

# Eine neue Entwickelungsweise bei Siphonophoren.

Von

H. Alex. Pagenstecher in Heidelberg.

Mit Tafel XXI.

Als ich in diesem Frühjahr (1868) vierzehn Tage in Mentone zubrachte, waren, bei meistens ruhiger See und warmer, trockener Witterung, die Coutrants vielleicht etwas weniger reich an pelagischen Formen, als ich sie um die gleiche Jahreszeit daselbst 1863 gefunden hatte.<sup>1)</sup> Auffälliger war, dass unter der Beute, die immerhin jede Ausfahrt in ausreichender Menge brachte, eigentlich jedesmal wenige Arten weitaus dominirten und dass das an den verschiedenen Tagen für verschiedene galt. So hätten wir am ersten Tage wohl tausend Stück von *Firola Federiceana* fangen können, alle prächtig erhalten, höchst lebhaft; an den folgenden war es kaum möglich, einige unbeschädigte zu sehen. An einem anderen Tage wimmelte es von *Praya cymbiformis*, die stossweise mit lang nachschleppender Achse dahinschoss; wir sahen sie früher und später kaum einmal. An einem einzigen Tage kam *Rataria* an einer Stelle mit ihren wie über das Meer gesäeten bläulichen Schaumbläschen zum Vorschein. Nur bei der letzten Ausfahrt erschien wie ein röthlichgelber Mond oder eine Melone manchen Fuss tief unter der Oberfläche sehr gross *Eucharis multicornis*, leider immer zerfliessend, wenn wir sie durch eine künstliche Strömung in unsere Netze emporlockten. Nur einmal kam *Salpa africana maxima* in langer, zusammenhängender Kette von 54 Stück vor, welche sich in einen Kreis gestellt wie ein Feenring über das Meer bewegte, sonst nur einzeln oder in wenigen verbundenen Stücken.

<sup>1)</sup> Mentone als Kurort, Verhandl. d. naturh. medic. Vereins zu Heidelberg. III. 1863.

Nie erreichte diesmal *Firola coronata* die Länge von etwa anderthalb Fuss, in der ich sie früher hier gefangen hatte und die ihr vom Fischer den Namen *Olifante di mare* verschaffte. Von *Cymbulia* erhielt ich jetzt nur eine Schale, nur einmal *Greseis*. Einige Formen waren stets zahlreich, am gemeinsten *Diphyes acuminata*, *Hippopodius luteus*, die zierliche kleine blaue *Salpa democratica-mucronata* und *runcinata-fusiformis*, beide in beiden Generationen, *Cestum Veneris*, *Beroe ovata* und *Collosphaera Huxleyi*. Auch wurde wohl jeden Tag *Forskalia ophiura*, wenn auch vereinzelt gesehen und ein Paar *Geryonien* gefangen. Sehr selten war *Galeolaria*, gar nicht fing ich *Rhizostoma* und *Phronima*, die ich früher, namentlich bei Nizza, nicht selten erlangte.

Diese ganze pelagische Fauna erfuhr zahlreiche Nachstellungen durch die Schwärme von Möven, *Larus marinus*, *canus* und *ridibundus*, welche drei Arten beständig vertreten waren, und Fische, von denen die jungen Sardinen besonders reichen Fang gaben (Blanchettes der Fischer). Die an den Tagen nach dem jeweiligen zahlreichen Auftauchen stets beobachteten Verstümmelungen der wenigen Ueberlebenden, besonders die Umwandlung der *Firola coronata* nach Wegfall des Rüssels und der Leber in einen cylindrischen Gallertklumpen, der Verlust des hellgelbbraunen Nucleus bei *Salpa africana* sind wohl mehr auf diese Feinde als auf den Wellenschlag zu schieben. In Palma war es mir im vorigen Jahre bei meiner zweiten Anwesenheit vergönnt, in *Eretmochelys Cauana* auch einen wackeren Concurrenten im Siphonophorenfange kennen zu lernen. Der Magen dieser Schildkröte, deren Fleisch übrigens gegen die gewöhnliche Mittheilung ganz gut zu essen war, enthielt ausser *Phronima sedentaria* sammt Häuschen fast nur solche Gallertthiere, ein Beweis, dass sie die Courants besser als wir, vielleicht in der Tiefe oder im hohen Meere zu finden wusste, denn ich selbst sah damals in fünf Wochen bei Mallorka nichts von pelagischen Thieren. Die einzelnen Formen der Siphonophoren, so namentlich *Hippopodius*, waren noch ganz gut zu erkennen. Wenige Tage vor meiner Ankunft in Mentone wäre ein grosser Wal beinahe auf den Strand getrieben worden. Die Delphine blieben bei dem ruhigen Wetter fern.

Von jenem Zusammentreffen einer grossen Menge pelagischer Thiere derselben Art sollen ja auch namentlich *Physalia*, *Velella*, *Porpita*, welche alle ich nicht ein einziges Mal, weder diesmal noch früher bei Cette, Nizza, Villafranca, Mentone oder Spezia gesehen habe, eclatante Beispiele geben. Es kann sich dabei wohl nicht um zufälliges, passives Zusammengetriebenwerden handeln, denn einzelne der oben genannten Thiere sind viel zu aktiv, um dem leicht nachzugeben.

Wahrscheinlich spielen die geschlechtlichen Beziehungen ihre Rolle dabei.

Für die nachstehend beschriebene, mir neue Form aus massenhafter Beordnung zu einer entwickelteren oder grösseren einen Wink für deren Zutheilung zu gewinnen, war nicht möglich. Sie fand sich an den meisten Tagen, aber nur in ganz wenigen Exemplaren unter der heimgebrachten Beute.

Es war ein eigenthümlicher Gegenstand, welcher meine Aufmerksamkeit erregte, einer hellgallertigen Radiolarie, etwa einer Collo-sphaera, die die Centralkapsel verloren hat, vergleichbar, aber etwas schlaffer und ausgedehnter, ein immer noch kleiner, kugelig erscheinender Körper. Darin aber steckte zu meinem Erstaunen eine winzige Siphonophore.

Die nähere Untersuchung ergab, dass die hohle membranöse Umhüllung zwar keine geschlossene Kugel bildete, aber doch mantelförmig beträchtlich über den grössten Umfang hinausging, so dass die Oeffnung nicht sehr bedeutend war. An ihr war der Rand geschärfst, ganz, während sich die Hülle nach dem anderen Pole zu beträchtlich verdickte. Diese Hülle war faltig und aus einem gallertigen Gewebe gebildet. Immer hafteten an ihr Schmutztheile und gaben ihr ein unsauberes, abgelebtes Ansehen. Sie maass 4—8 Mm. im Durchmesser.

Im Grunde der Höhlung war mit der Hülle eine junge Siphonophorencolonie verbunden. Dieselbe maass contrahirt 2—4,5 Mm. an Länge, konnte sich aber bedeutend strecken, während ich an der Hülle nie die geringste Formveränderung wahrnehmen konnte. Die Verbindung der Siphonophore mit dem Mantel war eine sehr eigenthümliche, indem sie ungefähr in der Mitte, an einer die Colonie in zwei sehr verschiedenartige Abschnitte trennenden Stelle, durch einen Faden zu Stande kam. An der Stelle, wo dieser Faden sich, vergleichbar einem etwas velamentös an der Placenta inserirten Nabelstrang, aus der Innenfläche der Hülle oder des Mantels erhob, wurden des letzteren Gewebselemente mit gekernten Zellen, grossen kernlosen Cytoden und dunkleren Molekülen deutlicher als sonst wo und auch weiter liessen sich in der fein granulirten Masse der Wand des Fadens selbst mehrfach kleine gekernte Zellen erkennen. Der Faden maass etwa 0,25 Mm. bei einer Dicke von 0,2 Mm. und war in der Achse hohl.

Am anderen Ende also inserirte sich dieser Faden etwa in der Mitte einer kleinen Siphonophore, welche an ihm wie ein Embryo an der Nabelschnur hing. Man hatte an ihr zwei sehr verschiedene Abschnitte zu unterscheiden, welche gerade durch die Befestigungsstelle des Stranges von einander geschieden wurden. Der Theil, welchen

wir nach vermutlichem Entwicklungsgang als hintern oder untern würden bezeichnen können, bildete gleich einer wohlgegliederten Siphonophore eine Axe mit, je weiter man nach dem freien Ende vorging, um so deutlicherer Entwicklung von Polypen und jeweilig zugehörigen Nesselapparaten; der vordere oder obere Theil dagegen eine strangförmige, nach dem Ende mehr keulenförmig geblähte Masse, welche von charakterisirten Organen oder Individuen der polymorphen Colonie bis dahin nichts zeigte.

Untersuchen wir zunächst diesen letzteren Abschnitt, so finden wir, dass in ihm in offener Verbindung mit dem Achsencanal des Fadens sich ein etwas weiterer Hohlraum befindet. Der Strang selbst ist anfangs kaum dicker als der Faden, der ihn an dem Mantel befestigt; dann erweitert er sich nach seinem freien Ende zu erst allmählich, später in unregelmässiger Weise in kolbigen Aufreibungen, die mit Einschnürungen wechseln. An der Wurzel besteht seine Substanz aus gut geordneten gekernten Zellen, welche auch eine pflasterförmige Auskleidung der Wand des Hohlraumes herstellen. Weiterhin treiben sich die Zellen zum Theil mehr und mehr zu sehr grossen Cytoden auf und bilden gewaltige blasse Kugeln in der Wand des dadurch geblähten Stranges, während ein anderer Theil noch schärfere Contouren und Kerne zeigt. Wo man den Achsenhohlraum dabei noch erkennen kann, ist er verzerrt und unregelmässig. Je weiter man vorrückt, um so deutlicher wandeln sich die blassen Kugeln in Zellhaufen um, deren Elemente auch die Kerne wieder deutlich zeigen und nach den Wandungen zusammengezogen, mittlere Hohlräume frei lassen können, welche, wie es scheint, mit dem Achsencanal communiziren.

Wo der befestigende Faden mit diesem vorderen Abschnitt der Siphonophore unter einem Winkel zusammenstösst, folgt ziemlich in Fortsetzung der Hauptachsenrichtung des Vordertheiles der zweite Abschnitt des Thieres.

Man findet da zuerst eine rundliche Säule, welche, je weiter man vorrückt, sich um so deutlicher durch Ausrandung und Einkerbung gliedert, so dass, wenn etwa ein Dutzend solcher Abschnitte deutlich geworden waren, sie zu einem Achsenstrange eingeengt ist, der an sich immer deutlicher ausziehenden Stielen eine mässige Anzahl, etwa zehn bis zwölf, gut charakterisirter Polypen trägt, von welchen, wie immer, die meist terminalen die meist vollendeten waren.

Der bandwurmartig unvollkommen gegliederte Theil kam an Länge ungefähr dem vor der Insertion des aufhängenden Fadens gelegenen Stücke gleich, die Länge des nachfolgenden Achsenabschnittes und die

der Einzelstiele der Polypen waren durch die Energie der Contractionen höchst veränderlich.

Der Anfang dieses ganzen hinteren Stückes, einer deutlichen Siphonophorencolonie, ist nahe dem Aufhängefaden stumpf gerundet und erhält daselbst durch seine viel beträchtlichere Mächtigkeit in Höhe und Breite vollständige Abgrenzungslinien gegen das Vorderstück und den Faden selbst. Dicke Wände aus deutlich gekernten Zellen bilden die Substanz und umgeben einen weiten Achsenhohlraum. Die Contouren der Zellen erscheinen auf einzelnen Stellen der inneren und äusseren Grenzfläche schärfer ausgeprägt. Ein Zusammenhang des Hohlraumes mit dem Canal des Aufhängefadens und des Vorderstückes ist wahrscheinlich vorhanden, aber er ist durch die überragende Mächtigkeit der Säule verborgen.

Während nun diese Säule längs einer Seite fast glatt, nur wenig höckerig oder wellig erscheint, ist sie auf der anderen in einer einseitigen Strobilabildeung oder Knospung erst gekerbt, dann lappig. Diesen Einkerbungen entsprechend stehen an der gleichen Seite auf der Wand des Binnenraumes einzelne grosse Wimperhaare. In der Regel kommt deren auf jeden zu bildenden Polypen nur eins, selten stehen auf einer solchen Stelle deren zwei oder drei.

Auf der knospentragenden Seite beginnt die leichte Ausrandung schon ganz nahe am Scheitel, gesteigert wird sie eine Einkerbung zu plumpen, eckig geschnittenen Stücken, in welchen alsbald ein zunächst mit der Längsrichtung ausgedehnter, dann durch stärkere Erweiterung nach dem freien Ende zu T-förmiger Hohlraum auftritt. Weiter formen sich dann diese eckigen Lappen zu polypenförmig ausgezogenen, stumpf zugespitzten, näher der Basis geschwollenen Körpern, was durch dreiseitiges Ausziehen und Verästelung des Hohlraumes angebahnt wird. Endlich setzen sich an den jungen Polypen die Stiele von den Körpern ab, und da hiermit die fadenförmige Einengung der Hauptachse eintritt, so bekommt man von hier an ein ganz anderes Gesamtbild, eine sehr veränderliche Gesellschaft gegenüber der bisherigen nur von dem Schlagen der Wimpern unterbrochenen steifen Ruhe; bis zu einem Dutzend Polypen, die jetzt in ein dichtes Knäuel zusammengeschreckt sich zeigen, sind gleich darnach durch Ausstreckung der rasch wachsenden Stielfäden weit von einander getrennt und entfaltet. An der Achse wird hier eine schwache Spiraldrehung deutlich.

Die weitere Entwicklung der Polypen besteht dann in Umbildung des eigentlichen Körpers zum Nährpolypen und der dorsalen Ansäschwelling zum Nesselapparat. Dieselben wachsen dabei bedeutend,

so dass ich den grössten, der mir überhaupt vorkam, auf seinem besonderen Stiele von 2 Mm. Länge und 0,014 Mm. Dicke (im ausgestreckten Zustand), selbst mit 0,36 Mm. Länge maass. In den Stielen ist, wann und wo sie dicker erscheinen, was sie stellenweise zu thun lieben, besonders nahe der Basis der Polypen der Achsenhohlraum zu sehen. In seiner Wand erscheinen dieselben gekernten Zellen wie an dem Canale der Hauptachse.

Die Leiber der Polypen sind veränderlich, flaschenförmig, in den Wänden stehen lange, gekernte Zellen vertical gegen die Längsachse, die weiten Hohlräume sind mit rundlichem Epithel bekleidet. In den reiferen steht stets eine grosse Wimper an der Spitze der Höhlung, dem inneren Rande des Mundes entsprechend, der endlich auch zum Durchbruch gelangt. Nahe der Basis der Polypen, aber auch an anderen Stellen schwollen die Stiele nicht selten einseitig kolbig an, in starker Contraction erscheinen an den gewellten Contouren die scharfen Zellränder manchmal fast sägezahnartig vorstehend, wie die Sohleschüppchen pristidaktyler Eidechsen.

Aus ein Paar Vorwölbungen an der Seite des Polypen, nahe der Wurzel, entwickelt sich der Nesselapparat in einer Weise, die durch das einseitig stärkere Wachsthum und die dadurch zu Stande kommende spirale Stellung nicht ganz leicht verständliche Bilder liefert. Die rundliche Knospe hat zuerst einen Hohlraum mit Wimperbewegung und sogar umhergetriebenen Blutkörperchen. In der Aussenwand beginnt nun eine Kerbung und Theilung, welche, so lange die ganze Knospe noch rundlich bleibt, an ein Kammrad erinnert. Jeder dabei entstandene Lappen hat wieder seinen Hohlraum. Dabei wächst aber dieser ganze Körper lang aus, durch die Ungleichheit des Wachsthums an der äusseren und inneren Fläche sich spiraling aufdrehend; der centrale Hohlraum und die kleinen Spalträume in den Kerblappen verschwinden, die Zellen wandeln sich in Nesselzellen und wir haben endlich einen plumpen, vielfach aufgerollten, aber auch abrollbaren, beweglichen Nesselfaden an der Basis der durch den geöffneten Mund sich fertig erweisenden Polypen. Während an der Basis dieses Fadens noch weichere gekernte Zellen gefunden werden, liegen weiterhin zweireihig kleine Nesselzellen und nach der Spitze zu zwei oder drei sehr grosse Nesselstäbe. Die eigentliche Spitze bildet darüber hinaus noch eine tentakelartige fadige Verlängerung. Ich hätte gerne zu einem noch vollständigeren Verständnisse einige weitere Untersuchungen angestellt, aber das Material war recht sparsam und was ich davon mit hierher hatte nehmen wollen, ist leider zu Grunde gegangen.

Eine weitere Entwicklung von Deckstücken, Schwimmglocken,

Geschlechtsorganen, eine Buntfärbung einzelner Theile, Charakterisirung der sogenannten Leber, eine Schwimmblase u. s. w. waren niemals vorhanden.

Es ist augenscheinlich, dass wir es hier mit dem Jugendstande einer Siphonophore zu thun haben. Wir kennen von solchen zwar Manches, aber, wie wir sehen werden, nichts, was dem Geschilderten nach Gestaltung oder auch nur nach den Grundzügen der Anordnung nahe zu stehen schiene.

KÖLLIKER beschrieb 1853 eine einzige Larve, die er der Gattung *Forskalia* zutheilte. Er folgerte aus deren Beschaffenheit, dass sie bei ihrer Entwickelung aus dem Ei keine wesentlichen Metamorphosen durchmache, dachte sich jedoch als erstes Stadium einen bewimperten Embryo.

Die junge *Agalmopsis*, welche GEGENBAUR 1854 abbildete, hat in der Achse schon eine Luftblase gebildet, sie besitzt die Anfänge der Glocken, aber zugleich erst einen Polypen und keinen fadenförmigen Stiel. Derselbe Autor hat die Entwickelung aus dem Ei, nach Befruchtung mit Furchung und Theilung des Keimbläschens bei *Agalmopsis*, *Physophora*, *Forskalia*, *Hippopodius*, *Diphyes*, die Umwandlung in eine gewimperte Larve bei *Agalmopsis*, *Physophora*, *Diphyes*, bei letzterer deren Zusammensetzung aus grossen Zellen, dann das knospenförmige Vordrängen einer sich weiter abschnürenden und endlich sich öffnenden Schwimmglocke, die das hintere (nach CLAUS vordere) Stück des Paars werden soll, beschrieben. An jungen Exemplaren von *Physophora*, *Agalmopsis*, *Forskalia* war überall die Luftblase schon sehr entwickelt, am anderen Ende ein ausgebildeter Polyp, dazwischen Knospen der verschiedenartigen Individualitäten. Auch von den beiden unbestimmten Formen GEGENBAUR's (Taf. XVII. Fig. 14 und 9) passt keine zu unserem Bilde, und um die zweite einigermaassen vergleichbar zu machen, müsste man schon mindestens die Darstellung der Schuppe sehr ungenau halten und den Luftsack unter der sogenannten Schuppe versteckt liegend erachten. Das darf man doch gewiss nicht, und ich würde den Gedanken gar nicht ausgesponnen haben, wenn nicht das Bild des Mantels und des ihm innen anliegenden vorderen blassen Stückes unserer Form oberflächlich an das Bild einer Deckschuppe mit dem in ihr liegenden Gefässraum erinnerte. Mich durch etwas derart haben täuschen zu lassen, muss ich natürlich abweisen.

Die vollkommene Medusoidgestalt, Magensack, Nesselorgane und anderes entfernen VOGR's Sprösslinge der Velellen weit von unserem kleinen Geschöpfe. An der jüngsten *Physophora* fand derselbe bereits

die Luftblase, Decktentakel, einen Polypen und einen Nesselfaden. Die jüngste Agalma von VOGT passt ganz in GEGENBAUR's Entwickelungsgang. Die jugendlichen Formen, welche dieser Autor für Galeolaria abbildet, zeigen allerdings eine Art von kugeliger Hülle und einen kurzen Polypenstamm in Verbindung mit einer gefärbten, aus grossen, blassen Kugeln gebildeten Masse innerhalb jener Hülle, aber während nur ein Polyp vorhanden ist, findet man neben diesem schon seine Specialschwimmglocke. Man hat hier übrigens wohl eine abgelöste Geschlechtsknospe vor sich, die wohl nur noch sexuell fungiren wird, während VOGT die Entwicklung zu einer vollständigen Colonie durch Nachbildung der fehlenden Theile erwartet. Im Ganzen glaubt VOGT, dass die Siphonophoren keine grosse Entwicklung durchmachen, dass sie das Ei mit Vollendung der Achse, des Deckstückes, des Nährpolypen und der Schwimmblase verlassen, welch letztere zuweilen vorübergehender Jugendzustand ist.

Die jüngsten Agalma, welche LEUCKART fand, hatten Luftblase und Magensack mit einem Fangfaden, die jüngsten Hippopodium zeigten ihm Schwimmlocken und Polypen neben einander und in gleicher Zahl und Vollendung der Entwicklung. LEUCKART meint, die Wimperembryonen werden sich in einen Magensack umformen, dessen blindes Ende an sich die übrigen Anhänge vorknospen lässt.

CLAUS glaubte die Entwicklung des freigewordenen Siphonophorenembryo betreffs der Continuität der Entwicklung und der Art der Wandlungen und Altersstufen noch als ganz unbekannt bezeichnen zu müssen. Er sah auch die nun schon bekannten jungen Diphyes und Physophora. Er fand aber bei den (bei Nizza auch bei meinem früheren Aufenthalte dort unendlich häufigen) kleinen Agalma Sarsii einen durch abweichende Anordnung der Deckstücke und Nesselorgane charakterisierten Larvenzustand, wonach er den Athorybiatypus in Beziehung zu Agalma als eine auf jüngerem Stadium verharrende Entwickelungsform ansah, in welcher die Entwicklung der Deckschuppenkrone die der Schwimmsäule verdränge. Jene Differenz der Nesselfäden hatte übrigens schon LEUCKART als zwischen jüngeren und älteren Agalmen auffällig bezeichnet, und auch KEFERSTEIN und EHLERS fanden das bestätigt.

Da ist nirgends etwas, was uns einen Schlüssel für unsere Form gäbe. Auch bei fremden Autoren finde ich nichts. HUXLEY sah die ganz jungen Physalien schon bei einem Polypen und rudimentärem Tentakel mit einer verhältnissmässig grossen Luftblase ausgerüstet. ALEX. AGASSIZ gab für *Nanomia cara* die Entwicklung aus einem frei schwimmenden einfachen geschlossenen aus dem Ei oder aus

Knospung hervorgegangenen Polypen durch Nachbildung der weiteren Stücke.

So ist es uns auch für jetzt nicht möglich zu sagen was aus der von uns beschriebenen Form später wird und woher sie gekommen ist. Das vordere Stück bot bis dahin gar keinen Anhalt für die Meinung, es werde etwa später zur Schwimmsäule werden, ebensowenig aber konnten für die vordersten Kerbstücke des hinteren Abschnittes Differenzen gegen die nachfolgenden bemerkt und daraus sie als jugendliche Schwimmglocken gedacht werden. Das Wachsthum des hinteren Abschnittes, bevor an ihm Polypenmäuler geöffnet sind, muss doch wohl auf Kosten des Materials im vorderen und namentlich in dem durch den Aufhängefaden verbundenen Mantel geschehen. Der letztere muss entweder aus einem Ei oder als Knospenproduction an einem Mutterorganismus entstanden sein und in sich die junge Siphonophoren-colonie getrieben haben. Er ist jedenfalls ein vergängliches Larvenorgan und seine Rolle um die Zeit, in welcher der Organismus in unsere Hand kam, nahezu ausgespielt. Der Vergleich mit anderen häutigen, erst mächtig ausgebreiteten, später hinfälligen Larvenorganen liegt nahe.

Die Figuren werden ohne weitere Erläuterungen verstanden werden. 1 und 2 stellen die junge Siphonophore in ihrem Mantel von der Seite und von der Oeffnung aus gesehen, dar, bei nur zwei- bis dreimaliger Vergrösserung; 2 und 3 die herausgenommene Siphonophore mit dem Aufhängefaden und dem nächsten Stückchen des Mantels bei ungefähr vierzigfacher und hundertundfünfzigfacher Vergrösserung.

---

