihre Segmente auf.“ Am schönsten läßt sich diese prämortale Autotomie der Siphonophoren bei *Forskalia* beobachten. Es ist ein eigentümliches Schauspiel — man möchte es mit der Schlußszene eines Gefechtes vergleichen. Beobachtet man ein solches Tier vor seinem Absterben in einem Glasbehälter, so bemerkte man leicht, daß die in der Gefangenschaft ja stetig vor sich gehende (siehe oben) Amputation der einzelnen Anhänge allmählich immer häufiger wird; da wird ein Deckstück, dort eine Glocke, hier ein Polyp abgeworfen. Auf einmal wird alles lebendig im Stocke, und als ob Schnellfeuer kommandiert worden, werden die Anhänge in rascheter Folge vom Stamme abgeworfen, bis der ganze Cormus aufgelöst am Boden des Gefäßes liegt.

Es drängt sich uns nun die Frage auf, wie bei den Siphonophoren die Autotomie zu Stande kommt oder in a. W.

die Frage nach dem

Mechanismus der Selbstverstümmelung¹.

„Viele Tiere.“ sagt Rigenbach (a. a. O., S. 871), „besitzen besondere der Selbstverstümmelung dienende Einrichtungen. Als solche kann man jede Bildung resp. Veränderung im anatomischen Bau bezeichnen, welche die Ablösung eines Körperteiles ermöglichen oder erleichtern oder schädliche Folgen der Trennung vermindern oder verhindern soll. Wir kennen Einrichtungen verschiedener Art, sie zeigen sich als Strikturen, Septen, Rißlinien, Schnürmuskeln, Verschlußmembranen u. dgl. mehr“. Dergleichen Einrichtungen finden sich nun bei den Siphonophoren überall ohne Ausnahme vor und zwar einerseits in Form von Einschnürungen, so z. B. am Siphosom, an den Trennungsstellen der Internodien (siehe oben) und den Ansatzstellen der Polypen und Palponenstiele, andererseits in Form von Rißlinien an den Trägern der Deckstücke und Schwimmglocken. In beiden Fällen sind die betreffenden Stellen dadurch ausgezeichnet, daß die Stützlamelle bedeutend schwächer ist, als an den angrenzenden Partien, so daß mithin diese präformierten Bruchstellen zugleich Orte des geringsten Widerstandes sind. Daher ist denn auch der Mechanismus der Amputation der Stammhängen im allgemeinen offenkundig. und ich habe dafür bereits früher (Zur Biologie der Siphonophoren. Mitteil. d. naturw. Ges. Winterthur, 1. Heft 1899) folgende Erklärung gegeben: „Bekanntlich antworten die Siphonophoren auf Reize hin durch blitzschnelle Kontraktionen des Stammes und seiner Anhänge, die, wenn Reiz und Kontraktion einen gewissen Grad erreicht haben, zur Abstoßung vereinzelter Personen (Glocken, Deckstücke, Polypen etc.) führen. Die Ursache dieser Selbstamputationen ist klar: Wenn Ring- und Längsmuskulatur sich gleichzeitig kontrahieren, wird der Gastrovascularraum verkleinert und das in ihm befindliche Wasser wird infolge seiner

¹ Da der Mechanismus der Abstoßung der Cnidoblasten allgemein bekannt ist, so beschäftige ich mich in der Folge nur mit der Amputation der Stammhängen und der Stammabschnitte.

Inkompressibilität an den Stellen kleinerer Widerstandsfähigkeit, d. i. den Ansatzstellen der Anhänge, die Stützlamelle sprengen und so zur Abstoßung der Anhänge führen.“

Allein eine genauere Analyse der Autotomie ergibt, daß dieses einfache hydraulische Prinzip wohl genügen kann zur Erklärung der Amputation der Stammanhänge, nicht aber derjenigen von ganzen Stammabschnitten. Wie angegeben, erfolgt diese letztere stets an den Trennungsstellen zweier Internodien. Untersucht man nun diese Orte auf Querschnitten unter dem Mikroskop, so sieht man wohl, daß die Stützlamelle daselbst dünner ist, als an den benachbarten Stammpartien, allein ihre Dicke ist immerhin noch eine ganz beträchtliche, und wie außerordentlich groß ihre Resistenz ist. Das zeigt sich, wenn wir versuchen, dieselbe unter der Lupe mit einem Messerchen zuorschneiden oder mittelst zweier Pinzetten zu zerreißen. Es erscheint mir daher ganz unmöglich, daß durch bloßen Wasserdruck allein eine Sprengung der Stützlamelle an den Internodien zustande kommt. Es müssen vielmehr dabei noch andere Momente wirksam sein. Es lag nun der Gedanke nahe, die Trennung der Stützlamelle möchte durch eine gegenseitige Abscherung ihrer Fasersysteme zustande kommen. Wie ich in meinen „Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren“ (in Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwissensch. XXXII, 1898) nachgewiesen habe, besteht die Stützlamelle aus drei Fasersystemen, einem Ringfasersystem, das durch die ganze Dicke der Lamelle hindurch, aber vorwiegend nach innen gegen den Zentralkanal zur Entwicklung kommt, einem Längsfasersystem, das gleichfalls auf dem ganzen Querschnitt der Lamelle, aber vorwiegend in der Peripherie auftritt, und einem Radialfasersystem. Es wäre nun a priori denkbar, daß durch allzu straffe Anspannung dieser Fasersysteme eine gegenseitige Abscherung und dadurch eine Trennung der Stützlamelle veranlaßt würde; allein eine solche intensive Anspannung der Fasern könnte nur im Stadium der Ausdehnung der betreffenden Stammabschnitte zustande kommen. Man kann indessen mit Leichtigkeit konstatieren, daß die Selbstverstümmelung nicht in der Phase der

Expansion, sondern stets im Stadium der Kontraktion erfolgt. Es bleibt uns daher wohl kaum eine andere Erklärung übrig, als anzunehmen, daß durch einen chemischen Prozeß eine Auflösung der Stützlamelle zustande kommt. Nun kennen wir zwar in der Biologie genügend Beispiele von Auflösungen von Membranen und speziell bezüglich der Stützlamelle der Cnidarier wissen wir durch die Befunde von Albert Lang (Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. LIV.. 1895), daß dieselbe bei der Knospung eine völlige Auflösung erleidet; die Schwierigkeit liegt im vorliegenden Falle nur darin, daß diese Auflösung eine außerordentlich rasche, fast momentane sein muß, da alle Selbstverstümmelungen bei den Siphonophoren mit einer fast explosionsartigen Geschwindigkeit verlaufen. Allein auch diese Schwierigkeit verschwindet meines Erachtens, wenn man sich die Tatsache vor Augen hält, daß die Stützlamelle keineswegs ein völlig undurchdringliches, massives Gebilde ist. Wie vielmehr stärkste Vergrößerungen dünner Hämatoxylinschnitte lehren, schließen die Maschen ihres Faserwerkes ein System kleinstter Gewebsstückchen ein, die augenscheinlich mit den zwischen den Basalteilen der Epithelmuskelzellen des Ento- und Ektoderms befindlichen Lymphräumen kommunizieren und demgemäß während des Lebens von einer Art Lymphe erfüllt sind, welche den Stoffaustausch zwischen Ento- und Ektoderm vermittelt, und der wir wohl, wie anderwärts dem Blut und der Lymphe, die weitgehendsten chemischen Potenzen zuschreiben dürfen.

Wenden wir uns nun noch zum Schlusse mit einigen Worten zur

Physiologischen Bedeutung der Autotomie der Siphonophoren.

In erster Linie dient die Selbstverstümmelung der Erhaltung des Tierstocks, des biologischen Individuums. „In allen möglichen Lagen,“ sagt Rigggenbach (a. a. O., S. 876), „erweist sie sich als hilfebringend. Besonders ist es von jeher aufgefallen, daß der Selbstverstümmler bei feindlichen Angriffen

gegenüber dem nicht autotomierenden Tiere ganz beträchtlich im Vorteile ist. Durch Preisgabe eines Teiles des Körpers, den er dem Feinde überläßt, rettet er den ganzen. Der Nutzen, den er aus seinem Vermögen zieht, ist so augenfällig, daß man bis jetzt fast allgemein annahm, die Selbstverstümmelung sei überhaupt nur um dieses Vorteils willen da.“ So amputiert, um nur einige wenige Beispiele herauszugreifen, eine Physophora, die an einem Palpon oder Polypen festgehalten wird, den betreffenden Anhang, um ihre Flucht zu bewerkstelligen; so sehen wir eine Epibulia, deren Stamm mittelst Pinzette festgehalten wird, oder der sich in irgend einem Hindernis verwickelt hat, den festgehaltenen Stammabschnitt abwerfen; so amputieren alle Siphonophoren ihre Tentakeln und Tentillen, sobald ein größeres der Kolonie schädliches Tier sich in die Nesselknöpfe verwickelt hat usw. usw. „Störungen in der Assimilation und der Respiration,“ bemerkt Rigganbach (a. a. O.) weiter, „Veränderungen in den allgemeinen Lebensbedingungen werden oft von empfindlichen Tieren mit Selbstverstümmelung beantwortet. Gewisse uns zurzeit noch unbekannte Vorteile müssen ihnen daraus erwachsen. Vielleicht begegnen die einen dem Nahrungs mangel durch Verminderung des Nahrungsbedarfs, die andern durch Verringerung des Respirationsbedürfnisses“. Hierher gehören die oben erwähnten Beispiele von Autotomie infolge von thermischen und chemischen Reizen, infolge von Sauerstoff- und Nahrungsmangel, infolge Behinderung der Ausdehnungsmöglichkeit usw. Daß die Autotomie ferner auch in den Dienst der Verteidigung tritt, haben wir bereits oben erwähnt anlässlich der Besprechung der Nesselzellen und Nesselbatterien. Vielleicht gehört hieher auch die Amputation der Cystonen von Forskalia. Das distale Ende der Cystonen dieser Tiere ist nämlich mit besonderen Drüsenzellen ausgestattet, die einen leuchtend roten Farbstoff beherbergen. Wird das Tier gereizt, so findet zugleich mit der Amputation dieser Cystonen (offenbar durch denselben hydraulischen Prozeß bedingt) eine Sprengung der Farbstoffzellen und dadurch eine Ausscheidung des Farbstoffes nach außen hin statt. Die explosionsartige Plötzlichkeit,

mit der dieser leuchtend rote Farbstoff bei irgend welcher Reizung der Forskalien ausgestoßen wird, hat für den Beobachter etwas heftig Überraschendes, und es wäre wohl möglich, daß dieser Vorgang als Schreckmittel gegenüber feindlichen Tieren dient. Freilich hat derselbe unzweifelhaft noch eine andere Bedeutung, nämlich diejenige einer Ausscheidung, und es tritt somit die Autotomie auch in den Dienst der Exkretion. Es dürfte nämlich kaum zu bezweifeln sein, daß dieser Farbstoff den Wert eines Exkretes hat, da die Cystonen (Afterblasen), wie Hückel zuerst nachgewiesen hat, ganz allgemein die Aufgaben der Exkretion übernehmen und zu diesem Zwecke an ihrer Spitze mit exkretorisch wirksamen Drüsenzellen ausgestattet sind, die bald farblose, bald pigmentierte, bald amorphe, bald kristallinische Exkrete enthalten.

Wir werden wohl kaum fehlgehen, wenn wir annehmen, daß die Selbstverstümmelung bei den Siphonophoren wie bei allen übrigen Tieren, die der Autotomie fähig sind, in engster Beziehung zur Regeneration steht, und daß demgemäß auch hier durch jeden Selbstverstümmelungsakt ein regenerativer Prozeß ausgelöst wird. Freilich ist es nicht möglich, diese Annahme experimentell zu erhärten, aber per analogiam dürfen und müssen wir diesen Schluß ziehen. Während nun aber bei den übrigen Tieren der regenerierte Körperteil, das Regenerat an Ort und Stelle des abgestoßenen Körperteils, des Amputates, entsteht, sehen wir hier ein durchaus abweichendes Verhalten. Zwar findet auch hier ein Ersatz für die Amputate (Organe, Personen, Stammabschnitte) statt, doch kommt dieser Ersatz ausnahmslos zustande durch Anlage neuer Knospen an der Knospungszone der Schwimm- und Nährzone. Nur wo die Schwimmzone sehr kurz ist, wie bei den Mono- und Diphyiden, scheint bei oberflächlicher Betrachtung beim Glockenwechsel (s. o.) die Ersatzglocke an Ort und Stelle der abgeworfenen Glocke aufzutreten; in Tat und Wahrheit sproßt sie aber auch hier daneben aus der Knospungszone. Auch da, wo Ersatzknospe und Amputationsstelle weit von einander entfernt liegen, bietet die Annahme keine Schwierigkeit, daß durch die Am-

putation die Regeneration, d. i. die Entwicklung neuer Knospen ausgelöst werde. Denn da, wie ich nachgewiesen habe, bei allen Siphonophoren ein wohl ausgebildetes Nervensystem am Stämme vorhanden ist, so steht das proximale Stammende, d. h. die Knospungszone stets in nervösem Rapport zu den distalen Stammabschnitten, und es kann somit jeder durch Amputation ausgelöste Reiz dem Regenerations- oder Knospungszentrum übermittelt werden.

Ich muß übrigens betonen, daß das eben geschilderte Verhalten von Regenerat und Amputat bei den Siphonophoren demjenigen bei den übrigen Tieren nicht so völlig unvermittelt gegenübersteht, denn auch in dem oben erwähnten Beispiele der Amputation der Hydroidenköpfchen von *Turbularia larynx* tritt streng genommen die Neubildung der Köpfchen nicht genau an der Stelle der abgeworfenen auf, insofern nämlich mit jeder Regeneration eine Verlängerung des Stammes und eine an der Amputationsstelle auftretende Knotenbildung Hand in Hand geht, derart, daß man aus der Zahl dieser Knoten die Zahl der stattgehabten Dekapitationen des Tubulariastöckchens ersehen kann.

Endlich dient die Autotomie der Siphonophoren auch zur Erhaltung der Art, indem sie in den Dienst der Fortpflanzung tritt. Am evidentesten tritt diese Bedeutung einerseits in der Abschnürung der Gonophoren der Siphonektcn, andererseits in der Eudoxien- und der Ersäenbildung der Calyconecken zu Tage; aber auch die Ablösung mehrerer Gruppen von Stammanhängen, wie wir sie oben bei *Praya*, *Epibulia* und *Apolemia* beschrieben haben, trägt zweifellos in vielen Fällen propagatorischen Charakter in sich. Es ist klar, daß für die Fortpflanzung die Amputation sowohl einzelner (Eudoxien) als auch mehrerer Anhanggruppen oder Cormidiens gegenüber der einfachen, isolierten Ablösung der Gonophoren wesentliche Vorteile bietet. Denn eine einfache Überlegung ergibt, daß durch die Abschnürung von Stammgruppen und Stammabschnitten, die frei im Meere herumschwimmend ihrerseits wiederum ihre Gonophoren zur Abschnürung bringen, eine ausgiebige Dispersion

der Sexualprodukte ermöglicht wird, als bei der einfachen Amputation der Gonophoren. Daher sehen wir im allgemeinen jenen Modus überall dort auftreten, wo die Nährzone relativ kurz ist und demgemäß auch nur wenige Geschlechtspersonen trägt (Monophyiden, Abyla, Diphyes u. a.) oder wo es sich um ungeschickte, träge Schwimmer handelt, wie Praya, Lilyopsis, Apolemia u. a.; wo dagegen wie bei den Siphonekten die Geschlechtspersonen in außerordentlich großer Anzahl am langgestreckten Siphosom entwickelt sind, genügt zur Propagation vollauf die isolierte Abschnürung der Gonophoren.

~~~~~