

Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren.

Von

Walter Richter

(Rudolstadt-Thüringen).

Mit Tafel XXVII—XXIX und 13 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut Straßburg.)

Nach der heute noch allgemein geltenden Anschauung verläuft die Entwicklung der Hydromedusen in der schon von AGASSIZ (1862) auf Grund seiner Untersuchungen von *Syncoryne mirabilis* (*Coryne mirabilis* Agassiz) geschilderten Weise. AGASSIZ fand am Scheitel der jungen Medusenknospen eine Verdickung des Ectoderms (Glockenkern), die sich in das Innere einsenkt und den Entodermeschlauch so einstülpft, daß er die Gestalt eines doppelwandigen Bechers annimmt. Die beiden Entodermblätter dieses Bechers (primäre Entoderm-lamelle, WEISMANN) verschmelzen in vier Längsstreifen miteinander (sekundäre Entoderm-lamellen, WEISMANN), so daß zwischen ihnen vier mit der Leibeshöhle (Magen) kommunicierende Hohlräume entstehen, die sog. Radialkanäle. In der weiteren Entwicklung höhlt sich der Glockenkern aus, legt sich dem Entoderm dicht an, und bildet die Auskleidung der so entstandenen Glockenhöhle. Indem sich der Boden der Höhle zum Manubrium erhebt, und ihre obere Wand nach außen durchbricht, ist die Grundform einer Meduse erreicht.

Diese Anschauung wurde, wie gesagt, allgemein als richtig anerkannt, nur zwei Autoren: ALLMAN (1871) und F. E. SCHULZE (1873) wichen in ihren Abhandlungen über die Entwicklung der Medusen mehr oder weniger von AGASSIZ ab, ihre Angaben fanden aber wenig Anklang.

Im Jahre 1878 wies CLAUS für die Schwimmglocken von *Hali-stemma tergestinum* die Existenz der Entoderm-lamelle nach, und übertrug damit die AGASSIZSche Auffassung auch auf die medusoiden Individuen der Siphonophoren. Eine weitere Bestätigung und einen

vollkommeneren Ausbau erfuhr diese Lehre durch WEISMANN (1883), der in seiner großzügigen Untersuchung über die Entstehung der Keimzellen der Hydrozoen seine bekannten weitgehenden Folgerungen über die Entstehung der Gonophoren aus rückgebildeten Medusen und die selbständige Wanderung der Keimzellen zog.

Alle diese bisherigen Angaben werden hinfällig durch den von GOETTE (1904) erbrachten Nachweis, daß in den jüngsten Medusenanlagen niemals ein doppelwandiger, einheitlicher Entodermbecher vorliegt, sondern stets vier getrennte Entodermschläuche. Diese Schläuche entstehen aus vier durch Täniolen getrennte Rinnen des Entoderms, indem die Zipfel dieser Magenrinnen völlig unabhängig vom Glockenkern als vier getrennte Schläuche (Radialschläuche) emporwachsen. Sie können sich einander sehr nähern, so daß es den Anschein erweckt, als ob sie zusammenstoßen, sind aber in Wahrheit stets durch eine allerdings oft sehr feine Grenzlamelle voneinander geschieden. Der Glockenkern paßt sich bei seinem meist gleichzeitigen Vordringen ins Innere der Gestalt der Kanäle an, erscheint also anfangs vierkantig, da er auch in die zwischen den Kanälen liegenden Spalträume vordringt. Während der Ausdehnung der Umbrella platten sich die Radialschläuche ab, ihre Kanten werden zu soliden, immer breiter werdenden Platten, die dann sekundär in den Interradien miteinander verschmelzen, und so erst die sekundäre Entodermlamelle WEISMANNS, von GOETTE »Umbrellarplatte« genannt, bilden. Die weitere Entwicklung erfolgt, wie bisher angegeben, durch Erhebung des Manubrium usw.

Diese Feststellung des tatsächlichen Entwicklungsganges der Medusen muß naturgemäß die ganze bisherige Anschauung über die Beziehungen der Hydrozoa untereinander von Grund auf umgestalten, da durch sie nicht allein die AGASSIZSche Lehre, sondern auch alle aus dieser abgeleiteten Folgerungen über die erste Entstehung der Medusen aus Polypen, und die Beziehungen der Medusen zu den Gonophoren, hinfällig werden.

Da sich die Untersuchungen GOETTES jedoch nur auf die Hydromedusen erstreckten, war es wünschenswert, auch die Siphonophoren auf diese Befunde hin zu studieren; ich folgte daher gern der Aufforderung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. GOETTE, eine Bearbeitung der Entwicklung der Gonophoren bei Siphonophoren vorzunehmen. Meine ursprüngliche Absicht, eine möglichst große Zahl von Siphonophoren speziell auf diese Frage hin zu untersuchen, konnte ich leider für die vorliegende Arbeit nicht durchführen, da sich unerwartete technische und systematische Schwierigkeiten einstellten.

Ich möchte mich daher darauf beschränken, von all den untersuchten Formen hier nur von *Rhizophysa*, *Physalia* und *Hippopodius* eine möglichst eingehende Beschreibung der Entstehung der Keimzellen und der Entwicklung der Gonophoren zu geben.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. GOETTE, bin ich für seine wertvollen Anregungen und zahlreichen Ratschläge zu großem Dank verpflichtet, desgleichen danke ich Herrn Privatdocenten Dr. E. BRESSLAU für die ebenso liebenswürdige wie unermüdliche Unterstützung, die er mir bei der Anfertigung der Arbeit zuteil werden ließ.

***Rhizophysa filiformis* Forskal.**

Die anatomischen und histiologischen Verhältnisse der Geschlechtsorgane von *Rhizophysa* machen diese Form ganz besonders zum Studium der Entwicklung der Gonophoren geeignet. Die verschiedensten Entwicklungsstadien sowohl männlicher als weiblicher Geschlechtsindividuen sind an einer Kolonie zu finden, und infolge der frühen Bildung der Grenzlamelle zwischen Ecto- und Entoderm werden außerordentlich klare Bilder erzielt.

Trotzdem wurde diese Form bisher einer genaueren Untersuchung kaum unterworfen. Bei den älteren Autoren finden sich nur unklare Angaben, und auch GEGENBAUR (1854) gibt nur eine eingehende Beschreibung des Aufbaues und der einzelnen Anhänge des Stammes. Ausgebildete Geschlechtsorgane hat er nicht gefunden, doch glaubt er ihre Anlagen in »ein bis vier zwischen je zwei Einzeltieren stehenden Bläschen« erkannt zu haben. Er beobachtete, daß diese einfachen Ausstülpungen der Stammeswand sich in an der Basis eingeschnürte Bläschen verwandeln, die an der Oberfläche stumpf konische Erhabenheiten zeigen, so daß das Ganze die Gestalt der mittelalterlichen Morgensterne annimmt. Indem diese Erhabenheiten weiter auswachsen, zeigt das ganze Organ in der entwickeltesten Form, in der GEGENBAUR es antraf, die Gestalt eines Träubchens.

Nachdem KEFERSTEIN und EHLERS (1861) ebenfalls ein Exemplar ohne Geschlechtsorgane gefunden hatten, glaubt CHUN (1882) die auch von ihm beobachteten Träubchen mit größter Wahrscheinlichkeit als die späteren Geschlechtsindividuen bezeichnen zu können, da die Seitenäste dieser Trauben in ihrem Aufbau völlig den entsprechenden Teilen von *Physalia* gleichen.

Während bis dahin immer nur junge, noch nicht voll ausgebildete Kolonien untersucht waren, fand CHUN (1897) endlich ausgewachsene

Exemplare, deren Geschlechtsorgane er ausführlich beschreibt. Bei den jüngeren Exemplaren alternieren nach ihm die Geschlechtsträubchen regelmäßig mit den Polypen, während sich bei den älteren gelegentlich zwei bis sechs und mehr Trauben in den Internodien finden. Die Größe der Trauben nimmt stets von dem Pneumatophor nach dem unteren Ende des Stammes zu. Die Knospungszone für die Gonophoren rückt auffällig weit an dem Luftschild des Pneumatophors in die Höhe; die jüngsten Knospen bestehen aus einer einfachen Hervorwölbung des Ecto- und Entoderms, letzteres von Anfang an mehrschichtig, den Binnenraum der Knospe fast ganz ausfüllend. »Erst später weitet sich die anfänglich spaltförmige Knospenleibeshöhle aus, und die ovale Form annehmenden Genitalanlagen treten als zweischichtige umfängliche Säckchen entgegen.«

An diesen Genitalsäckchen entstehen halbkugelige Knospen, die dem Ganzen eine maulbeerförmige Gestalt verleihen und aus diesen die 20—30 Seitenzweige der Genitaltraube. An jedem dieser Zweige wölbt sich eine relativ große Knospe vor, »welche durch Ausbildung eines Glockenkerns sich als die Anlage der voraussichtlich weiblichen Medusenglocke erweist«, die nun, »nach dem für knospende Anthomedusen bekannten Modus ihre Subumbrella, die Gefäßlamelle mit den vier in einem Ringkanal einmündenden Radiärgefäß und das Velum anlegt«. Der von der Medusenglocke an gerechnete proximale Abschnitt des Seitenzweiges wird zum späteren Stiel mit den männlichen Gonophoren, der distale hingegen zum Genitaltaster. Die männlichen Gonophoren entstehen als einfache Erhebungen mit leicht verdicktem Entoderm, das aber bald fast den ganzen Binnenraum als mehrschichtige Lage erfüllt. »Schon aus diesen frühen Stadien ergibt es sich, daß die an das Ectoderm angrenzenden Entodermzellen als männliche Keimzellen aufzufassen sind, welche bei der durch Anlage des Glockenkerns bedingten Umformung in ein Medusoid, sich allmählich von dem eigentlichen Spadix-Epithel sondern und zwischen beide Schichten, nämlich dem dünnen ectodermalen Überzug des Manubriums und dem Spadix zu liegen kommen.« Eine Einwanderung in den Glockenkern konnte er nicht nachweisen. Außer der Kritik dieser CHUN'schen Angaben von K. C. SCHNEIDER (1898), die sich hauptsächlich gegen die Auffassung der Genitaltrauben als verzweigte Blastostyle wendet¹, liegen neuere Untersuchungen über die Geschlechtsorgane von *Rhizopysa* nicht vor.

¹ Vgl. die Anmerkung auf S. 578.

Eigene Untersuchungen.

Da die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die erste Anlage der Geschlechtsknospen und deren Entwicklung zu Geschlechts-träubchen mit den Befunden von CHUN (bis auf seine Angaben über die Stellung des weiblichen Gonophors und des Genitaltasters, auf die ich später zurückkomme) übereinstimmen, so begnüge ich mich damit, auf dessen oben zitierte Angaben darüber hinzuweisen und beginne mit der Entwicklung der an den Seitenästchen der Traube knospenden Gonophoren.

Weibliche Gonophoren.

Die Anlage der weiblichen Gonophoren geht der Bildung der männlichen voraus. An den Seitenästchen der Genitaltraube, die ein einschichtiges Ectoderm besitzen, während das Innere fast ganz mit dichtgedrängten Entodermzellen angefüllt ist, zeigt sich jeweils ungefähr in der Mitte eine Vorwölbung aus einschichtigem Ecto- und Entoderm. Diese Knospe, deren Größe ungefähr ein Drittel der Dicke des Seitenästchens erreicht, ist die Anlage des weiblichen Gonophors. Schneidet man eine solch jüngste Knospe quer, so kann man auf den Schnitten gut verfolgen, wie das anfänglich kreisrunde Lumen der Knospe in ein vierzipfeliges übergeht. Ich gebe auf Taf. XXVII, Fig. 1 zwei Schnitte einer solchen Serie wieder. Der erste Schnitt (*a*) zeigt den untersten Teil der jungen weiblichen Knospe; sie ist hier noch nicht völlig aus dem Seitenast, aus dem sie entspringt, herausgewachsen, daher wird derselbe im Längsschnitt sichtbar. Im zweiten Schnitt (*b*) ist das vorher kreisrunde Lumen (*L*) deutlich vierzipfelig, vom Seitenast ist nur noch das Ectoderm getroffen. Auf den nächsten Schnitten verschwindet das Lumen völlig, und es zeigt sich nur noch eine gleichmäßige Entoderm-schicht; vom Glockenkern ist noch nichts zu sehen. Diese Befunde schließen sich durchaus an die Beobachtungen GOETTES an, der bei den Hydromedusen gleichfalls schon in dem unteren Ende der jüngsten Knospe, dem späteren Stiel des Gonophors, die durch vier getrennte Verdickungen des Entoderms (Täniolen) hervorgerufenen vier Magen-rinnen fand.

Im nächst älteren Stadium haben die Vorgänge, die zum medusoiden Bau führen, schon begonnen. Untersuchen wir Längsschnitte einer solchen Knospe, da Querschnitte in diesem Stadium begreiflicherweise (vgl. Fig. 2) nur schwer instruktive Bilder ergeben, so finden wir, daß

die Zipfel der vier Magenrinnen zu vier getrennten Radialschläuchen emporzuwachsen beginnen, während gleichzeitig, aber völlig unabhängig davon, die Bildung des Glockenkerns einsetzt. Fig. 2 stellt den mittleren Schnitt einer solchen Längsschnittserie dar. Man erkennt, daß auf der rechten Seite ein feiner entodermaler Kanal (*rad.*) sich aus der Magenhöhle (*L. H.*) erhebt, während auf der linken Seite eine derartige Ausstülpung nicht sichtbar ist. Wenn auch damit selbstverständlich nicht ohne weiteres bewiesen wird, daß dieser rechts emporwachsende Kanal eine direkte Fortsetzung der entsprechenden Magenrinne des Stieles ist, so zeigt dieser Befund doch immerhin, daß das Entoderm sich auf keinen Fall becherförmig ein senkt, um die sog. primäre Entodermlamelle zu bilden, sonst müßte sich ja notwendigerweise auch auf der andern Seite ein Lumen, d. h. ein Zwischenraum zwischen den beiden angeblich eingebuchteten Entodermblättern finden.

Nach der bisherigen Anschauung konnte allerdings in derart jungen Knospen eine solche Entodermlamelle noch gar nicht vorhanden sein, da ja, wie die Fig. 2 zeigt, der Glockenkern (*Glk.*), der diese Lamelle bilden soll, sich noch gar nicht in das Innere der Leibeshöhle eingesenkt hat. Er liegt noch ziemlich eben über dem Entoderm und entsteht nicht durch eine Einstülpung des gesamten Ectoderms, sondern durch eine rege Teilung einzelner basaler Ectodermzellen, die sich radiär anordnen, und so den Anfang zur Bildung eines Lumens im Inneren andeuten, während das eigentliche Ectoderm (*ect*) ununterbrochen über die Glockenkernanlage hinwegzieht.

Aber auch in dem nächsten Stadium, in dem sich der Glockenkern bereits völlig eingesenkt hat, ist von einer primären Entodermlamelle nichts zu sehen; wiederum zeigt sich in einem Längsschnitt (Fig. 3) auf der rechten Seite die Lichtung des jetzt bereits hoch emporgewachsenen Kanals (*rad.*), während erst auf den nächsten Schnitten der linke Kanal sichtbar wird und der rechte wieder verschwindet. Beweisen schon derartige Längsschnitte, daß es sich auch hier nicht um eine primäre Entodermlamelle handeln kann, sondern höchstens um eine sekundäre, so zeigt ein Querschnitt durch ein gleichaltes Stadium, daß auch eine solche nicht vorliegt. Ich bilde in Fig. 4 absichtlich einen etwas schräg getroffenen Schnitt ab, da er mir instruktiver erscheint. Der Glockenkern, der nach der bisherigen Anschauung in den jüngsten Stadien sich unbedingt als ein kreisförmiges Gebilde zeigen müßte, während erst nach der Verschmelzung der Entodermlamelle die oft angetroffene vierzipflige Gestalt als sekundäre Bildung verständlich wäre, tritt hier von Anfang an vierzipflig auf. Da die Enden dieser Zipfel bis an das Ectoderm

reichen, so kann eine ununterbrochene Entodermschicht auch hier nicht vorliegen. Von den Kanälen (*rad.*) sieht man in der Fig. 4 nur den unteren und den linken deutlich, während die beiden andern gar nicht getroffen sind, da der Schnitt hier durch den höher gelegenen Teil der Knospe ging, wo die Lichtungen noch fehlten. — Die in den Fig. 3, 4 sichtbaren Nesselzellen (*n*) bilden sich schon frühzeitig im Ectoderm der Seitenästchen (Fig. 1). Bei der Hervorwölbung der Gonophoren gelangen sie auch in diese, wo sie sich besonders in den männlichen Gonophoren an der Spitze derselben anhäufen.

Dadurch, daß wir in diesen jüngsten Knospen zuerst einen bereits emporwachsenden Kanal ohne Glockenkern (Fig. 2), dann den eingesunkenen Glockenkern mit vier getrennten Radialschläuchen (Fig. 3 und 4), also weder eine primäre, noch sekundäre Entodermlamelle gefunden haben, wird wohl hinreichend bewiesen, daß die von GOETTE angegebene Art der Entwicklung durch vier getrennte Radialschlüche auch bei *Rhizophysa* vorliegt. Immerhin könnte noch behauptet werden, daß zwischen den von mir abgebildeten Knospen ein Stadium existiere, in dem die primäre wie sekundäre Entodermlamelle nachweisbar sei. Diesen Einwand muß ich für *Rhizophysa* bestehen lassen. Da aber, dieses Zwischenstadium vorausgesetzt, der in der jüngsten Knospe (Fig. 2) deutlich sichtbare Kanal nicht erklärt werden könnte, da wir ferner bei der so nah verwandten *Physalia* sehen werden, daß ein derartiges hypothetisches Zwischenstadium nicht existiert, und da endlich die sog. sekundäre Entodermlamelle erst in den jetzt zu besprechenden Stadien auftritt, so halte ich die bisherige Auffassung der Entwicklung für widerlegt, so lange nicht in so jungen Stadien, wie die besprochenen, eine ununterbrochene Lamelle auf Querschnitten nachgewiesen wird.

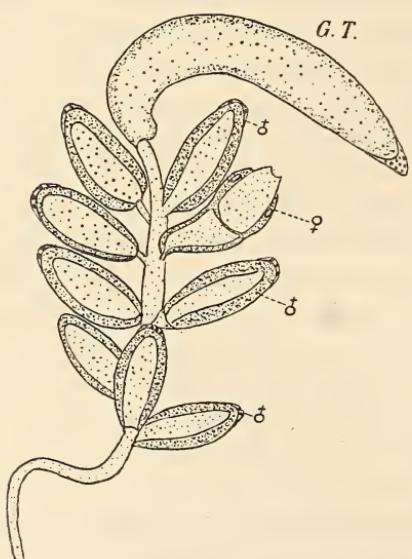
Wir haben bisher nur die ganz jungen Knospen untersucht, die besonders für Querschnitte nicht leicht zu orientieren waren, da sowohl weibliche, wie männliche Gonophoren nicht rechtwinklig aus dem Seitenast, sondern schräg nach oben gerichtet hervorwachsen. Schon in den nächstälteren Knospen haben sich die bisherigen ursprünglichen Verhältnisse völlig geändert. Der Glockenkern, dessen Zellen sich schon im vorhergehenden Stadium (Fig. 3) radiär geordnet hatten, und so deutlich den Anfang der späteren Glockenhöhle (*Gl.H.*) zeigten, hat sich vom Ectoderm zurückgezogen, und die jetzt erst zusammenstoßenden Entodermschlüche sind miteinander zur Bildung der Umbrellarplatte, wie GOETTE die sekundäre Entodermlamelle WEISMANNS nennt, verwachsen. Doch kann man auch hier noch auf Querschnitten deutlich sehen, daß die Kanäle ursprünglich getrennt waren, da bisweilen (in

Fig. 5 oben rechts) die Verbindung des Glockenkerns mit dem äußeren Ectoderm noch durch eine dünne Lamelle aufrecht erhalten ist. In gleicher Weise spricht hierfür auch die aus der Lage der Kerne gut erkennbare radiäre Anordnung der Entodermzellen um das Lumen der einzelnen Kanäle. Selbst wo diese Anordnung nicht mehr so klar hervortritt, wie in den älteren Stadien (Fig. 6), ist doch niemals eine ununterbrochene Zweischichtigkeit des Entoderms nachweisbar.

So zeigt also *Rhizophysa* in zwei in der Entwicklung nur wenig voneinander getrennten Stadien erstens und zwar gerade in den jüngsten Knospen, die von GOETTE für die Hydromedusen angegebenen ursprünglichen, getrennten vier Radialschlüsse, anderseits erst in den etwas älteren Knospen die zusammenhängende Entodermsschicht, die bisher als Entodermlamelle für die ursprüngliche Bildung galt.

Bei der weiteren Entwicklung kommt es zur Bildung des Ringkanals in der Spitze des Gonophors. Dies geschieht hier nicht dadurch, daß

die Kanäle nach oben zu sich einander nähern und dann verwachsen, sie verlaufen vielmehr bis an ihr Ende getrennt. Allmählich treten in dem zwischen den oberen Enden der Kanäle liegenden Entoderm Spalträume auf (Fig. 6 **), die nach und nach mit den Kanälen in Verbindung treten und so zu einer völligen Verschmelzung führen. Der Glockenkern, der seine vierkantige Gestalt noch ziemlich lange beibehält, rundet sich allmählich mehr und mehr ab, während in seinem Inneren die Glockenhöhle sich immer weiter ausweitet. Zuletzt bildet der Glockenkern nur mehr ein einschichtiges Epithel, das sich dem Entoderm eng anlegt



Textfig. 1.

Ausgebildeter Seitenast einer Genitaltraube von *Rhizophysa*. G.T., Genitaltaster. ♂ männliche, ♀ weibliche Gonophoren. Vergr. ungefähr 15x.

(Fig. 7 ect"). Es ist somit der medusoide Bau des weiblichen Gonophors im wesentlichen erreicht, zu einer Erhebung des Entoderm Bodens und zur Bildung des Manubriums kommt es bei den von mir untersuchten ältesten Formen nicht, auch ein vollständiger Durchbruch des Ectoderms an der Spitze, und somit eine Öffnung der Glockenkernhöhle

nach außen, wurde nicht beobachtet; das Ectoderm verdünnt sich dort zwar außerordentlich, doch bleibt die Höhle immer durch eine starke Lamelle verschlossen (Fig. 7).

Betreffs der Stellung des weiblichen Gonophors am ausgebildeten Seitenast kann ich die Angaben CHUNS (1897a) nicht bestätigen. Bei den von mir untersuchten größten Genitaltrauben waren, wie ein Blick auf Textfig. 1 lehrt, an den Seitenästchen stets drei Regionen zu unterscheiden. Das unterste Drittel bildet der lang ausgezogene Stiel, das zweite Drittel die Ansatzstelle der Gonophoren, weibliche wie männliche, das letzte Drittel endlich der durch eine Einschnürung deutlich abgehobene Genitaltaster. In der Region der Gonophoren steht die weibliche nicht an der Spitze, sondern an der Basis des oberen Drittels dieser Region, so daß oberhalb ihrer Ansatzstelle noch zwei bis drei männliche Gonophoren entspringen.

Wenn CHUN schreibt: »Die Medusenglocke markiert die Grenze zweier Abschnitte des Seitenzweiges, welche verschiedene Bedeutung gewinnen, insofern die proximale Hälfte den späteren Stiel mit den männlichen Gonophoren umfaßt, die distale hingegen zum Genitaltaster sich umbildet«, und auch eine entsprechende Figur abbildet (Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1897 S. 103), so muß ich, da ein Versehen bei der Größe der Objekte nicht anzunehmen ist, eine Deutung dieser so verschiedenen Befunde dahingestellt sein lassen.

Über den Ort der Entstehung der Keimzellen herrscht noch immer tiefes Dunkel. Selbst bei den ältesten bisher untersuchten weiblichen Gonophoren konnte nicht eine Andeutung der beginnenden Differenzierung beobachtet werden. Es wird daher allgemein angenommen, daß die Eizellen erst nach der Loslösung der ganzen Genitaltraube oder einzelner Stiele während ihres freien Lebens zur Reifung kommen; ich werde bei der Besprechung der weiblichen Gonophoren von *Physalia* näher auf die Frage eingehen.

Entwicklung der männlichen Gonophoren.

Die männlichen Gonophoren von *Rhizophysa*, wie die einiger anderer Siphonophoren zeigen im ausgebildeten Zustand nur zwei Radialkanäle, und bieten dadurch ein interessantes Objekt für die Frage, wie sich in diesem Falle einsteils die Magenrinnen in den Knospen, anderseits der Glockenkern bei seinem Vordringen ins Entoderm verhalten. Wie wir bei den weiblichen Gonophoren gesehen haben, setzt die Entwicklung in den jüngsten Knospen stets mit der Entstehung von vier Magen-

rinnen ein, die dann zu den Radialkanälen überleiten. Für die nur zwei Kanäle besitzenden männlichen Gonophoren hätten wir also eine entsprechende Reduktion der Magenrinnen in den jüngsten Knospen zu erwarten. Schneidet man eine ganz junge männliche Knospe quer, so findet man zunächst an der Basis ein vierzipfeliges Lumen, wie in den weiblichen Gonophoren (Fig. 8 a). Verfolgt man die Schnittserie bis an die Spitze der Knospe, so verschwinden zwei einander gegenüberliegende Zipfel (Fig. 8 b) und das Lumen des Stieles wird deutlich zweizipflig, d. h. schlitzförmig (Fig. 8 c), bis es dann in den letzten Schnitten völlig verschwindet und nur noch ein einheitliches Entoderm vorliegt.

Diese Übereinstimmung in der Zahl der Magenrinnen und der aus ihnen, wie wir sehen werden, hervorgehenden Radialschläuche beweist zur Genüge, daß das Auftreten und die Zahl der letzteren ausschließlich von der Bildung der Magenrinnen¹ abhängt.

Der Übergang der Magenrinnen in die Schläuche, den ich bei den weiblichen Knospen auf Querschnitten nicht verfolgen konnte, ist hier gut zu beobachten, wie z. B. Schnitt a der in Fig. 11 abgebildeten Serie zeigt, der gerade die Ebene getroffen hat, in der sich die Kanäle von der Magenhöhle der Knospe abzweigen. In den nächsten Schnitten finden sich dann nur noch die beiden Kanäle, die innerhalb der sehr starken Entodermschicht zur Knospenspitze hinziehen und sich dabei immer mehr dem Ectoderm nähern (Fig. 11 b, rad.). Wenn auf diesen Schnitten die Kanäle in der Regel nur als einfache Löcher im Entoderm (ohne deutliche Zellabgrenzung) erscheinen (Fig. 11 b), so liegt dies daran, daß die Kanäle infolge der starken Krümmung, in der sie nach oben ziehen (Fig. 10 rad.), meist nicht genau quer getroffen werden. Der Glockenkern wird erst auf noch höher durch den Apex der Knospe geführten Schnitten sichtbar (Fig. 11 c, Gl.K.), da er, wie wir sehen werden, überhaupt nicht tief in das Entoderm vordringt.

Seine Bildung beginnt, wie bei den weiblichen Gonophoren, mit einer Vermehrung der Ectodermzellen am Scheitel der Knospe, wie dies Fig. 9, das jüngste beobachtete Stadium, aufs deutlichste erkennen läßt. Nachdem sich die tiefer liegenden Zellen radiär geordnet haben, dringt ihre Masse nach innen gegen das centrale Entoderm zwischen den beiden

¹ Derartige Magenrinnen, d. h. Einbuchtungen des Entoderms, finden sich auch in den andern Anhängen des Siphonophorenstocks, besonders in den Tastern, z. B. bei *Physalia*, wo ihre Zahl zwischen 3 und 8 variiert. Für die Gonophoren hat sich im Laufe der Zeit die Vierzahl der Magenrinnen fixiert, die sich dann sekundär (bei den männlichen Knospen von *Rhizophysa*) wieder auf zwei reduzieren.

Kanälen vor, und höhlt sich sackförmig aus (Fig. 10). Nach der bisherigen Anschauung müßte dieser gerade in das Innere vordringende Glockenkern stets einen kreisförmigen Querschnitt haben, da er ja das Entoderm becherförmig einstülpen soll. Wir sahen aber bei den weiblichen Gonophoren bereits, daß dies nicht der Fall ist, dort erschien er vielmehr, den vier getrennten Radialschlüchen entsprechend, vierzipflig. In einer ganz neuen Gestalt aber erscheint er bei den männlichen Gonophoren. Da er bloß zwischen zwei Radialschlüchen liegt, nimmt er in Anpassung an diese im Querdurchschnitt eine ovale Form an. Im Schnitt c der Fig. 11, der durch das obere Ende des Gonophors geht, ist diese Gestalt des Glockenkerns gut erkennbar. Er stößt oben und unten an das Ectoderm an, ein Zeichen, daß auch hier wieder die Kanäle getrennt auftreten. Die in diesem Schnitt auftretende seltsame Verzerrung nach der einen Seite (Fig. 11 links unten) ist daraus zu erklären, daß der Glockenkern niemals genau senkrecht in das Innere vordringt, sondern immer nach einer Seite hin verschoben, wie dies ja aus Fig. 10 ersichtlich ist. Diese Asymmetrie ist oft so stark ausgebildet, daß dadurch die Querschnitte bei der ersten Durchsicht fast unverständliche Bilder geben.

In dem Längsschnitt durch ein solches etwas jüngeres Stadium (Fig. 10) sieht man, wie schon erwähnt, deutlich den nur auf einer Seite in weitem Bogen bereits hoch emporgewachsenen Kanal (*rad.*), während der Glockenkern noch nicht völlig ins Innere vorgedrungen ist. Ich habe diese Verhältnisse, die das selbständige Emporwachsen der Kanäle so schön demonstrieren, schon bei den weiblichen Knospen besonders hervorgehoben. Ich glaube, daß so klare Befunde, wie sie hier die männlichen Gonophoren bieten, die Lehre von der Existenz einer primären doppelwandigen Entodermlamelle bei den Siphonophoren endgültig beseitigen müssen. Denn wie sollte sich hier der Kanal durch Verschmelzung der Lamelle gebildet haben, wo doch der Glockenkern, der diese Lamelle erst bilden soll, noch nicht einmal um ein Drittel der ganzen Länge des Kanals vorgedrungen ist.

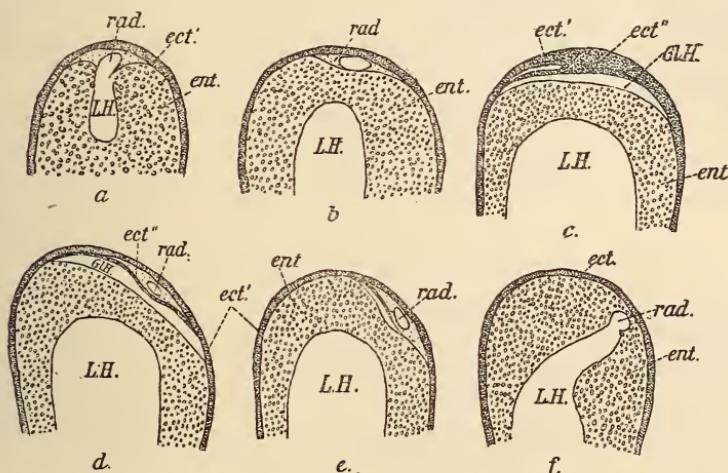
Die weitere Entwicklung des Gonophors zum medusoiden Bau geschieht hier in sehr einfacher Weise, wie auch bei den andern von mir untersuchten Siphonophoren gerade von den männlichen Gonophoren oft die einfachsten Wege zur Erreichung dieses Ziels eingeschlagen werden, was allerdings nicht ausschließt, daß in andern Fällen diese Entwicklung bis zur Unkenntlichkeit kompliziert sein kann. Die Veranlassung zu dieser vereinfachten Entwicklung geben die bei *Rhizopysa* sehr früh auftretenden Keimzellen. Sie differenzieren sich nicht

erst in den Gonophoren, sondern schon in den Seitenästchen, an denen diese knospen. Schneidet man ein derartiges Ästchen ungefähr in dem Alter, in dem die weibliche Gonophorenknospe sich gerade anlegt, längs, so findet man in dem vielschichtigen Entoderm zahlreiche Kernteilungen, wie sie gerade für die Spermatogenese typisch sind. CHUN scheint diese Stadien übersehen zu haben, denn er schreibt (1897a, S. 69): »Sobald die männlichen Gonophoren sich halbkugelig abrundeten, erfüllt das Entoderm fast den ganzen Binnenraum als mehrschichtige Lage. Schon auf diesen frühen Stadien ergibt es sich, daß die an das Ectoderm angrenzenden Entodermzellen als männliche Keimzellen aufzufassen sind.«

Aus dem Seitenast wandern die Keimzellen mit den noch indifferennten Entodermzellen nun in Mengen in die jungen Gonophorenknospen ein, wo sie sich besonders in dem oberen Teil anhäufen. Infolgedessen findet der Glockenkern bei seinem Vordringen ins Innere schon eine vielschichtige solide Lage von Zellen vor, und wird an seiner weiteren Entwicklung zur typischen Glockenhöhle gehindert. Während sonst erst die Glockenhöhle durch die einwandernden Keimzellen sekundär wieder verdrängt wird, bleibt sie hier von Anfang an spaltförmig, so daß der Glockenkern der Entodermkuppe wie eine Calotte aufsitzt (Fig. 12).

Die bisher abgebildeten Längsschnitte (Fig. 10 u. 12) waren alle so getroffen, daß die Schnittrichtung die längere Seite des ovalen Gonophors traf, so daß also auch die beiden in dieser Ebene liegenden Kanäle zugleich, oder kurz hintereinander in der Serie sichtbar wurden. Solche Schnitte sind jedoch ohne spezielle Orientierung verhältnismäßig selten zu sehen, viel häufiger wird das Gonophor in einer andern, zu der oben beschriebenen Richtung mehr oder minder rechtwinkelig stehenden Ebene getroffen, also etwa parallel der Linie *A—B* der Fig. 11 b. Eine Längsschnittserie durch ein in dieser Richtung getroffenes Gonophor, das etwas älter ist, wie das der Fig. 12, gebe ich in Textfig. 2 wieder. In Schnitt *a* ist der Übergang der Leibeshöhle (*L. H.*), die nur in ihrem oberen Ende getroffen ist, in den schon halb quer getroffenen ersten Kanal (*rad.*) zu sehen. In dem zweitnächsten Schnitt *b* kommuniziert die Leibeshöhle, bis unten sichtbar, mit der des Stammes, der Kanal ist jetzt ganz quer getroffen und liegt dem Ectoderm dicht an; der Glockenkern ist auf diesem Schnitt noch nicht sichtbar. Der Schnitt *c* geht bereits durch die Mitte des Gonophors, es ist hier natürlich von den Kanälen nichts zu sehen, wohl aber erkennt man den Zusammenhang des Glockenkerns mit dem äußeren Ectoderm. Von dem Glockenkern selbst ist in diesen Stadien immer nur die obere Wand, die bei

normaler Entwicklung das Subumbrellarectoderm (*ect''*) bilden würde, gut erkennbar, sie liegt in diesem Schnitt dem Ectoderm, in dem Schnitt, wo der zweite Kanal sichtbar wird (*d*), dem Entoderm desselben dicht an. Der Boden des Glockenkerns, der in dem etwas jüngeren Stadium (Fig. 12) noch nachweisbar war (*ekt''*), ist hier so dünn geworden, daß er nicht mehr als gesonderte Schicht nachzuweisen ist. Der zweite Kanal, der auf Schnitt *d* zuerst auftrat, erscheint hier und auf den folgenden Schnitten (*e*) quer getroffen, genau wie in dem entsprechenden Schnitt *b* der erste Kanal, nur daß jetzt die Glockenhöhle und die obere Wand des Glockenkerns gut erkennbar sind. In diesen, wie in den



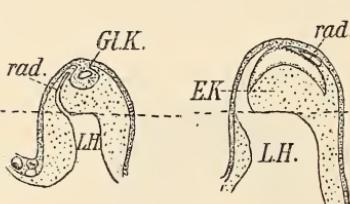
Textfig. 2.

Ausgewählte Schnitte einer Längsschnittserie durch ein männliches Gonophor von *Rhizophysa*. *ect.*, Ectoderm; *ent.*, Entoderm; *L.H.*, Leibeshöhle; *Gl.H.*, Glockenhöhle; *rad.*, Radialkanal. Vergr. ungefähr 154×.

weiteren Schnitten, ist das wohl auf dieser Seite etwas gekrümmte Gonophor schräg getroffen, man sieht daher den Kanal nicht mehr in der Mitte, sondern nach rechts verschoben. Auf dem letzten Schnitt *f* endlich geht der Kanal in die Leibeshöhle über. — Fig. 13 zeigt einen Querschnitt durch ein etwas älteres Gonophor, und ist wohl aus den Längsschnitten (Fig. 12 und Textfig. 6) ohne weiteres verständlich.

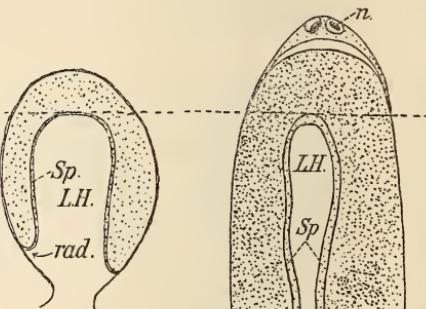
Die wesentlichste Erscheinung der nun folgenden Entwicklungs-vorgänge besteht in einer starken Vermehrung der Keimzellen innerhalb des Entoderms der Gonophoren, wie ein Blick auf die im gleichen Maß-stabe gezeichneten Textfig. 3—6 ohne weiteres erkennen läßt. Infolge dieser Vermehrung der Keimzellen werden die ganzen Gonophoren

außerordentlich stark in die Länge gestreckt, bis sie etwa das Vier- bis Fünffache ihrer ganzen ursprünglichen Höhe erreichen (Fig. 6). Gleichzeitig findet dabei eine stetig fortschreitende Verwachsung der Täniolenränder nach unten zu statt, so daß schließlich die Abzweigung der auf diese Weise sehr stark verlängerten Radialkanäle von der Leibeshöhle ganz unten am Stiel des Gonophors (Textfig. 5, 6 *rad.*) erfolgt, während sie früher (Textfig. 4) etwa in der Mitte des Gonophors sich befunden hatte. Auf Längsschnitten sind die Radialkanäle in



Textfig. 3.

Textfig. 4.

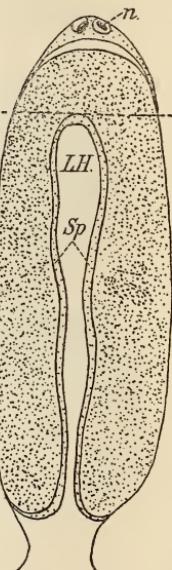


Textfig. 5.

Verschiedene alte männliche Gonophorenknospen von *Rhizopysa* im gleichen Maßstab gezeichnet. *E.K.*, Entodermkuppe; *Gl.K.*, Glockenkern; *GlH.*, Glockenhöhle; *L.H.*, Leibeshöhle; *n.*, Nesselzellen; *rad.*, Kanal; *Sp.*, Spadix. Vergr. 110×.

diesen Stadien (Textfig. 5, 6) allerdings kaum nachweisbar, wie leicht begreiflich ist, da infolge der gewaltigen Ausdehnung des Gonophors die drei Schichten des Glockenmantels zu äußerst dünnen Epithelien ausgezogen werden, die alsdann, dicht aneinander gelagert, als eine einzige Schicht erscheinen. Nur auf Querschnitten gelingt es in diesen Stadien bisweilen noch bei Anwendung starker Vergrößerung die Radialkanäle und die einzelnen Schichten ihrer Umgebung zu unterscheiden.

Mit diesen Vorgängen, die gleichzeitig das ganze Aussehen der Knospen von Grund aus verändern, hat die medusoide Ausbildung des männlichen Gonophors ihren Abschluß erreicht. Da nach dem ganzen Bau derselben eine Spadixplatte nicht auftreten konnte, so entsteht hier naturgemäß der sog. Spadix auch nicht durch Ausstülpung einer solchen Bildung, sondern passiv aus dem die Keimzellen umschließenden Entoderm (Textfig. 4, 5 *Sp.*). — Die männlichen Keimzellen haben also bei *Rhizopysa* ihre definitive Lage im Entoderm



Textfig. 6.

bzw. zwischen Entoderm und innerem Blatt des Glockenkerns frühzeitig erreicht. Von einer Auswanderung derselben in das Ectoderm kann hier nicht die Rede sein. Die Bildung eines Ringkanals und die Öffnung des Glockenkernmantels an der Spitze des Gonophors wurden nicht beobachtet, es bilden sich vielmehr am Scheitel reichlich Nesselzellen, so daß der Mantel, der sich fast immer an der Spitze etwas von der Keimzellenschicht abhebt, hier bedeutend verdickt erscheint (Textfig. 5).

Physalia physalis Linné.

Die von mir untersuchten Exemplare verdanke ich der Freundlichkeit des Assistenten am hiesigen Institut, Herrn Privatdocenten Dr. E. BRESSLAU, der auf einer Reise nach Brasilien an der Küste von Pernambuco Hunderte von Physalien vom Wind an den Strand geworfen fand. Die in einer 4%igen Formollösung konservierten Tiere ergaben bei meinen Untersuchungen recht gute Präparate, so daß ich auch bei den feinsten Schnitten noch tadellose Bilder erhielt.

Systematische Untersuchungen konnte ich nicht vornehmen, da mir nur atlantische Formen zur Verfügung standen. Ich muß mich daher auf CHUN beziehen, der (1897a) schreibt: »Mir liegt ein reichhaltiges Material (reichhaltiger vielleicht, als je einem Beobachter zur Verfügung stand) von Physalien aus dem Atlantischen, Indischen und Pacificischen Ocean vor. Da ich zudem an den Kanarischen Inseln Gelegenheit fand, mich mit dem wechselnden Habitus der lebenden Kolonien vertraut zu machen und verschiedene Jugendformen zu beobachten, so werde ich immer mehr in meiner schon früher geäußerten Auffassung bestärkt, daß nur zwei große Faunengebiete: das atlantische und indo-pacifische sich umgrenzen lassen, welche durch je eine charakteristische Art ausgezeichnet sind.« Demgemäß unterscheidet CHUN nur die indo-pacifische »*Physalia utriculus*« und die atlantische, bisher meist *Physalia Caravella* genannte Form, die er *Physalia Arethusa* nennt, da dieser Name bereits im Jahre 1756 von PATRICK BROWNE eingeführt wurde. Wenn CHUN damit auch den Grundsätzen der Priorität folgt, so haben doch nach den neuen Nomenclaturregeln erst die seit LINNÉS *Systema Naturae*, 10. Aufl. (1758) gegebenen Namen Anspruch auf Gültigkeit. Da LINNÉ hier die atlantische *Physalia »Holothuria physalis«* nennt, so müssen, wie dies auch SCHNEIDER (1898) schon betont, die atlantischen Formen als »*Physalia physalis*« bezeichnet werden.

Die erste eingehende Beschreibung der Geschlechtsorgane von *Physalia* findet sich bei LEUCKART (1851). Er beobachtete besondere rötlich gefärbte Träubchen, die zwischen den einzelnen größeren Saugröhren versteckt sind. Vermittels eines Stieles sitzen diese Träubchen in mehrfacher Anzahl den einzelnen Saugröhren an; der Stiel zeigt zahlreiche Verästelungen, deren Zweige (vgl. Textfig. 7) in ebenso viele längliche, blindgeschlossene Schläuche oder Bläschen auslaufen. »Daß diese Schläuche bloße unentwickelte Saugröhren sind, wird durch die Anwesenheit von Leberzellenhaufen im Inneren außer Zweifel gesetzt.« An den verästelten Stielen sitzen zahlreiche, bald kleine, eiförmige oder kugelrunde, bald große, am äußersten Ende abgeflachte, und selbst mit einem grubenförmigen Eindruck versehene, glockenartige Bläschen. Über den feineren Bau dieser Bläschen führten LEUCKARTS Untersuchungen zu keinem Resultat, er kann daher nach Analogie mit entsprechenden Bildungen verwandter Tiere nur behaupten, »daß diese Bläschen keine Geschlechtsorgane darstellen, sondern mehr oder minder entwickelte Individuen einer zweiten Generation, die an derselben auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospenbildung entstehen und zu einer geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt sind, während die Röhrenquallen beständig geschlechtslos bleiben.«

Einen Schritt weiter in der Deutung dieser Bildungen geht HUXLEY (1858), der die kleineren Bläschen bestimmt als männliche Gonophoren erkennt, während er die neben diesen sitzenden medusenartigen Knospen für die Anlage der weiblichen Geschlechtstiere hält, die sich erst nach der Ablösung von der Kolonie weiter entwickeln. Dieser Vermutung stimmt CHUN (1882) bei, da er in den hin und wieder an reifen Geschlechtstrauben gefundenen Gallertstielen die unteren stielförmigen Abschnitte bereits abgelöster weiblicher Medusen zu erkennen glaubt. Später (1897a) überzeugte er sich an jungen Geschlechtstrauben, daß diese Deutung eine irrtümliche war, und beschreibt die vermeintlichen Stiele jetzt als eigenartige Polypoide, für die er die Bezeichnung »Gallertpolypoide« vorschlägt, da diese Bezeichnung an ihre definitive Gestaltung anknüpft, ohne über die völlig rätselhafte physiologische Bedeutung etwas zu sagen. Diese Auffassung wird von SCHNEIDER (1898) sehr heftig zurückgewiesen; er hält die fraglichen Gebilde für junge Medusenanlagen vor der Einstülpung der Subumbrella, und glaubt, daß diese, wie die distal gelegenen, vollkommener ausgestatteten Anlagen nach Loslösung der ganzen Genitaltrauben zur völligen Entwicklung gelangen.

Eine eingehende Darstellung der Entwicklung der Geschlechts-

organe findet sich weder bei CHUN, noch bei SCHNEIDER; die von beiden gegebene Beschreibung des Aufbaues der Geschlechtstrauben und der Gonophoren werde ich bei der Besprechung meiner Befunde näher berücksichtigen; es bleiben mir, da WEISMANN *Physalia* nicht untersuchte, nur noch die recht interessanten Angaben SEITARO GOTOS (1897) zu erwähnen übrig.

Das jüngste von Goto beobachtete Entwicklungsstadium der männlichen Gonophoren ist eine einfache aus Ecto- und Entoderm bestehende zitzenförmige Knospe des Stieles. Eine mit der Leibeshöhle kommunicierende Öffnung des Entoderms ist nicht nachweisbar, und dieser Mangel nach der Ansicht von Goto auf die sehr früh beginnende starke Wucherung der Entodermzellen, die zur Keimbildung führt, zurückzuführen. Der Glockenkern senkt sich daher bei seinem Vordringen direkt in die solide Masse des Entoderms ein. Er hat meist eine mehr oder weniger verlängerte, zuweilen aber auch eine abgeflachte Kegelform und besitzt gewöhnlich eine verschieden stark ausgebildete geräumige Höhle. Seinen Ursprung verdankt er der Einwanderung interstitieller Zellen des Ectoderms, die die Stützlamelle zwischen Ecto- und Entoderm vor sich herstülpen, das eigentliche Ectoderm bleibt dabei völlig unberührt. Die durch dieses Vordringen bewirkte Einstülpung des Entoderms sieht Goto nicht als eine bloße mechanische Wirkung des Glockenkerns an, sondern sucht sie zu erklären durch ein »vom Mechanischen unabhängiges, dem Entoderm einwohnendes Wachstumsgesetz«. »Diese Ansicht«, schreibt Goto weiter, »wird dadurch wesentlich gestützt, daß in fast allen Schnitten des ersten Entwicklungsstadiums des männlichen Gonophors ein Raum, sei er groß oder klein, schon vorhanden ist, und daß die interstitiellen Zellen in diesen Raum einzuwandern scheinen.«

Die Entstehung der Radialkanäle in den zwei einander entgegengesetzt liegenden, stark verdickten Quadranten der Entodermlamelle erfolgt nach Goto durch eine »auf bestimmte Gebiete eingeschränkte Verwesung der Zellen der Entodermlamelle«, indem jede Zelle zu einem bläschenartigen Gebilde wird, und die chromatische Kernsubstanz in der Mitte dieses Bläschens zu einer einzigen Masse verschmilzt. Dann verschwindet die Kernmembran (?), der Raum vergrößert sich, das Körperchen löst sich in eine körnige Substanz auf und verschwindet zuletzt gänzlich. »Obgleich durch die örtliche Verwesung der Zellen gebildet, besitzen die Radialkanäle in diesem Stadium eine deutliche dünne Membran, welche entweder von dem umliegenden Protoplasma ausgeschieden worden ist, oder doch wohl nur eine Verdickung desselben

darstellt. « Auf einen ähnlichen Verwesungsprozeß führt Goto auch teilweise die Entstehung der Subumbrellahöhle zurück.

Sofort nach der Einsenkung des Glockenkerns beginnt die Einwanderung der Keimzellen. Goto gibt an, sämtliche Stadien der Einwanderung in das Ectoderm beobachtet zu haben. Da aber die ganze Arbeit in äußerst schwerfälliger Deutsch geschrieben ist, so erhält man aus Gotos Darstellungen von diesen an sich schon so verwickelten Vorgängen leider nur ein höchst unklares Bild. Soweit ich Goto verstanden habe, wandern die nicht allein in den seitlichen Teilen des Gonophors, sondern auch in der Entodermkuppe entstehenden Keimzellen aktiv auf die den Glockenkern abgrenzende Stützlamelle zu, durchbrechen diese und sammeln sich in der Glockenhöhle an. Nachdem sie die Höhle fast ganz ausfüllen, erhebt sich von dem in das Gonophor vorgedrungenen Entoderm der Leibeshöhle der Spadix, der in die Keimzellenschicht vordringt. Erst in diesem Stadium endigt auch die Einwanderung der interstitiellen Ectodermzellen des Glockenkerns, die zurückbleibende Öffnung wird durch das Verwachsen des Randes der Stützlamelle, die vordem ganz wie ein Velum aussieht, geschlossen. Die weitere Ausbildung geschieht durch rege Teilung der Keimzellen und Wachstum des Gonophors in die Länge. Die Radialkanäle verschwinden völlig, das Ectoderm der Knospe zeigt an deren Gipfel eine Verdickung mit scheinbaren Drüsenzellen.

Das jüngste von Goto beobachtete Stadium der weiblichen Gonophoren zeigte schon den völlig ausgehöhlten Glockenkern im Innern des Gonophors, doch glaubt Goto, daß dieser auch hier durch Einwanderung interstitieller Ectodermzellen entsteht. Desgleichen konnte er in der Subumbrellahöhle wiederum jene körnige Substanz nachweisen, die letzten Reste der verwesenden Ectodermzellen. Neu ist jedoch die Beobachtung, daß nicht alle interstitiellen Ectodermzellen in die Glockenhöhle einwandern, sondern daß einige von ihnen Protoplasma-Fortsätze nach der Oberfläche, wie nach der Stützlamelle schicken, und so an der Bildung des definitiven Ectoderms teilnehmen. Goto glaubt, daß ein solcher Umwandlungsprozeß in eingeschränkterem Maße nicht nur auch in den männlichen Gonophoren, sondern in allen sich entwickelnden Teilen des Tierstocks stattfindet.

Die vier Radialkanäle, sowie der Ringkanal waren bereits völlig ausgebildet, in den älteren Stadien zeigt sich das Manubrium als schwache Hervorwölbung des an der Basis der Subumbrellahöhle gelegenen Ectoderms, das Velum ist gut ausgebildet und hängt lose von dem Ostium herab. Ectoderm und Entoderm sind von einer gallertartigen Stützschicht

von wechselnder Dicke voneinander getrennt, im ersteren zeigen sich nach innen zu zahlreiche Muskelfibrillen. Das Exumbrellarepithel zeigt dieselbe Beschaffenheit, wie das Ectoderm des Stieles, bei dem Übergang zum Subumbrellarepithel aber ändert es sich auffallend: die Kerne sind von wechselnder Größe, ihre Färbbarkeit ist ungleichmäßig geworden und das Plasma ist reich an Vacuolen; Muskelfibrillen kommen hier nicht mehr vor, statt ihrer zahlreiche, stark sich färbende Körner, deren Bedeutung jedoch nicht aufgeklärt werden konnte. Weibliche Keimzellen konnten nicht nachgewiesen werden.

Ich werde viele dieser Angaben bestätigen können, leider geht die mich besonders interessierende Anschauung GOTOS über die ersten Entwicklungsvorgänge in den männlichen Gonophorenknospen aus der unklaren Darstellung nicht deutlich hervor. Offenbar verbindet GOTO die alte AGASSIZSche Lehre von dem Glockenkern und der Entoderm-lamelle mit dem allerdings völlig unklaren »eignen Wachstumsgesetz des Entoderms«. Auch die Angaben über die Entstehung der Kanäle erscheinen recht seltsam, wenigstens konnte ich die von GOTO angegebene Verwesung einzelner Entodermzellen bei den von mir untersuchten Formen nicht nachweisen. Allerdings sind die Verhältnisse in den jüngsten männlichen Knospen in der Tat so kompliziert, daß man bei Anwendung von Längsschnitten allein eine klare Vorstellung der Vorgänge nicht gewinnen kann.

Eigene Untersuchung.

Betreffs des so reichhaltigen und verwirrenden Aufbaus der verschiedenen Anhangsgruppen von *Physalia* verweise ich auf die eingehende Beschreibung von SCHNEIDER (1898). Wie dort angegeben, liegen alle Anhänge in elf Hauptgruppen an der Unterseite der Schwimmblase, doch ist ihre Anordnung keine so gesetzmäßige, wie es sich bei den Knospungsverhältnissen von *Rhizophysa* zeigte. In ihrem jüngsten Stadium besteht jede Anhangsgruppe aus einem Polypen, einem Fangfaden und einer Genitalgruppe (nicht Genitaltraube!). Die Genitalgruppe spaltet sich dicht unterhalb ihrer Ansatzstelle in fünf Zweige, die sich (nach SCHNEIDER) wiederum in fünf Unterzweige spaltet, welche Zweige die eigentlichen Genitaltrauben, die mit denen von *Rhizophysa* zu homologisieren sind, darstellen. Nach meinen Befunden verhält es sich aber anders, jeder dieser fünf Zweige zeigt vielmehr, wie auch CHUN (1897a) angibt, eine starke Tendenz zu dichotomer Gabelung, die sich bei den von mir untersuchten Genitalgruppen siebenmal wieder-

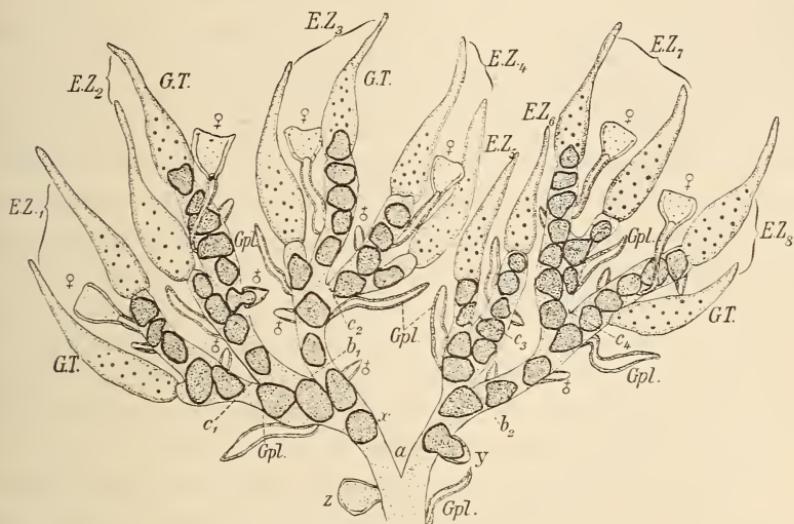
holte, bis die letzten Endzweige erreicht sind. Nur die ersten Seitenästchen zeigten sich frei von Anhängen, dann aber treten vereinzelt sitzende männliche Gonophoren auf, bis meist nach der vierten Gabelung die CHUNSchen Gallertpolypoide und Genitaltaster sich zeigen. Doch kommen bei dem ganzen Aufbau dieser polypoiden und medusoiden Anhänge vielfache Variationen vor, wie auch CHUN und SCHNEIDER hervorheben. — Die Anordnung der Endzweige jedoch ist fast durchweg eine feststehende, ich gebe in Textfig. 7 einen Endzweig in der fünften Gabelung wieder. CHUN sagt von diesen Endzweigen, daß sie in zwei Taster auslaufen, die in ungleicher Höhe stehen. Zwischen ihnen tritt eine langgestielte Medusenglocke auf, in deren Umkreis sowohl proximal, wie auch distal dicht gedrängt etwa acht bis zwölf männliche Gonophoren sitzen. Diese Endzweige sind ohne weiteres mit den Konstituenten eines Seitenzweiges von *Rhizophysa* zu homologisieren, typisch für *Physalia* ist allein das am proximalen Ende des Seitenzweiges sitzende Polypoid, das CHUN, wie wir sahen, Gallertpolypoid nennt.

Nach SCHNEIDER, der diese Gallertpolypoide ja als noch nicht ausgebildete weibliche Gonophoren auffaßt, und die CHUNSchen Genitaltaster Blastostyle oder Polypen nennt, sitzen jedem Endast ein endständiger, und ein bis zwei seitenständige Blastostyle an. Jedem Blastostyl ist proximalwärts am Stiel eine Medusenknospe benachbart, jedoch ist nur die distal gelegene, selten auch die zweite mit einem Schwimmsack versehen. Die weiter proximalwärts befindlichen sind zwar im übrigen von vollständig gleichem Bau, zeigen aber keine distale ectodermale Einstülpung, dürften sich daher vielleicht überhaupt nicht weiter entwickeln.

Wie aus der Übersichtsfigur (Textfig. 7) ersichtlich, stimmen die Angaben CHUNS mit meinen Befunden überein. Bei *a* ist die fünfte Gabelung eines Hauptzweiges zu sehen. Unterhalb derselben sitzt rechts ein Gallertpolypoid (*Gpl*), links ein männliches Gonophor (*z*). Verfolgen wir den linken Seitenweg nach der Gabelung aufwärts, so zeigt sich zunächst wieder ein männliches Gonophor (*x*), doch ist von diesem nur noch der in der Leibeshöhle des Stammes liegende Teil zu sehen, während an dem direkt darüber liegenden rechten Gonophor auch die dazugehörige, äußere Hervorwölbung (σ) zu erkennen ist. — Das Nähere über diese Verhältnisse wird bei der Besprechung der männlichen Gonophoren angeführt werden. — Bei *b₁* vollzieht sich die sechste Gabelung, bis dann bei *c₁*, *c₂* die letzte Gabelung eintritt, die zu den Endzweigen *E.Z₁*, *E.Z₂*, *E.Z₃* und *E.Z₄* führt.

Jeder dieser Endzweige zerfällt wieder in einen endständigen und

einen tiefer stehenden seitensständigen Genitaltaster (*G.T.*), zwischen ihnen sitzt das noch eine Strecke mit dem Stamm verwachsene langgestielte weibliche Gonophor (♀). Unterhalb des seitensständigen Tasters sitzt das Gallertpolypoid (*Gpl.*), doch kann dieses auch weit von ihm entfernt liegen, wie der Endzweig 1 zeigt. Auch das Gallertpolypoid ist in seinem unteren Teil mit dem Stamm verwachsen.



Textfig. 7.

Endzweige einer entwickelten Genitaltraube von *Physalia* von der fünften Gabelung an.
 b_1, b_2 , sechste, c_1-c_4 , siebente Gabelung; *E.Z.*, Endzweig; *G.T.*, Genitaltaster; *Gpl.*, Gallertpolypoid; ♀ , weibliches Gonophor; *z*, älteres, *x*, jüngeres männliches Gonophor, die Keimzellen liegen noch im Stamm; δ , die zu den männlichen Gonophoren gehörigen äußeren Hervorwölbungen. Vergr. 11 \times .

Derselbe Aufbau wiederholt sich in dem rechten Seitenzweig nach der fünften Gabelung, nur daß hier bisweilen die Endzweige 5 und 6 kein weibliches Gonophor und keinen seitensständigen Genitaltaster ausgebildet haben. Es erklärt sich dieser Mangel wohl aus der ungünstigen Stellung dieser Zweige. Da in natürlicher Lage alle diese Anhänge dicht zusammengedrängt sind, mag es gerade den in der Mitte befindlichen Endzweigen an Platz zur vollen Ausbildung gefehlt haben.

Die Angabe SCHNEIDERS, daß ein bis zwei seitensständige Blasto-style (Genitaltaster) dem Endzweig ansitzen, habe ich nicht bestätigen können, doch lege ich diesen wie andern Differenzen keinen Wert bei, da ja bekanntlich vielfache Variationen im Aufbau vorkommen, und mir nur daran gelegen war, in der Abbildung den am häufigsten angetroffenen

Aufbau eines entwickelten Endzweiges wiederzugeben. Betreffs der strittigen Frage über die Deutung der Genitaltaster (CHUN) und Blastostyle (SCHNEIDER) möchte ich mich für *Physalia*¹ der bereits von LEUCKART (1851) ausgesprochenen Ansicht, »daß diese Schläuche nur unentwickelte Saugröhren (d. h. Polypen) sind« anschließen. Wir dürfen bei der Beurteilung dieser Verhältnisse nicht außer acht lassen, daß es sich um noch nicht ausgebildete Gruppen handelt. Wie ja alle Befunde andeuten, und wie es jetzt auch allgemein angegeben wird, lösen sich die Genitaltrauben von der Kolonie los, um erst im freien Leben ihre völlige Entwicklung zu durchlaufen. Da sich nun, auch bei den ältesten hisher untersuchten Tieren, niemals eine Andeutung von weiblichen Keimzellen zeigte, so müssen wir den abgelösten Trauben doch noch eine längere, selbständige Existenz zuschreiben, um jene zur Reife bringen zu können. Es muß daher auch für ein nahrungsaufnehmendes Organ Sorge getragen werden, und ich glaube ziemlich sicher zu gehen, wenn ich diese Funktion den strittigen Genitaltastern bzw. Blastostylen zuschreibe. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß bei den ältesten Schläuchen fast regelmäßig an der Spitze eine auffällige Wucherung der Stützlamelle gegen das Ectoderm sich zeigte, die wohl als Beginn einer Mundbildung angesehen werden kann.

Wir hätten alsdann die interessante Erscheinung, daß die in ihrem Gesamtaufbau so verwickelten Physalien in ihren losgelösten Geschlechts- trauben die denkbar ursprünglichsten Verhältnisse zeigen: ein einfacher als Magenschlauch (Freßpolyp) dienender Schlauch treibt am unteren Ende männliche und weibliche Gonophorenknospen, während er gleichzeitig durch die reichlich in seinem Ectoderm entwickelten Nesselorgane als Schutzorgan (Genitaltaster, Tentakel usw.) dient.

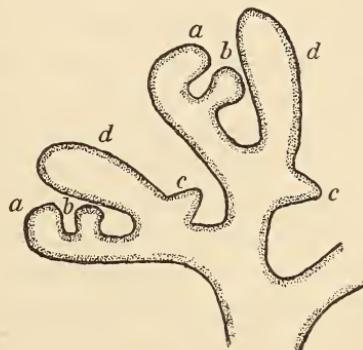
Betreffs der fraglichen von CHUN Gallertpolypoide genannten Gebilde scheint es mir müßig, irgendwelche Deutung zu geben, so lange nicht Befunde vorliegen, die nach irgendeiner Richtung hin eine Entscheidung erlauben. Wichtig wäre der Nachweis einer tatsächlichen Glockenkernbildung, ich konnte jedoch bei den von mir auf Schnittserien untersuchten jüngsten und ältesten Stadien keine solche Anlage nachweisen. SCHNEIDER sagt, daß der Schwimmsack gelegentlich doch nachweisbar sei, wenigstens in unvollkommenem Zustande, und dann das Entoderm proximalwärts vor sich herschiebe; da aber nicht angegeben ist, ob diese Befunde durch Schnittserien gewonnen wurden, oder bloß

¹ Ich werde auf die Frage, ob bei den von mir untersuchten Siphonophoren Blastostyle überhaupt auftreten, erst bei der Besprechung der Stammknospe von *Hippopodius* näher eingehen.

in optischen Schnitten, die allerdings eine solche Bildung vortäuschen können, kann ich diesen kurzen Angaben keinen entscheidenden Wert beilegen, und behalte daher vorläufig die indifferente CHUNSche Bezeichnung »Gallertpolypoid« bei.

Die weiblichen Geschlechtsorgane.

Um die jüngsten weiblichen Geschlechtsknospen zu finden, muß man eine junge Anhangsgruppe aufsuchen, an deren Haupttentakel sich an der Basis eine vielfach gelappte mit einem breiten Stiel dem Tentakel ansitzende Ausbuchtung zeigt. Diese fächerförmig erscheinende Ausbuchtung ist die Anlage der Geschlechtstraube, hat also zunächst nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit der Maulbeerförmigen Anlage der Genitaltraube von *Rhizophysa*, wie dies SCHNEIDER (1898) angibt. Jede dieser Ausbuchtungen zerfällt sehr bald in eine Menge einzelner Verzweigungen, so daß das ganze Gebilde dann ein baumförmiges Ansehen bekommt. Es ist schwierig, in diesem dicht gedrängten Wirrwarr der verschiedensten Anlagen sich zurecht zu finden, erst durch sorgfältiges Abpräparieren all der kleinen Zweige ergibt sich ein klares Bild. Wir finden bereits in diesen jüngsten Stadien den typischen Aufbau der entwickelten Geschlechtstrauben angelegt, wie dies auch CHUN (1897) erwähnt. Untersuchen wir das letzte Ende einer solchen Verzweigung, so zeigen sich zwei meist parallel zueinander verlaufende Schläuche, der eine mit zwei rundlichen Knospen *a* und *b* auf der nach innen gerichteten Seite, der andre mit einer nach ab-



Textfig. 8.

Jüngstes Stadium eines Endzweiges von *Physalia* in der letzten Gabelung. *a*, Anlage des endständigen Magenschlauches; *b*, weibliche Gonophorenknospe; *c*, Anlage des Gallertpolypoids; *d*, seitständiger Magenschlauch.

Vergr. 63 ×.

wärts gerichteten spitzen Knospe *c*, an der Basis der Außenseite wie dies aus der Textfig. 8 ersichtlich ist. Die oberste Knospe *a* ist die Anlage des späteren endständigen Magenschlauches, die darunter stehende Knospe *b* bildet das weibliche Gonophor, während *c* zu dem Gallertpolypoid wird. Indem die Knospe *a* sich rechtwinklig in der Richtung des Schlauches nach oben streckt, sich an ihrer Ansatzstelle einschnürt und unterhalb dieser Einschnürung die männlichen Gono-

phoren entstehen, während die weibliche Knoſpe zwischen den beiden Magenschläuchen *a* und *d* emporwächst, ergibt sich das Bild eines ausgewachsenen Endzweiges, wie ich ihn in Textfig. 1 (z. B. *E.Z.₄*, *E.Z.₁*) abgebildet habe.

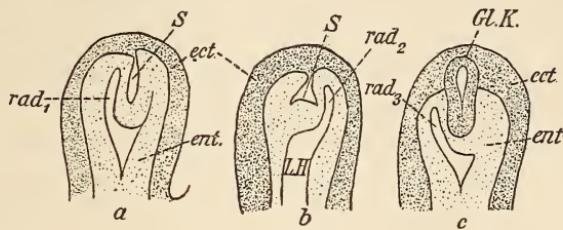
Untersuchen wir die Knospe *b*, die Anlage des weiblichen Gonophors, in dem eben beschriebenen jüngsten Stadium, so stellt sie sich auf Längsschnitten als eine einfache zweischichtige Ausbuchtung des stark entwickelten Ecto- und Entoderms dar. Wiederum (wie bei *Rhizophysa*) zeigt sich schon in diesen jungen Knospen auf Querschnitten der Übergang des ursprünglich runden Lumens in ein vierkantiges. In dem nächst älteren Stadium beginnt die getrennte Erhebung der Radialschläuche, so daß die Lichtungen derselben nacheinander in den Längsschnitten der Serie sichtbar werden, genau so wie ich es bei *Rhizophysa* beschrieben und abgebildet habe (Fig. 2). Mit dem weiteren Emporwachsen der Schläuche erfolgte bei *Rhizophysa* auch gleichzeitig die Einsenkung des Glockenkerns, so daß ich ihn hier schon in sehr jungen Stadien bereits völlig zwischen die Entodermeschläuche vorgedrungen fand. Ich mußte daher den allerdings höchst unwahrscheinlichen Einwand, daß die in diesen so jungen Stadien getrennt erscheinenden Kanäle bereits eine sekundäre Bildung seien, bestehen lassen (vgl. das bei den weiblichen Gonophoren von *Rhizophysa* Gesagte), für *Physalia* jedoch kann ich diesen Einwand völlig widerlegen. In Fig. 14 bilde ich einen Längsschnitt durch ein allerdings sehr seltenes Stadium ab. Im Schnitt vorher sind beide Kanäle, die bereits weit emporgewachsen sind, nur im Anschnitt getroffen, der hier abgebildete Schnitt geht gerade durch die obere Lichtung des rechten Kanals. Aufs deutlichste sieht man zwischen den Kanälen die ersten eindringenden Ectodermzellen des Glockenkerns, während die Hauptmasse desselben noch außen im Ectoderm liegt. In den nächsten Schnitten erscheint dann die Leibeshöhle, die auf diesem Schnitt noch nicht getroffen ist, und die andern Kanäle im Anschnitt, von dem Glockenkern ist aber auf keinem der Schnitte im Inneren noch etwas nachweisbar.

Im nächstälteren Stadium ist der Glockenkern bereits mit seiner Hauptmasse ins Innere vorgedrungen, doch lassen sich auch hier auf einer Längsschnittserie die vier getrennten Kanäle gut nachweisen. In Schnitt *a* der Textfig. 9 zeigt sich der erste Kanal (*rad.₁*) in seiner Lichtung getroffen, der zweite nur im Anschnitt. Im darauffolgenden Schnitt *b* sieht man den zweiten Kanal (*rad.₂*); zwei Schnitte weiter (*c*) tritt der dritte Kanal hervor (*rad.₃*), bis endlich in den nächsten Schnitten wieder auf der rechten Seite der vierte Kanal sichtbar wird.

Diese bisher besprochenen Verhältnisse stehen wiederum durchaus im Einklang mit der von GOETTE angegebenen Entwicklungsweise der Gonophoren bei den Hydrozoen. Zeigt der in Fig. 14 abgebildete Schnitt, wie die Kanäle als getrennte Schläuche schon weit emporgewachsen sind, ohne vom Glockenkern irgendwie beeinflußt zu sein, so beweisen die Schnitte der Textfig. 9, daß auch nach dem Vordringen des Glockenkerns die Kanäle noch getrennt vorliegen. Dadurch aber, daß diese beiden Stadien in der Entwicklung dicht aufeinander folgen (denn in Fig. 14 beginnt eben das Einwandern des Glockenkerns, in Textfig. 9 ist er erst zur Hälfte ins Innere vorgedrungen), wird bewiesen, daß ein Stadium, in dem eine zusammenhängende Entodermlamelle zu sehen wäre, nicht existiert.

Schneidet man eine Knospe in demselben Alter, wie die in Textfig. 9 abgebildete quer, so ergeben sich Bilder, die auf den ersten Blick mit den bei *Rhizophysa* Gesagten nicht im Einklang zu stehen scheinen. Wir fanden dort, daß der Glockenkern bei seinem Vordringen stets die Gestalt annimmt, die ihm von den bereits emporgewachsenen Kanälen vorgeschrieben wird. Da wir nun hier, wie bei *Rhizophysa*, vier getrennte Radialschläuche haben, so müßte auch der Glockenkern wiederum vierzipflig erscheinen. Dies ist aber nicht der Fall, er erscheint bei *Physalia* auf Querschnitten kreisrund (Fig. 15). Dieser Widerspruch ist jedoch nur ein scheinbarer, während nämlich bei *Rhizophysa* die im Querschnitt spitz-oval erscheinenden Kanäle bloß mit ihren Zipfeln zusammenstoßen, und ihre Wand nur von »einer« Schicht von Entodermzellen gebildet wurde (Fig. 4), zeigen sich bei *Physalia* die Entodermschläuche als dickwandige, mehrschichtige Gebilde, die mit ihren Breitseiten dicht aneinander stoßen (Fig. 15). Demzufolge kann auch der Glockenkern in diesem Falle auf Querschnitten nicht vierzipflig sein, sondern muß kreisförmig erscheinen.

So hätten wir denn hier tatsächlich einmal den früher als allein gültig angenommenen Befund, daß der Glockenkern, anstatt wie bisher vier- bzw. zweizipflig zu erscheinen, in völlig kreisrunder Gestalt auftritt, also genau so, wie es nötig wäre, um die Existenz einer primären



Textfig. 9.

Längsschnittserie eines jungen weiblichen Gonophors von *Physalia*.
ect., Ectoderm; ent., Entoderm; GL.K., Glockenkern; L.H., Leibeshöhle; rad., Radialkanal; S, künstlicher Spaltraum. Vergr. 252 x.

Entodermlamelle möglich zu machen. Trotzdem kann aber auch hier nicht im geringsten von einer zusammenhängenden Lamelle die Rede sein, wie aus dem bisher Ausgeführten zur Genüge hervorgeht. — Einen ausdrücklichen Beweis für die Getrenntheit der Kanäle lieferten übrigens auch einige Präparate, bei deren Einbettung infolge zu rascher Überführung aus dem Vorharz in Paraffin Schrumpfungen aufgetreten waren. Auf Querschnitten durch derartig geschrumpfte Objekte zeigten sich die Radialschläuche sehr häufig, und vollkommen deutlich mehr oder minder weit voneinander getrennt (Fig. 16), ein Verhalten, das bei einer zusammenhängenden Entodermlamelle in dieser Regelmäßigkeit vollständig ausgeschlossen wäre. Auf eine derartige Schrumpfung ist auch der in Textfig. 9, Schnitt *a* und *b* sichtbare Spaltraum *S* zwischen den Kanälen zurückzuführen.

Die weitere Entwicklung verläuft wie bei *Rhizophysa*. Die Kanäle verschmelzen miteinander, während der Glockenkern sich weiter aushölt und sein dünnes Epithel sich dicht an diese anlegt. In der Gegend des oberen Teiles der Kanäle entstehen im Entoderm Spalträume, die mit dem Kanallumen in Verbindung treten und so zur Bildung des Ringkanals führen.

Damit ist die medusoide Gestalt im wesentlichen erreicht, eine Erhebung des Entoderms zum Manubrium fand ich bei all den von mir untersuchten weiblichen Gonophoren nur einmal deutlich ausgeprägt, wie der in Fig. 17 abgebildete Längsschnitt durch dieses Gonophor zeigt. Das Velum hingegen war bei den meisten Gonophoren gut zu sehen, es bildet sich einfach aus der Decke der Glockenhöhle dadurch, daß nach dem Einreißen derselben zur Glockenöffnung eine ringförmige Falte der beiden Ectodermsschichten bestehen bleibt. Die von WEISMANN (1883) angegebene, glockenkernähnliche Einsenkung des Ectoderms, aus deren Boden das Velum entstehen soll, liegt hier nicht vor. Dieses Auftreten eines typischen Velum bei Siphonophoren gibt uns auch einen Hinweis, daß wir die Siphonophoren eher von den Hydro-medusen abzuleiten haben, als von den eines Velum völlig entbehrenden Trachomedusen. — Betreffs der Umbildung der Subumbrellar-Ectodermzellen, der Anordnung der Muskelfibrillen und vor allem des auffälligen Aufbaues des langgestreckten Stieles der weiblichen Gonophoren, verweise ich auf die Angaben GOTOS, die ich bestätigen kann, bis auf die oben angegebene Verwesung der Ectodermzellen der Glockenhöhle und den ebendort beschriebenen Umwandlungsprozeß gewisser interstitieller Ectodermzellen. Weibliche Keimzellen wurden auch hier nicht gefunden. Ich habe bei der Besprechung des Aufbaues der Genitaltrauben schon

darauf hingewiesen, daß wir wohl sicher annehmen dürfen, daß dieselben erst nach der Loslösung der ganzen Trauben entstehen.

Der Vollständigkeit halber möchte ich jedoch hier noch anführen, daß BROOKS und CONKLIN (1891) bei 40—50 untersuchten Physalien feststellten, daß dieselben nur männlichen Geschlechts waren, »the structures described by HAECKEL as the female gonophores of *Physalia* are not gonophores, but swimmbells, as is shown by an examination of living expanded specimens«. Nach dieser Auffassung wären uns also die weiblichen Geschlechtsanlagen von *Physalia* noch völlig unbekannt, oder, wenn sie schon aufgefunden und beschrieben worden sind, »it has probably classed as a wholly different genus«. So seltsam diese Auffassung auch zuerst erscheinen mag, so darf man immerhin nicht außer acht lassen, daß wir bis jetzt keinerlei Beweise haben, daß die allgemein als weibliche Gonophoren gedeuteten medusoiden Bildungen tatsächlich die weiblichen Geschlechtsorgane sind.

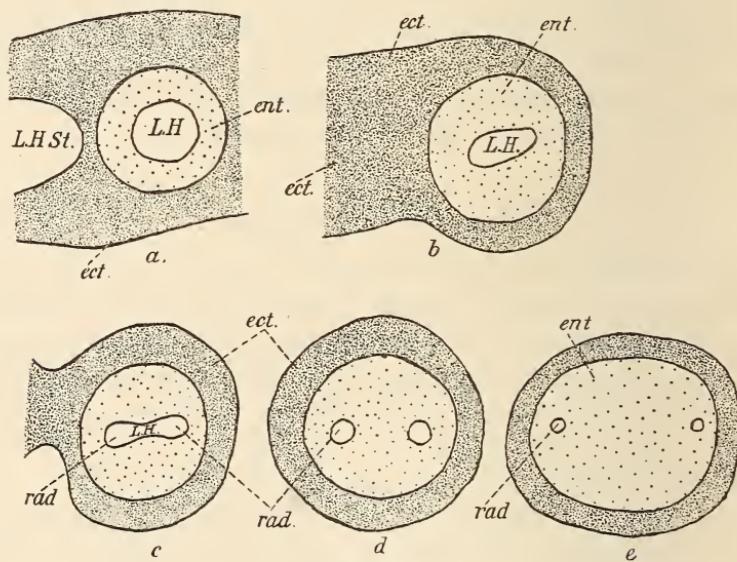
Die männlichen Gonophoren.

Die männlichen Gonophoren entstehen zeitlich viel früher, als die weiblichen, da sie, wie die Textfig. 7 zeigt, nicht nur an den letzten Enden der Verzweigungen auftreten, sondern bis an die letzte Gabelung der Geschlechtsgruppe zu verfolgen sind. Anderseits entstehen die zu der eigentlichen Geschlechtstraube gehörigen männlichen Gonophoren wiederum später, als die weiblichen (s. Textfig. 8), so daß sie hierin den entsprechenden Verhältnissen von *Rhizophysa* gleichen.

In ihren ersten Anlagen zeigen sie sich auf Längsschnitten als schwache Vorwölbung des Ectoderms. Das Innere der Wölbung scheint völlig von regellosen Entodermzellen angefüllt zu sein. In dieser Entodermmasse zeigen sich bald die seltsamsten Spalträume (*S*), meist zwei, wie ich es in Fig. 18 abgebildet habe, doch sind auch des öfters drei oder nur einer erkennbar. Da ein Zusammenhang dieser Spalträume mit der Leibeshöhle nur sehr selten nachweisbar ist, ist man wohl zuerst geneigt, die Annahme GOTOS, daß es sich um durch lokale Verwesung einzelner Entodermzellen entstandene Spalträume handelt, die sich zu den später sicher nachweisbaren zwei Radialkanälen umbilden, anzuerkennen. Da ich aber niemals Spuren solcher aufgelöster Zellen finden konnte, blieben mir die Vorgänge in den jüngsten Knospen lange Zeit unklar. Erst als ich die Entwicklung der männlichen Gonophoren von *Rhizophysa* untersucht hatte und mit den hierbei gewonnenen Anschauungen die Untersuchungen an *Physalia* wieder aufnahm,

zeigte sich bei genauer Durchsicht einer großen Anzahl von Querschnitten, daß der Beginn der Entwicklung hier genau derselbe ist, wie bei *Rhizophysa*.

In allen Gonophoren lassen sich die im Entoderm liegenden getrennten Lichtungen der Kanäle, meist dem Ectoderm genähert, auf Querschnitten nachweisen, seltener hingegen findet sich der Übergang des ursprünglich runden Lumens der Magenhöhle in ein zwei-zipfeliges, und der Übergang dieser Zipfel in die Kanäle. Ich gebe in der Textfig. 10 fünf aufeinander folgende Schnitte einer solchen Serie. Im Schnitt *a* ist das Ectoderm des Stammes, an dem die Gonophoren



Textfig. 10.

Querschnittserie einer jungen männlichen Gonophorenknospe von *Physalia*. *ect.*, Ectoderm; *ent.*, Entoderm; *L.H.*, Leibeshöhle; *rad.*, Radialkanal. Vergr. ungefähr 326×.

knospen, im Anschnitt getroffen (*ect.*), in der Mitte zeigt sich das Entoderm der Gonophorenknospe mit kreisrundem Lumen (*L.H.*). Im nächsten Schnitt (*b*) ist die Knospe rechts völlig aus dem Stamm hergewachsen, während links noch das Ectoderm desselben angeschnitten ist, das Lumen des Entoderms aber zeigt sich jetzt deutlich schlitzförmig. Im dritten Schnitt erkennt man den Übergang der Leibeshöhle (*L.H.*) in die beiden Kanäle (*rad.*), bis endlich im Schnitt *d* diese, voneinander getrennt, im Entoderm liegen (*rad.*), von wo aus sie immer mehr sich dem Ectoderm nähern (*e*). (Vgl. hierzu auch die Tafelfig. 8 und 11 der entsprechenden Verhältnisse von *Rhizophysa*.) Während

bei *Rhizophysa* in diesen Stadien der Glockenkern immer, wenn auch nur wenig, bereits in das Entoderm vorgedrungen war, konnte ich bei *Physalia* an mehreren Präparaten die Kanäle auf Querschnitten bis ganz nach oben verfolgen, ohne daß auch nur eine Spur des Glockenkerns nachweisbar war. Ich habe bereits bei *Rhizophysa* auf die Bedeutung dieser Befunde aufmerksam gemacht und kann wohl jetzt behaupten, daß diese Vorgänge bei *Physalia* durchaus einwandsfrei klar liegen, daß es sich hier, um mit Goto (1897) zu sprechen, tatsächlich um ein »vom Mechanischen unabhängiges, im Entoderm einwohnendes Wachstumsge setz« handelt.

Bei den Knospen, bei denen eine eigne Leibeshöhle des Gonophors nicht nachweisbar ist (Fig. 18), lassen sich die Kanäle auf Querschnitten bis an die Leibeshöhle des Stammes verfolgen, wo sie sich immer mehr einander nähern; eine Verschmelzung derselben konnte nicht beobachtet werden, doch ist dies wohl nur auf einen Mangel in der Konservierung zurückzuführen, da ja das Aneinanderrücken der Kanäle beweist, daß sich hier sicher dieselben Vorgänge abspielen, wie bei den zuletzt besprochenen Knospen. Den hier auftretenden Mangel einer mit der Leibeshöhle kommunizierenden Öffnung des Entoderms führt GOTO auf die sehr früh beginnende starke Wucherung der Entodermzellen, die zur Keimbildung führt, zurück. Diese Ansicht kann ich nicht bestätigen, da ich niemals im Entoderm eine einwandfreie Differenzierung zu Keimzellen gefunden habe. Wir werden sehen, daß nach meinen Befunden die Keimzellen gar nicht aus dem Entoderm stammen, sondern ectodermalen Ursprungs sind.

Die Einsenkung des Glockenkerns erfolgt genau in der Weise, wie ich es für *Rhizophysa* ausführlich geschildert habe. Nur ist bei den ganz jungen Knospen dessen ursprüngliche, den beiden Entoderm schläuchen angepaßte längliche Gestalt viel klarer zu erkennen (Fig. 19). Während jedoch bei *Rhizophysa* die bereits massenhaft angehäuften Keimzellen dem vordringenden Glockenkern frühzeitig Halt geboten, erfolgt bei *Physalia* ein so starkes Herabwachsen desselben, daß sich in der weiteren Entwicklung des Gonophors höchst seltsame und vor allem auf Querschnitten anfangs ganz unverständliche Bilder ergeben. Die hier sich abspielenden und in ihrer Erscheinung gerade bei den halb entwickelten Geschlechtstrauben schon auf Totalpräparaten so auffälligen Vorgänge (siehe die in der Stammhöhle liegenden dunklen Körper der Textfig. 7) haben seltsamer Weise die Aufmerksamkeit der Beobachter nicht auf sich gelenkt, ich finde wenigstens in der Literatur nur bei CHUN (1897 a) eine Bemerkung, die sich auf diese Vorgänge

zu beziehen scheint. Er schreibt S. 67: »An den jüngeren Genitaltrauben der pacifischen *Physalia* (weniger ausgeprägt an jenen der atlantischen Form [?]) zeigt das entodermale Epithel des Spadix ein eigenständliches Verhalten, insofern es wie ein Wurzelschopf weit in die Leibeshöhle des Stammes vorspringt. Offenbar handelt es sich um Schaffung günstiger Ernährungsbedingungen von seiten der resorbierenden Entodermzellen für die rasch wuchernden Hodenanlagen. An älteren, nahezu reifen Gonophoren treten die Spadixzellen allmählich wieder zurück und nehmen die gewöhnliche Anordnung an.«

In der Tat handelt es sich hier um ein Vordringen der ursprünglich in dem äußeren Gonophor gelegenen Zellen in die Leibeshöhle des Stammes, doch sind nicht allein die entodermalen Epithelzellen des Spadix daran beteiligt, wie CHUN angibt, sondern auch die ectodermalen Zellen des Glockenkerns, ja es wird sich zeigen, daß gerade diese der Anlaß zu dieser seltsamen Einstülpung sind. Um diese Vorgänge im einzelnen verfolgen zu können, empfiehlt es sich, nicht die in der Nähe des weiblichen Gonophors liegenden männlichen Geschlechtsknospen zu untersuchen, sondern die unten an den Anfangsverzweigungen der Genitaltrauben sitzenden, da hier das Entoderm des Stammes vom Ectoderm durch die dazwischen liegende, bereits stark entwickelte Gallertschicht beträchtlich entfernt liegt, und durch diese Trennung für die zu besprechenden Vorgänge sich klarere Bilder ergeben, als bei den oberen Gonophoren-Knospen.

Wir hatten gesehen, wie der Glockenkern in einer länglichen Gestalt in das Innere vordrang; untersuchen wir ein etwas älteres Stadium, so finden wir hier jene seltsame Einstülpung bereits eingeleitet. Auf Längsschnitten (Fig. 20) sehen wir, wie der Glockenkern sich nach unten zu zapfenförmig ausbreitet, und nun bei seinem weiter fortschreitenden Wachstum nach innen das zwischen den Kanälen liegende Entoderm, dem er wie eine Calotte aufsitzt, immer mehr nach unten in die Leibeshöhle des Stammes zurückdrängt. Schneidet man ein Gonophor eines solchen Stadiums quer, so ergeben die Schnitte durch die nach außen vorspringenden Teile des Gonophors meist dieselben Bilder, wie in Fig. 19, verfolgt man aber die Schnitte nach dem unteren Teile der Knospe zu, so zeigt der Stamm, der natürlich im Längsschnitt getroffen wird (Ectoderm, Gallertschicht und Entoderm), in der Mitte der Leibeshöhle eine längliche Anhäufung von Entodermzellen. Der in Fig. 21 gegebene Schnitt, der ungefähr durch die Ebene *A—B* der Fig. 20 geht, ist etwas schräg getroffen, daher zeigt sich das Entoderm

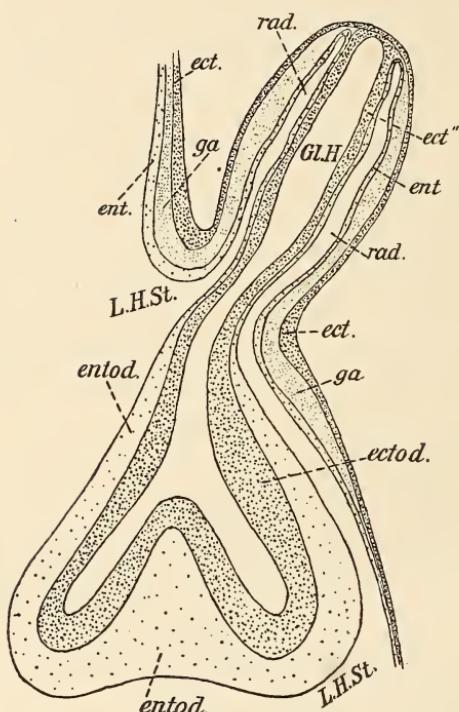
nicht in der Mitte der Stammhöhle, sondern an der einen Seite dem Entoderm des Stammes genähert.

Da mit dem weiteren Wachstum des Glockenkerns nach abwärts keine Streckung des Gonophors nach entgegengesetzter Richtung, also in die Länge, erfolgt, wie wir dies bei *Rhizophysa* sahen (vgl. die Größenverhältnisse der äußeren Gonophoren in Fig. 20 und Fig. 22), so muß notwendig das ganze Entoderm in die Leibeshöhle zurückgedrängt werden, wie wir dies auch in Fig. 22 verwirklicht sehen. Infolgedessen zeigen die Querschnitte, solange die äußere Hervorwölbung getroffen ist, zwar dasselbe Bild wie bisher, sobald jedoch die Leibeshöhle des Stammes angeschnitten wird, ändert sich das Bild völlig. Die im Innern gelegene Zellenmasse (Fig. 23 *ectod.*) besteht jetzt nicht mehr aus Entoderm, sondern aus Ectodermzellen, und wird nach außen von einem hier einschichtigen, in den tiefer gelegenen Schnitten mehrschichtigen Entoderm-Epithel (*entod.*) umgeben. Verfolgt man die Schnitte weiter nach oben, so zeigt sich an der Grenze zwischen dem äußeren Gonophor und der inneren Einstülpung der Übergang der kreisrunden Leibeshöhle des Stammes in die beiden Kanäle.

Schon in diesem Stadium zeigen die auf diese Weise ins Innere gelangten Ectodermzellen eine starke Vermehrung (*ectod.*), die sich auch weiterhin fortsetzt. Wenngleich es mir nicht möglich war, bereits hier untrügliche Beweise einer Differenzierung dieser Ectodermzellen zu Keimzellen zu finden, so glaube ich doch mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten zu können, daß mit dem Vordringen des Ectoderms in die Leibeshöhle des Stammes die Bildung der männlichen Keimzellen beginnt. Denn einmal sind bereits im nächsten von mir beobachteten Stadium diese im Inneren liegenden Ectodermzellen unzweifelhaft als Spermazellen erkennbar, anderseits konnte in keinem Stadium eine Einwanderung aus dem Entoderm nachgewiesen werden.

Das nächste Stadium gebe ich in Textfig. 11 wieder, es ist dies ein aus mehreren Schnitten kombinierter Längsschnitt durch die Mitte des Gonophors. Das in der Leibeshöhle des Stammes liegende Entoderm (*entod.*), das im vorhergehenden Stadium noch mehrschichtig war (Fig. 22), hat sich bedeutend vergrößert, und ist zu einem einschichtigen, aber starken Epithel geworden (vgl. hierzu und zu dem folgenden auch Fig. 24 Taf. XXVIII), das von ihm eingeschlossene Ectoderm (*ectod.*) hingegen zeigt die in mehreren Schichten übereinanderliegenden dicht gedrängten Spermazellen. In dem äußeren Gonophor zeigen sich die beiden Radialkanäle (*rad.*), deren Übergang in die Leibeshöhle des Stammes (*L.H. St.*) man hier sehr gut verfolgen kann. Nach innen

zu sind sie von dem Ectoderm des Glockenkerns (*ect.*") begrenzt, wie dies auch ein Querschnitt durch ein solches äußeres Gonophor zeigt (Textfig. 12). In diesem Stadium der Entwicklung zeigen die Genitaltrauben jenes charakteristische Bild, das ich in der Übersichtsfigur (Textfig. 7) schematisch wiedergegeben habe. Die in der Leibeshöhle



Textfig. 11.

Aus mehreren Schnitten kombinierter Längsschnitt durch die Mitte eines männlichen Gonophors von *Physalia*. *ect.*, Ectoderm; *ect."*, das in dem äußeren Gonophor liegende Ectoderm des Glockenkernes, die spätere Subumbrella; *ent.*, Entoderm; *ectod.*, die im Inneren liegende Ectodermsschicht, das Keimzellenlager; *entod.*, die in der Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) liegende Entodermsschicht, der spätere Spadix; *ga.*, Gal-lertschicht; *GLH.*, Glockenhöhle. Vergr. 174 x.

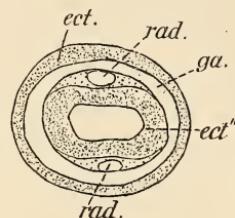
des Stammes liegenden Keimzellen, umgeben von dem starken Epithel, erscheinen als dunkle, dicht aneinander liegende Körper, während außen hier und da das durchsichtige, dünne Gonophor (σ) sichtbar ist.

In der zuletzt besprochenen Textfig. 11 ist auch schon der Beginn der weiteren Entwicklung zu erkennen. Es handelt sich hier um Vorgänge, die durchaus mit der Spadixbildung eines normal sich entwickelnden Gonophors übereinstimmen. Wie sich dort der Boden des Entoderms (Spadixplatte) erhebt und zwischen die Keimzellen einschiebt, so geschieht dies auch hier, d. h. der Boden des in die Leibeshöhle hineinragenden Entodermsackes (*entod.*) hebt sich empor und stülpt die auf ihm liegende Keimzellenschicht becherförmig ein (Textfig. 11). Indem dieses nach oben, bzw. nach außen

gerichtete Vordringen weiter geht, stülpt sich schließlich das gesamte Entoderm und mit ihm die von ihm eingeschlossene Keimschicht (*ectod.*) wieder in das äußere Gonophor vor, so daß in der Leibeshöhle des Stammes nichts mehr zurückbleibt. In Fig. 24 bilde ich einen nahezu medianen Längsschnitt ab, in dem gerade das Entoderm (*entod.*) in das Gonophor vordringt; der Vorgang wird nach dem Gesagten und im

Vergleich mit der Textfig. 11 verständlich sein. Die Lichtungen der Radialkanäle (*rad.*) sind nur teilweise sichtbar, so auf der linken Seite in ihrem Ende, auf der rechten Seite nur oben, als kleiner Abschnitt.

Natürlich wird durch dieses Eindringen des Entoderms und der Keimzellen das äußere Gonophor beträchtlich ausgebuchtet, es behält äußerlich ungefähr dieselbe birnförmige Gestalt der Fig. 24 bei, nur die äußeren Schichten, der sog. Glockenmantel, erfahren eine starke Dehnung, so daß sie auf Querschnitten (Fig. 25) nur als dünne Epithelien auftreten. Dieselben Vorgänge sollen auch in der Textfig. 7 schematisch angedeutet sein, indem bei dem Gonophor *y* gerade das Vordringen beginnt, während bei *z* die Einwanderung vollendet ist. Wie die Fig. 25 zeigt, liegen die Keimzellen (*Spl.*) anfangs nur einschichtig dem noch sehr stark entwickelten Entoderm, bzw. Spadix an, nur in dem unteren Teil des Gonophors zeigen sie sich mehrschichtig. Bald ändert sich jedoch dieses Bild völlig, durch eine außerordentlich starke Teilung der Keimzellen wird das Gonophor beträchtlich in die Länge gezogen (Fig. 26), so daß es jetzt walzenförmig erscheint. Die Spermatoblasten liegen in einer dicken Schicht dem bedeutend dünner gewordenen Spadix an, die Schichten der Glockenwand sind nur noch an vereinzelten Stellen (Fig. 26*) nachweisbar. Eine Öffnung der Glockenhöhle nach außen wurde auch an den ältesten, von mir untersuchten Formen nicht beobachtet, wohl aber verdickt sich das Ectoderm an dem oberen Ende des Gonophors regelmäßig. Die von GOTO in dieser Verdickung angegebenen einzelligen Drüsen konnte ich nicht wahrnehmen.



Textfig. 12.

Querschnitt durch ein äußeres männliches Gonophor von *Physalia*. Die Bezeichnung entsprechend der Textfig. 11.
Vergr. 232 ×.

Hippopodius hippocampus Forskal.

Das von mir untersuchte Material war teilweise aus Neapel bezogen, teils von mir in Ville-Franche gesammelt. Da die Streitfrage über die Artberechtigung der beiden Mittelmeerformen: *Hippopodius neapolitanus* und *Hippopodius gleba* noch immer nicht allgemein geklärt zu sein scheint, und die Unterscheidung hauptsächlich auf der variiierenden Anordnung der Gonophoren beruht, so erschien es mir angebracht, die darauf bezüglichen Angaben noch einmal nachzuprüfen.

Von den älteren Autoren wurden teilweise nur Bruchstücke von Hippopodiiden aufgefunden und beschrieben. So bildet FORSKAL (1775)

eine nur unvollständige, von ihm *Gleba hippopus* genannte Form ab, während OTTO (1823) die Schwimmglocke eines *Hippopodius* als ein selbständiges Geschöpf (*Gleba excisa*) beschreibt. Auch in den genaueren Angaben von QUOY et GAIMARD (1827), die ihre Form *Hippopodius luteus* nennen, und DELLE CHIAJE (1829), der bald von einem *Hippopodius excisus*, bald von einem *Hippopodius luteus* spricht, werden Geschlechtsorgane noch nicht erwähnt. Erst von KÖLLIKER (1853) erhalten wir eine eingehende Beschreibung über Stellung und Zahl der Geschlechtsindividuen, und zwar fand er stets je ein männliches und ein weibliches Gonophor zusammen am Polypenstamm. Er führt für die von ihm beschriebene Form den neuen Namen *Hippopodius neapolitanus* ein, obwohl sie dem *Hippopodius* von QUOY et GAIMARD und DELLE CHIAJE sehr nahe steht.

Ein Jahr später erklärt LEUCKART (1854), daß trotz der großen Verschiedenheit zwischen *Hipp. luteus* und den KÖLLIKERSchen *Hipp. neapolitanus* eine Artunterscheidung nicht möglich sei, da er sich an zahlreichen Exemplaren überzeugt habe, daß sich die Verschiedenheiten durch zahlreiche Zwischenformen völlig ausgleichen lassen. Nur betreffs der Geschlechtsorgane wiederholt er die bereits 1853 gegebene Beschreibung, wonach männliche und weibliche Gonophoren an demselben Stock vereinigt, aber an »verschiedenen« Stellen verteilt sind. Die männlichen Gonophoren, die in geringerer Zahl vorhanden sind, stehen unterhalb der weiblichen, sind aber gleich diesen gruppenweise zu drei bis sechs an der Wurzel der Magensäcke befestigt. Er glaubt die Benennung von QUOY et GAIMARD fallen lassen zu müssen und restituirt den alten FORSKALSchen Namen *Hippopodius gleba*.

Trotzdem durch diese Befunde von LEUCKART alle bisher beschriebenen Formen unter dem Namen *Hippopodius gleba* zusammengefaßt werden müssen, dauert die Konfusion in der Benennung noch an. Schon der nächste Untersucher, P. E. MÜLLER (1871) wendet wieder den Namen *Hippopodius luteus* an, obwohl er sich betreffs der Geschlechtsorgane den Angaben LEUCKARTS anschließt. WEISMANN (1883) wiederum nennt die von ihm beschriebene Form *Hippopodius neapolitanus*, indem er die Angaben KÖLLIKERS, daß männliche und weibliche stets zusammen vorkommen, bestätigt, im Gegensatz zu diesem aber hervorhebt, daß die Geschlechtstrauben regelmäßig aus einem an der Spitze stehenden weiblichen und zwei darunter folgenden männlichen Gonophoren bestehen. Auf Grund dieser Befunde glaubt er, daß die alte Streitfrage über die Artberechtigung der beiden Mittelmeerformen wieder in Fluß gebracht sei, da er die Annahme, daß die Zahl und Stellung der Ge-

schlechtsorgane bei ein und derselben Art so variierten, gerade bei Siphonophoren für hinfällig hält.

Wie man schon aus dieser Übersicht ersieht, haben tatsächlich alle Autoren, die sich mit der Zahl und der Anordnung der Gonophoren befaßten, verschiedene Angaben gemacht. Untersuchen wir diese Verschiedenheiten genauer, so fallen uns vor allem die von den andern Befunden erheblich abweichenden Angaben LEUCKARTS und MÜLLERS auf, nach denen männliche und weibliche Gonophoren stets an verschiedenen Stellen des Stammes vorkommen sollen, und zwar die männlichen unterhalb der weiblichen. Ich glaube jedoch, daß diese Angaben nur auf einem Irrtum beruhen, da man die kleinen Anlagen der männlichen Gonophoren leicht übersieht und es dann tatsächlich scheint, als ob im oberen Teil des Stockes nur weibliche Gonophoren vorhanden wären; anderseits aber in dem unteren Teil nur männliche Gonophoren angetroffen werden können, da hier die weiblichen oft schon zugrunde gegangen sind.

Die Widersprüche zwischen den Angaben von KÖLLIKER und WEISMANN hingegen scheinen mir ihre Erklärung darin zu finden, daß, entgegen der Annahme WEISMANNS die Zahl und die Stellung der Geschlechtsorgane bei ein und derselben Art tatsächlich variieren, denn auch WEISMANNS Angabe, daß »immer« je ein weibliches mit zwei männlichen Gonophoren zusammen vorkommen, kann ich, wie wir sehen werden, in dieser Allgemeinheit nicht bestätigen.

Ich glaube daher, daß es verfehlt ist, auf Grund von doch nur unbedeutenden Verschiedenheiten in der Anordnung der Geschlechtsorgane zwei Arten aufzustellen, und schließe mich den Angaben SCHNEIDERS (1898) an, der sowohl *Hippopodius neapolitanus*, wie *Hippopodius gleba* unter dem allein den neuen Nomenclaturregeln entsprechenden Namen »*Hippopodius hippopus* Forskal« zusammenfaßt.

Über die Entstehung der Keimzellen und die Entwicklung der Gonophoren liegen genauere Untersuchungen nur von P. E. MÜLLER (1871) und WEISMANN (1883) vor. Die neueren Arbeiten von SCHNEIDER (1896), CHUN (1897 a und b) und SCHAEFFI (1898) berühren diese Fragen nicht, ich werde auf sie aber bei der Besprechung der Stammknospe zurückkommen.

Nach den Angaben von P. E. MÜLLER (1871) entstehen die weiblichen Keimzellen im Ectoderm des Manubriums, indem das hier ursprünglich homogene Plasma sich allmählich in Zellkörper spaltet, in denen sich dann je ein Keimbläschen bildet.

Diese Anschauung weist WEISMANN zurück. Nach ihm zeigt sich

die jüngste Anlage von Geschlechtsknospen »als schwache Ausbuchtung eines vom Stamm entspringenden doppelwandigen Blindsackes, der nichts andres ist, als der Stiel der späteren kleinen Gono-phoren-Traube, d. h. als das Individuum, welches die Geschlechtsknospen hervorbringt«. Das Ectoderm solcher Knospen ist einschichtig und nur dünn, das Entoderm zeigt dagegen zwei bis drei Schichten heller Zellen übereinander, die sich anfänglich alle gleich verhalten; erst später erfolgt die äußerlich kenntliche Differenzierung in Geschlechts- und Epithelzellen. — WEISMANN verweist hierbei auf die Abbildung einer männlichen Knospe. — Die differenzierten jungen Eizellen liegen anfänglich in zwei Schichten übereinander, meist nach innen von Epithelzellen bekleidet, nicht selten aber bilden auch die Eizellen selbst die Begrenzung der Leibeshöhle. Allmählich ordnen sich die Eizellen einschichtig an, nach innen nunmehr völlig von einem anfänglich dünnen Epithel überwachsen; dieses Epithel wird später zu einem dicht gedrängten Cylinderepithel, nur an der Spitze der Knospe, wo die Eizellen auf beiden Seiten auseinander weichen, tritt dieses Cylinderepithel früh auf und bildet so die Entodermkuppe.

¶ Gerade über diesem Entodermgewölbe entsteht, nach WEISMANN, zuerst völlig solid, dann sich in eine flache, linsenförmige Blase verwandelnd, der ectodermale Glockenkern. Seine weiteren Schicksale — schreibt WEISMANN — sind die bekannten: »er veranlaßt die Bildung der primären (doppelwandigen) Entodermlamelle, aus der dann später vier Radialkanäle und ein Ringkanal hervorgehen«. — Eine genauere Beschreibung dieser so wichtigen Vorgänge findet sich leider nicht. Die Eizellen wandern nun in das innere Blatt des Glockenkernes ein, indem sie von der Entodermkuppe aus in das Ectoderm vordringen und dabei dessen Wand so stark vortreiben, daß die Höhle der Glocke nur als schwacher Spalt erscheint. Wie sie aus dem Magenentoderm in die Entodermkuppe gelangen, zwischen denen doch die doppelwandige Lamelle liegt, erfährt man nicht.

¶ Während dieser Wanderung beginnt die Entodermkuppe zu wachsen und sich zum Spadix zu erheben. Wenn dieser eine gewisse Höhe erreicht hat, lagern sich die Eizellen in einer Schicht um ihn und werden nun von dem Entoderm bis auf die Außenseite völlig umwachsen, so daß es den Anschein hat, als ob jetzt die Eizellen im Entoderm lägen. Die fehlende Außenwand aber wird vom Ectoderm-Mantel des Manubriums gebildet, die Eizellen liegen daher im Ectoderm.

Innerhalb des Ringkanals bildet sich ein Glockenmund, aus dem das mit Eizellen beladene Manubrium hervortritt. Die Glocke tritt

zuerst weit zurück, umwächst aber dann das im Wachstum vorausgeeilte Manubrium wieder.

Die jüngsten männlichen Knospen ähneln nach WEISMANN durchaus den jungen weiblichen Knospen und sind nur durch ihre Stellung unterhalb des weiblichen Gonophors als männliche zu erkennen. Aus dem mehrschichtigen Entoderm differenzieren sich die Sexualzellen, die sich dann in der Seitenwand des Gonophors zusammendrängen, während sich an der Spitze wiederum das epitheliale Gewölbe der Entodermkuppe ausbildet. Über diesem hat sich bereits der Glockenkern gebildet, der sehr bald als Hohlknospe die Entodermkuppe gegen die Leibeshöhle vortreibt. Sobald sich der Hohlraum zur Linsenform ausgeweitet hat, wandern die männlichen Keimzellen aus der Seitenwand der Geschlechtsknospe in den Glockenkern aus, und umgeben den sich emporhebenden Spadix als massiger Hoden. Die Glockenwand verdünnt sich mehr und mehr, die vier Radialschläuche aber sind deutlich sichtbar, nur manchmal scheinen sie zu fehlen. Endlich bildet sich ein Glockenmund, aus dem, nach Durchreißen der dünnen Membran des Manubriums, die zu reifen Spermatozoen umgewandelten Spermatoblasten austreten.

Eigne Untersuchungen.

Beschreibung der weiblichen Gonophoren.

Nach meinen Untersuchungen kann ich weder die Angaben MÜLLERS noch die WEISMANNS bestätigen. Die Bildung der Eizellen erfolgt vielmehr unzweifelhaft schon im basalen Teil jener Ausbuchtung des Stammes, die WEISMANN als doppelwandigen Blindsack und späteren Stiel der Gonophoren-Traube beschreibt; geht also der Bildung der weiblichen Gonophoren-Knospen voraus. Diese Ausbuchtung des Stammes, die CHUN (1897 a) Urknospe nennt, der ich aber lieber den indifferenten Namen »Stammknospe« geben möchte, konnte ich leider in ihrer ersten Anlage nicht beobachten; in den mir zugänglichen jüngsten Kolonien zeigte sich dieselbe bereits als größere Ausbuchtung und war stets schon mit Eizellen gefüllt.

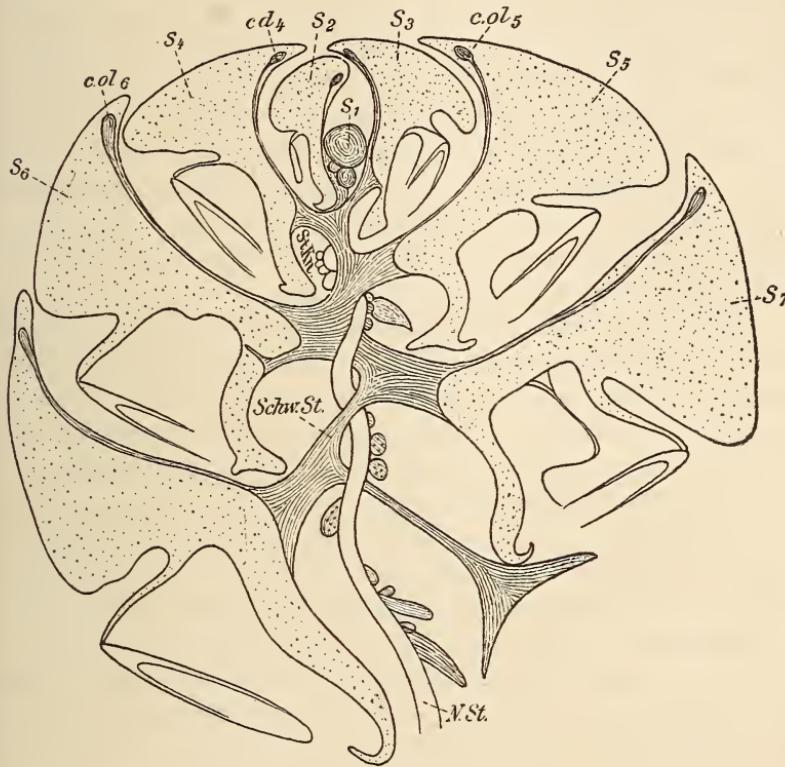
Über die Lage der Stammknospe finden sich in der Literatur verschiedene Angaben, teils wird sie direkt unter der Bildungsstätte der Schwimmzone, teils in einiger Entfernung davon beschrieben; WEISMANN findet sie an dem Vorderende des Stammes. Da gerade über die Frage, wo bei *Hippopodius* das vorderste Ende des Stammes sich befindet, erst neuerdings verschiedene Ansichten vertreten wurden — vgl. CHUN (1897 b), SCHNEIDER (1896) —, so versuchte ich mir über diese

Frage Klarheit zu verschaffen, soweit dies an ausgebildeten Kolonien möglich ist.

Wie bekannt, unterscheidet man bei *Hippopodius* zwei verschiedene Stämme, den Stamm der Schwimmsäule, und den eigentlichen Körperstamm, Stamm der Nährzone genannt. An dem beim Schwimmen nach vorn gerichteten Ende der Kolonie gehen beide Stämme ineinander über; genaue Angaben, wo dies geschieht, liegen nicht vor, auch die Abbildungen von CHUN, HAECKEL, CLAUS und SCHAEPPPI lassen darüber im unklaren. Die HAECKELSche Abbildung (1888) läßt sich mit meinen Befunden am allerwenigsten in Einklang bringen, sie wird allenfalls verständlich, wenn man annimmt, daß HAECKEL die Stammknospe für die »Reifungsstätte der Schwimmzone« gehalten hat. Was er dann als Reifungsstätte der Nährzone bezeichnet, würde den bereits am Stamm herabgerückten, schon weit entwickelten Gonophoren entsprechen. Die CHUNSche Abbildung (1897 b) ist zur Orientierung ausgezeichnet, ich gebe sie daher nebenstehend wieder, nur läßt sie, wie auch die andern Abbildungen, über die tatsächliche Lage der Knospungsstätte der Nährzone, also der Stammknospe, im unklaren.

In der auf Taf. XXVIII, Fig. 27 gegebenen Abbildung ist nur der obere Teil der Kolonie wiedergegeben und von den Schwimmglocken jeweils nur die Ansatzstelle gezeichnet, um ein möglichst übersichtliches Bild zu gewinnen. Eine Orientierung über das Gesamtbild wird durch einen Vergleich mit der nebenstehenden Textfigur leicht ermöglicht. Verfolgt man den Stamm von der Knospungsstätte der Schwimmzone (*Kn. Schw.Z.*) an nach abwärts, so findet sich unterhalb der Ansatzstelle der Schwimmglocke S_4 eine Trennung. Die meisten Fasern gehen spiraling gedreht direkt nach unten weiter, und bilden so den Stamm der Nährzone, andre Fasern biegen nach rechts ab und verlaufen in der Ansatzstelle der Schwimmglocke S_5 . Von hier aus geht der Hauptteil der Fasern über den Nährstamm hinweg zur Ansatzstelle der Schwimmglocke S_6 (sie sind in der Zeichnung nur punktiert angegeben, um die darunter ziehenden direkten Fasern des Nährstammes sichtbar zu machen), während einige sich bei c wieder abzweigen, unterhalb des Stammes nach abwärts ziehen und sich direkt oberhalb der Stammknospe (*St. Kn.*), in der Zeichnung links bei a mit dem Nährstamm (*N. St.*) vereinigen. Wir haben also unterhalb der Ansatzstelle der Glocke S_4 die tatsächliche Trennung von Nährstamm und Schwimmstamm. Da der Hauptteil der Fasern des oberen Schwimmstammes, den ich zum Unterschied von dem unteren, freien Schwimmstamm (*Schw. St.*) als Hauptschwimmstamm (*H. Schw. St.*) bezeichne, direkt in den Nährstamm übergeht,

und die andern Fasern, die sich rechts abgezweigt haben, als selbstständiger Schwimmstamm weiter gehen, glaube ich, daß es nur irreführend ist, von einer Umbiegung des Nährstammes in den Schwimmstamm zu sprechen. Es handelt sich vielmehr augenscheinlich um eine sekundäre Abzweigung des freien Schwimmstammes vom eigentlichen Hauptstamm.



Textfig. 13.

Längsschnitt durch die Schwimmsäule von *Hippopodius*. (Aus CHUN: Über den Bau und die morphol. Auffassung der Siphonophoren. In Verh. D. Zool. Ges. 1897, Figur 11.) Die Bezeichnungen wurden entsprechend der Fig. 27, Taf. XXVIII abgeändert. *c.o.l.*, Ölbehälter; *N.St.*, Nährstamm; *Schw.St.*, Schwimmstamm; *St.Kn.*, Stammknospe; *S.*, Schwimmglocken.

Den von SCHNEIDER (1896) angegebenen »Befund von fundamentaler Bedeutung«, nach dem das Vorderende des Stammes nicht am Vorderende des Tieres liegt, sondern gegen die Nährzone zurückgeschlagen, dort, wo die älteste, größte Deckglocke sich befindet, kann ich somit nicht bestätigen. Nach meiner aus Schnittserien und Totalpräparaten gewonnenen Vorstellung verhält sich der zunächst so kompliziert erscheinende Aufbau einfach so: Das Vorderende des Stammes

liegt auch hier, wie bei den Physophoren, an der Knospungsstätte der Schwimmzone. Von hier aus setzt sich der stark spiralig gedrehte Hauptschwimmstamm nach unten fort. Erst nachdem an ihm mehrere (bei den von mir untersuchten Tieren stets vier) Schwimmglocken entstanden sind, findet eine Trennung statt, der Hauptteil geht direkt in den Nährstamm über, der andre Teil bildet den freien Teil der Schwimmsäule. Etwas unterhalb der Verzweigung, also am Beginn des eigentlichen Nährstammes, findet sich die Knospungsstätte der Nährzone, das ist die Stammknospe. Es lassen sich diese Verhältnisse ganz ungezwungen mit denen anderer Siphonophoren vergleichen, der einzige Unterschied liegt eben darin, daß der Schwimmstamm bei seinem Übergang in den Nährstamm bei *Hippopodius* noch einen Seitenzweig bildet, der nun zur freien Schwimmsäule auswachsend sich über den Nährstamm ausbreitet, und so der eigentlichen Nähr- und Geschlechtskolonie einen vortrefflichen Schutz gewährt.

Über den Aufbau der Stammknospe und der sich von ihr abschnürenden Gonophoren kann man sich leicht an der Übersichtsfigur (Fig. 27) orientieren. Bei *b* liegt der basale Teil der Knospe, hier ist der Entstehungsort der Eizellen. Indem diese an Größe zunehmen, rücken sie immer mehr nach dem oberen Teil, wo sie in Ausbuchtungen der Knospe eintreten, um dann, sich immer weiter von der Knospe abschnürend und in einer spiralen Drehung über den Stamm erhebend in der Nähe der Ansatzstelle der Knospe den Stamm wieder zu erreichen und nun an den gleichfalls spiralig gewundenen Nährstamm herabzurücken.

Zerlegt man den basalen Teil der Stammknospe in Schnitte, so zeigen sich in dem teils einschichtigen, teils mehrschichtigen Ectoderm verschiedene Arten von Zellen; unter diesen befinden sich einige, die den jungen Eizellen sehr ähnlich sehen. Öfters zeigte sich hier auch die Grenze zwischen Ecto- und Entoderm unterbrochen. Es macht daher wohl zuerst den Eindruck, als ob die Eizellen aus dem Ectoderm in das Entoderm einwanderten; dies ist aber nicht der Fall, da einmal nirgends ein solcher tatsächlicher Übergang nachweisbar ist, anderseits solche ectodermale Eizellen auch in den schon viel älteren ausgebildeten Gonophoren gefunden werden, und schließlich auch die tatsächliche Bildungsstätte unzweifelhaft im Entoderm nachweisbar ist. Ob diese im Ectoderm liegenden abortiven Eizellen nicht darauf zurückzuführen sind, daß früher die Keimstätte nicht auf das Entoderm beschränkt war, konnte ich nicht feststellen, da ich keine jungen Exemplare, bei denen ich die Entstehung der Stammknospe untersuchen konnte, zur Verfügung hatte.

Das vielschichtige Entoderm begrenzt einen mit der gemeinsamen Leibeshöhle des Stammes kommunizierenden Hohlraum. In dem apicalen Teil der Knospe ist es völlig mit schon weit entwickelten Eiern angefüllt, die nach unten zu immer mehr an Größe abnehmen, bis im basalen Teil der Knospe (Fig. 27 b) die eigentliche Bildungsstätte der Eizellen folgt. Es lässt sich hier die Eibildung in ihren einzelnen Stadien auf das schönste verfolgen. Doch möchte ich, da ich in einer späteren Arbeit eine ausführliche Beschreibung der Reifungserscheinungen der Keimzellen von Siphonophoren zu geben gedenke, hier nur einige besonders interessante Stadien dieses Prozesses abbilden. In Fig. 28 gebe ich zwei der jüngsten von mir beobachteten Stadien wieder. Die Zelle *A* zeigt wohl den ersten Anfang der Eibildung, der Kern hat an Größe zugenommen, und fällt mit seinem hellen, ungefärbten Plasma, das im Inneren den kleinen Nucleolus enthält, als Keimbläschen sofort auf. In der dicht daneben liegenden Eizelle *b* hat das Keimbläschen fast die ganze Größe der Zelle erreicht, sein Nucleolus ist bereits in mehrere einzelne Brocken zerfallen. In den folgenden Stadien sind die Zellgrenzen nicht mehr sichtbar, die Kerne sind erheblich gewachsen, ihr Plasma ist ganz mit kleineren Chromatinbrocken angefüllt, die sich zu einem dunklen Körper in der Mitte des Zellkernes anhäufen (Synapsis) (Fig. 29). Weiterhin nehmen die Kerne noch immer beträchtlich an Größe zu, während das Chromatin in zahlreichen Fäden geordnet dieselben ganz erfüllt (Fig. 30). Allmählich rückt dann das Chromatin zum größten Teil an die Peripherie der Kerne (Fig. 30 *b*, *c*), während in der Mitte ein immer größer werdender Nucleolus entsteht (Fig. 31 *a*, *b*). Dabei verleiht das Chromatin, das sich am Rande des Kernes als eine fast homogen erscheinende Schicht anordnet (Fig. 31 *c*), dem ungefärbten Kernplasma eine mehr oder weniger lappig-zackige Gestalt. Es ist dies die Gestalt, die für die in die Gonophoren einwandernden Eizellen charakteristisch ist (Fig. 32). In diesem Stadium werden auch die Zellgrenzen wieder sichtbar.

Mit dem weiteren Wachstum des Eies und der Ansammlung von Dottermasse im Eiplasma beginnt dann ein eigentümlicher Prozeß, der in einem Austritt des an der Peripherie angesammelten Chromatins aus dem Kern besteht. In Fig. 33 sieht man oben zwei Chromatinbröckchen noch innerhalb des Kernes, während das andre Chromatin in Gestalt rundlicher Körperchen der Kerngrenze außen dicht anliegt. Diese an eine Chromatinreduktion erinnernden Bilder sind bis in die ältesten Gonophoren zu verfolgen. In Fig. 34 bilde ich ein solches Ei ab, das bereits von dem Ectoderm des Manubriums

(man.) follikelförmig umgeben ist. Das Keimbläschen hat sich mehr und mehr abgerundet, an seiner Peripherie sitzen die größeren oder kleineren ausgeschiedenen Chromatinkörperchen, während im Inneren sich ein großer, dunkel gefärbter Nucleolus befindet mit einem vacuolenartigen hellen Bläschen in der Mitte, das zuweilen an seiner Peripherie noch ein kleines Bläschen zeigt.

Nach dieser kurzen Übersicht über die bei der Entwicklung der Eizellen zu beobachtenden Bilder, auf deren Bedeutung ich hier nicht weiter eingehne, kehre ich zu den Keimzellen in der Stammknospe zurück. Wir sahen, wie sie immer an Größe zunehmend, bis an das apicale Ende der Knospe vorrücken, und nun in die Divertikel, die zu den späteren Gonophoren führen, eintreten. Daß die Eizellen selbst die Veranlassung zur Ausbuchtung des Ectoderms geben, scheint mir unwahrscheinlich, da ich den weichen, allen Widerständen nachgebenden Eizellen eine solche Wirkung nicht zutrauen kann. Ich glaube vielmehr, daß durch das allgemeine, auch im Ectoderm herrschende, nach einer Richtung fortschreitende Wachstum der Anlaß zu einer Ausbuchtung bedingt ist. Aus diesem »einseitig« fortschreitenden Wachstum wird auch die bereits besprochene Anordnung der Gonophoren und ihre spirale Erhebung über den Stamm allein verständlich. Daß es sich bei diesen Vorgängen tatsächlich um ein selbständiges »allgemeines« von den Keimzellen unbeeinflußtes Wachstum handelt, wurde mir zur Gewißheit, durch die Beobachtung, daß die Bildung der Divertikel durchaus nicht zuerst erfolgt. Bevor diese auftreten, zeigt sich vielmehr eine von den Eiern völlig unabhängige, starke Wucherung des Ecto- und Entoderms, die zu einer anfangs stets zweischichtigen Knospe mit ganz engem Lumen führt (Fig. 35 *M. St. 1*). Erst wenn diese Knospe, die Anlage des späteren Nährpolypen, eine gewisse Größe erreicht hat (*M. St. 2*), beginnt das Ectoderm, das sich an dieser Knospe staut, sich auszubuchen (Fig. 35 *Gon. 2*). Ist dieses Stadium einmal erreicht, dann ist es erklärlich, ja notwendig, daß die von unten her unter starkem Druck heraufwandern den Eizellen in diese Ausbuchtung eintreten; damit erst beginnt die Gonophorenbildung. Während sich das erste Divertikel nun in die Länge ausdehnt, entsteht neben ihm an der Stammknospe eine neue Knospe, und, wie oben, eine neue Ausbuchtung. Durch diese immer weiter gehenden, stets paarweis auftretenden Anlagen von Nährpolyp und Gonophor rücken die ersten, bereits weit über die Stammknospe hervortretenden Gonophoren (*Gon. 3*, *Gon. 4*), der Form der Stammknospe folgend, in einer Spirale vor, bis sie den Stamm unterhalb ihres Entstehungsortes wieder erreicht haben, wo sie mit dem jetzt

nach unten fortschreitenden Wachstum langsam am Stämme herabrücken (Fig. 27).

Aus den oben geschilderten Vorgängen ist wohl ohne weiteres ersichtlich, daß die Stammknospe zeitlebens am Stamm erhalten bleibt, tatsächlich findet man sie auch in den ältesten Kolonien stets neben den verschiedenen Entwicklungsstadien der Gonophoren. Diese Persistenz der Stammknospe weist CHUN (1892), für die Monophyiden und Diphyiden nach; betreffs der Calycophoriden hebt er, auf WEISMANN gestützt, ausdrücklich hervor, daß die von ihm untersuchte *Stephanophys superba* die einzige Calycophoride mit persistierender Urknospe sei. Da sich nun WEISMANNS Angabe, daß die Keimdrüse von *Hippopodius* zum Stiel der späteren Gonophoren-Traube würde, durch meine Untersuchung als irrig ergeben hat, so muß also auch *Hippopodius* zu den Siphonophoren mit bleibender Stammknospe gerechnet werden. Das von CHUN für die Mono- und Diphyiden abgeleitete Knospungsgesetz, nach dem die Gonophoren sich stets nach links und rechts alternierend abschnüren, hat für *Hippopodius* keine Gültigkeit.

Ich bin bisher auf die Frage, wie wir diese Stammknospe und die ihr entsprechenden Genitaltrauben von *Rhizophysa* und *Physalia* aufzufassen haben, nicht eingegangen. Über die Deutungen derartiger Geschlechtsanlagen bei Siphonophoren stehen sich die Ansichten von CHUN und SCHNEIDER einander schroff gegenüber. CHUN (1897 a) deutet sowohl die Stammknospe (Geschlechtsdrüse WEISMANN, Urknospe CHUN), wie auch die Genitaltrauben als verschiedentlich rückgebildete bzw. umgebildete Blastostyle, die den »bei Hydroiden weit verbreiteten und vielfach blindgeschlossenen gleichnamigen Bildungen durchaus homolog sind«. Die von HAECKEL (1888) als Blastostyle gedeuteten langen Hohlschläuche an den Genitaltrauben der Auronekten nennt CHUN Genitaltaster, die »durchaus nichts mit den hier in Rede stehenden Bildungen gemein haben. Niemals knospen an den Genitaltrauben (soll wohl Genitaltastern heißen) die Gonophoren, niemals erhalten sie von Seite der letzteren ihre Genitalprodukte zuerteilt«. »Ich glaube wohl nicht im Unrecht zu sein, wenn ich das Vorkommen von mit Keimzellen erfüllten Blastostylen als einen allgemeinen Charakterzug der Calycophoriden und Physonekteninstalle. Ob die Blastostyle sich lang ausziehen oder kugelige, knospenförmige Aufreibungen bilden, ob sie einfache Hohlschläuche repräsentieren oder sich vielfach verzweigen, ist für ihren morphologischen Charakter irrelevant.«

Gegen diese Auffassung wendet sich SCHNEIDER (1898), indem er

schreibt: »Es sei hier nochmals erwähnt, daß CHUN die Stiele der Genitalpolypen, nicht diese selbst, wie es doch richtig ist, für Blastostyle erklärt und zu dieser merkwürdigen Auffassung durch falsche Beurteilung der Genitaltrauben der Calycophoren und Physophoren veranlaßt wurde.« »Unter Blastostyl versteht man einen mehr oder minder reduzierten Polypen, an dem Gonophoren knospen.« »In der Definition ist gar nicht eingeschlossen, daß der Blastostyl der Bildner der Keimzellen sei.« »Wenn bei den Calycophoren und Physophoren die Keimstätte als buckelförmige Vortreibung des Stammes erscheint, so ist deshalb, weil hier die Keimzellen entstehen, diese Vortreibung noch lange nicht als reduzierter Polyp aufzufassen.«

Nach SCHNEIDER sind also die Stammknospen als lokalisierte Keimstätten, die Genitaltrauben als reich verzweigte Gonophorenstile anzusehen. »Blastostyle sind allein die polypoiden Schläuche, welche Ansicht auch HAECKEL teilt.« — Wie SCHNEIDER sich in seiner Deutung der Blastostyle der Physalien und Rhizophysen auf HAECKEL (1888) berufen kann, ist mir unverständlich. Sowohl im Text (S. 323, 346), als auch auf den Abbildungen (Taf. XXVI) bezeichnet HAECKEL (1888) die letzten Enden der Zweige (vgl. G.T. Textfig. 7) ausdrücklich als »Gonopalpon« (Sexualpalpon), während er die unter diesen Tastern befindlichen Enden der Zweige »Gonostyle« (Blastostyl) nennt (Taf. XXVI Fig. 8 gs). Daß HAECKEL aber nicht bloß diese letzten Verzweigungen (also etwa von c_1 , c_2 , c_3 , c_4 der Textfig. 7 ab), sondern die ganze Genitaltraube (gonodendra HAECKEL) als verzweigtes Blastostyl auffaßt, geht ja daraus hervor, daß er S. 312 schreibt: »All Cystonectae possess monoeious corns, monoclinic cormidia, and monostylic gonodendra, male and female gonophores arising from the same ,branched gonostyle'.« »The stem of the gonostyle is always richly ramified, and bears on each branch one or several sexual palpions, a single gynophore or female medusome, and a great number of androphores or male medusomes.«

Die Ansichten über die Deutung der Blastostyle bei Siphonophoren sind, wie man sieht, noch keineswegs geklärt. Ich kann auf die Frage im allgemeinen nicht näher eingehen, da ich noch nicht eine genügend große Zahl von Siphonophoren untersucht habe. Wenn wir jedoch von der Bedeutung der Blastostyle bei den Hydropolypen ausgehen, so müssen wir mit SCHNEIDER ein Blastostyl als einen mehr oder minder reduzierten Polypen, an dem Gonophoren knospen, definieren. Gemäß dieser Auffassung kann ich mich in der Beurteilung der Verhältnisse von *Hippopodius* der Ansicht SCHNEIDERS anschließen. In der Stamm-

knospe erkenne ich die scharf lokalisierte Keimzone. Früher mag diese Zone allgemein im Stamm verbreitet gewesen sein, so daß die Keimzellen überall in die frühzeitig am Stamm entstandenen Polypen einwanderten, sie so im Blastostyle verwandelten und an ihrem Stiel die Bildung der Gonophoren veranlaßten. Im Laufe der Zeit hat sich die Keimzone an einer Stelle fixiert, und veranlaßte durch die jetzt hier massenhaft auftretenden Keimzellen eine Ausbuchtung des Stammes (Stammknospe). Dadurch, daß diese Keimzone sich sehr früh differenzierte, fiel schließlich die Auswanderung der Keimzellen mit der Bildung der Polypen zusammen, so daß wir noch jetzt die regelmäßige, von mir näher ausgeführte gleichzeitige Entstehung von je einer Knospe des späteren Magenschlauches und dem dazugehörigen, weiblichen Gonophor antreffen. Ursprünglich haben die Gonophoren an dem Stiel der Polypen gesessen, daher findet man noch jetzt bei den jüngeren Knospen zuweilen die Gonophoren so nah am Stiel, daß es nicht möglich ist, zu unterscheiden, ob sie am Stamm selbst, oder an dem Polypen sitzen. Die weiter entwickelten Geschlechtsgruppen sitzen zwar am Stamm, aber stets dicht an der Wurzel des Polypen.

Bei *Rhizophysa* und *Physalia* liegen die Verhältnisse ähnlich. Auch hier möchte ich die Genitaltrauben als reich verzweigte Keimzone auffassen. Die Keimzellen entstehen im Vergleich mit *Hippopodius* sehr spät; bei *Rhizophysa* in den Seitenästchen der Traube, bei *Physalia* erst in den Gonophoren. Echte Blastostyle aber gibt es hier nicht. Wollen wir, mit SCHNEIDER, wenn ich ihn recht verstanden habe, die unterhalb der polypoiden Schläuche befindlichen letzten Enden der Genitaltraube als Blastostyle bezeichnen (Textfig. 7 c₁, c₂), dann wäre nicht einzusehen, warum man nicht auch die nächst tiefer liegenden Verzweigungen mit zu solchen Blastostylen rechnen sollte, um so mehr als sie ja alle noch vereinzelte Gonophoren tragen. Damit wäre aber dann die CHUNSche Auffassung der stark verzweigten Blastostyle gegeben.

Ich halte es daher für angebracht, den Ausdruck »Blastostyl« für *Rhizophysa* und *Physalia* fallen zu lassen. Die letzten polypoiden Endzweige (G.T.) bezeichne ich mit den CHUNSchen indifferenten Namen »Genitaltaster«, da wir noch gar nicht wissen, was aus ihnen im Laufe ihrer freien Entwicklung wird.

Wir hatten gesehen, wie die Gonophoren als einfache Divertikel sich jeweils mit der Anlage eines Nährpolypen von der Stammknospe abschnürten und am Stamm herabrückten. Die anfänglich das Lumen des Divertikels prall anfüllenden Eizellen legen sich mit dessen Wachstum in die Länge einschichtig an das Ectoderm an, während sie von

der Leibeshöhle durch ein feines Epithel von Entodermzellen begrenzt werden. Einzelne Entodermzellen sind aber auch noch ziemlich lange zwischen den Eizellen nachweisbar. Jetzt beginnt das Entoderm auszuwachsen, drängt die an der Spitze gelegenen Eizellen zurück, und bildet direkt unter dem Ectoderm eine einzellige solide Schicht (Entodermkuppe — WEISMANN), die aber in der hier auftretenden Gestalt und entsprechend ihrer weiteren Entwicklung nach dem Vorschlag von GOETTE besser Spadixplatte genannt wird (Fig. 36 *Sp.Pl.*).

Durch das Auftreten des Glockenkernes, der angeblichen Einbuchtung des Entoderms, Erhebung des Spadix und Wanderung der Eizellen tritt nunmehr das Gonophor in das medusoide Stadium ein. Über diese wichtigen Vorgänge liegen als Untersuchungen an weiblichen Gonophoren nur die von WEISMANN und CHUN (1891) vor. CHUN bestätigt die Angaben WEISMANNS durchaus, nur hebt er hervor, daß junge Gonophorenanlagen selten sind, daß es ihm daher nicht möglich war zu verfolgen, wie die Wanderung der Eizellen in den Glockenkern vor sich geht. Seine Hoffnung, diese Lücke durch die Entwicklungsvorgänge der männlichen Gonophoren ausfüllen zu können, scheint sich nicht erfüllt zu haben, wenigstens weist er dort nur auf die gegebene ausführliche Beschreibung der weiblichen Gonophoren hin.

Es ist mir nun gelungen, auch für *Hippopodius* die von GOETTE für die Hydromedusen angegebene Entstehung der Radialkanäle durch vier von Anfang an getrennte Radialschläuche nachzuweisen. Allerdings waren die genaueren Verhältnisse der weiteren Entwicklung bei der Größe der Eier und der dadurch bedingten Verzerrung aller Schichten schwierig festzustellen. Fig. 36 zeigt ein sehr instruktives Bild, das ich auf meinen Präparaten häufiger beobachtete. Der Glockenkern (*Gl.K.*) erscheint als eine nach außen gerichtete Verdickung der basalen Schicht des Ectoderms, so daß seine Unterseite ganz eben erscheint. Die Spadixplatte hingegen ist gegen den Rand hin etwas aufwärts gekrümmmt, und bildet so mit dem Entoderm der Seitenwände des Gonophors eine Falte. Diese erste Aufwärtskrümmung des Entoderms bildet die Wurzel der Radialschläuche, und entsteht also durchaus unabhängig vom Glockenkern.

Erst in der Folge dringt der deutlich zweischichtige, mit einem Lumen in der Mitte versehene Glockenkern gegen die Spadixplatte vor, wo er sich linsenförmig zwischen dem aufwärts gekrümmten Entoderm ausbreitet, in dem man gleichzeitig vier getrennte Radialschläuche erkennen kann. Fig. 37 zeigt einen Längsschnitt einer Serie durch ein solches Stadium. Links ist ein Kanal getroffen, während rechts nicht

die Spur davon zu sehen ist. Es geht hier das seitliche Entoderm der Knospe ununterbrochen, also nicht in eine zweischichtige Entoderm-lamelle, sondern direkt in die Spadixplatte über. Verfolgt man die Serie weiter, so verschwindet der Kanal auf der linken Seite, während jetzt der rechte Kanal sichtbar wird.

In diesem Stadium beginnt die Überwanderung der Eizellen in den Spadix. Dies geschieht in den Interradien, wo die vorgerückten Eizellen an die Spadixplatte direkt anstoßen. Das auf der Fig. 37 angeschnittene Ei α beginnt eben in die Spadixplatte (*Sp.Pl.*) überzuwandern, wobei es also eine zweischichtige Entodermlamelle gar nicht zu passieren braucht.

Die in die Spadixplatte eingedrungenen Eier dringen nun in die Glockenhöhle ein. Die Frage, ob sie hierbei tatsächlich in die ectodermale untere Wand des Glockenkernes einwandern, wie es WEISMANN annimmt, oder nur diese Wand vor sich herschieben und zwischen Ectoderm und Entoderm liegen bleiben, wie es CHUN (1896, S. 623 Anm. 2) für wahrscheinlich hält, muß ich hier unentschieden lassen. Ich halte es bei der Größe der Eier und der dadurch bedingten außerordentlichen Verdünnung der in Frage kommenden Schichten für ausgeschlossen, eine durchaus einwandfreie Entscheidung zu fällen. So zeigt der in Fig. 38 abgebildete Schnitt wohl sehr schön auf der rechten Seite die Stelle eines Interradiums, in dem die Eizellen aus dem Entoderm der Leibeswand direkt in die Spadixplatte vordringen können, während auf der linken Seite dieser Weg durch die Leibeshöhle, die in den Kanal übergeht (die Fortsetzung des Kanals selbst ist nicht sichtbar) unterbrochen ist, läßt ferner zwei noch in der Spadixplatte liegende Eier, das rechte nur im Anschnitt und zwei bereits in die Glockenhöhle hervorgedrungene gut erkennen, gibt aber über die Art, wie dieselben dahin gelangt sind, keinen Aufschluß.

Eher könnte wohl der in Fig. 39 abgebildete Schnitt eine Erklärung der Vorgänge geben. Dieser, wie der vorher besprochene Schnitt (Fig. 38) sind etwas schräg getroffen, so daß der proximale Teil des Gonophors geschlossen erscheint. In diesem jüngeren Stadium ist zwar noch keine Eizelle gegen die Glockenhöhle vorgedrungen, wohl aber hat die einzige bisher in die Spadixplatte übergewanderte Eizelle (auf diesem Schnitt nur im Anschnitt zu sehen) eine starke Einbuchtung des Glockenkernes hervorgerufen. Es erweckt dies wohl den Anschein, als ob die nun folgenden Eizellen den Boden des Glockenkerns weiter einbuchen und dadurch zu einer dünnen Lamelle ausdehnen müßten, doch ist eine Einwanderung in das Glockenkerngewölbe durch diesen Befund

noch nicht völlig widerlegt. Wenn WEISMANN behauptet, gerade bei *Hippopodius* sich mit aller Bestimmtheit überzeugt zu haben, daß die Eizellen in das innere Blatt des Glockenkerns auswandern, so vermisste ich den Beweis dafür. Die Abbildungen, auf die er verweist, würden ebenso gut das Gegenteil erläutern können, und im Text gibt er selbst einige Zeilen später zu, daß einige Eizellen die Wand des Glockenkernes stark vor sich hertreiben.

Die anfänglich dicht gedrängt gegen die Glockenhöhle vorgeschobenen Eier ordnen sich mit dem Wachstum des Gonophors in eine Schicht. Zu gleicher Zeit wächst der Glockenkern nach abwärts, während das die Eier im Inneren begrenzende Entoderm sich zu einer soliden Schicht entwickelt und so zum Spadix wird (Fig. 40). Wenn aber das Gonophor weiter an Größe zugenommen und die erst eng aneinander gepreßten Eier anfangen auseinander zu rücken, dringt der Spadix in die Zwischenräume zwischen ihnen ein, und umwächst die Eier mehr und mehr. Dieses Umwachsen der Eizellen vom Entoderm geht so weit, daß sie zuletzt völlig von ihm eingeschlossen sind; nur die kleine Strecke, wo das Ei an das Ectoderm anstößt, bleibt frei, es ist dies die Stelle, wo später das Ei nach außen austritt (Fig. 42). Die in den jüngeren Stadien (Fig. 40) noch erkennbare Glockenkernschicht (*ect.*'''') ist hier nicht mehr zu sehen.

Die Eizellen haben jetzt, fast völlig im Entoderm eingebettet, ihre bleibende Stelle erreicht, und das Gonophor tritt in das letzte Stadium seiner Entwicklung ein. Auf Querschnitten läßt sich der medusoide Bau des Gonophors nur noch bei sehr günstigen Objekten und auch hier nur schwer nachweisen, da die Glockenwand mit ihren drei Schichten und den vier Radialkanälen sehr dünn ist (Fig. 41). Zuweilen erkennt man auf Längsschnitten durch jüngere Stadien (Fig. 40) außer den nicht unterscheidbaren drei Schichten der Glockenwand (*Glu.*) die den Eiern dicht anliegende dritte Ectodermschicht (*ect.*'''). Nachdem aber an der Spitze der Glocke der Mund durchgebrochen ist (Fig. 42), zieht sich der Glockenmantel über das mit Eiern angefüllte Manubrium zurück, faltet sich kranzförmig um den Stiel des Gonophors und nimmt wieder bedeutend an Dicke zu. Schon in Fig. 42 kann man an dem oberen Teil des Glockenmantels die ursprünglichen Schichtungsverhältnisse wieder deutlich erkennen (*ect.*', *ent.*, *ect.*''), noch schöner aber lassen sie sich nachweisen, wenn der Mantel sich völlig bis an den Stiel des Gonophors zurückgezogen hat (Fig. 43).

Schneidet man den unteren Teil eines Gonophors in diesem Stadium quer, so ergibt sich ein Bild, wie ich es in Fig. 44 wiedergebe. Dieser in

der Richtung *A—B* der Fig. 43 gefallene Schnitt zeigt deutlich die drei Schichten der Glockenwand: das Exumbrellarectoderm (*ect.*'), das Entoderm (*ent.*) mit den vier Kanälen (*rad.*_{1—4}) und das Subumbrellarectoderm (*ect.*"'). Es folgt dann der freie Raum (*R.*) zwischen dem Mantel und dem Gonophor und die die Eizellen umgebende Schicht (*ect.*"'), während in der Mitte gerade die die einzelnen Eier umschließende Entodermsschicht des Spadix (*Sp.*) angeschnitten ist. In den ältesten Gonophoren ist die Glockenwand wieder emporgewachsen, hat sich völlig abgeplattet und umschließt so das Gonophor wieder. Das sich auf meinen Schnitten öfter zeigende Austreten der Eier oder gar nur der Kerne allein, kann nur Kunstprodukt sein.

Entwicklung der männlichen Gonophoren.

Die männlichen Gonophoren entstehen am Stiel der weiblichen Gonophoren derart, daß zuerst »ein« Gonophor als Ausbuchtung der unteren Wand des weiblichen Gonophors entsteht (Fig. 37 *gon.*), während später an der Basis dieses ersten männlichen Gonophors (Fig. 45 *Gon.*₁) das zweite Gonophor (*Gon.*₂) entsteht. In einer ausgebildeten Geschlechtsgruppe zeigt sich also ein schon weit entwickeltes weibliches Gonophor, an dessen Stiel wieder zwei junge männliche. Die Angabe WEISMANNS, daß diese Anordnung eine regelmäßige sei, kann ich jedoch nicht bestätigen. Ich fand vielmehr bisweilen nur ein, bisweilen aber auch drei männliche Gonophoren an einem Stiel vereinigt, und ich glaube, daß nach diesen und den Befunden der früheren Autoren die Annahme, daß bei den Siphonophoren die Zahl und Stellung der Geschlechtsorgane eine feststehende und für die Art charakteristische sei, fallen gelassen werden muß.

Die jüngsten Knospen der männlichen Gonophoren sind als solche von Anfang an durch ihr mehrschichtiges Entoderm leicht zu erkennen. In den jüngsten Gonophoren füllt das Entoderm das Innere völlig aus (Fig. 45 *Gon.*₂), erst mit dem weiteren Wachstum bildet sich ein Lumen in der Mitte (Fig. 37 *Gon.*), das sich dann bis an die Spitze des Gonophors ausdehnt. Hier ordnet sich, wie bei den weiblichen Gonophoren, das Entoderm direkt unter dem Ectoderm zu einer einzelligen, soliden Schicht, der sog. Spadixplatte (Fig. 45 *Sp. Pl.*). Die übrigen Entodermzellen häufen sich in der Mitte des Gonophors zusammen. In dieser, das Gonophor in der Mitte wie ein Gürtel umziehenden, dicken Zone (Fig. 45 *K.Z.*) beginnt die Differenzierung der Entodermzellen zu Keimzellen. Es lassen sich auch hier wieder an den Kernen ähnliche Vorgänge nachweisen, wie sie bei den Eizellen näher besprochen wurden.

Die Anlage des Glockenkerns als linsenförmiges Gebilde an der Spitze des Gonophors, seine Einsenkung ins Innere und die vier getrennten Radialschläuche bilden sich genau, wie bei den weiblichen Gonophoren. Fig. 46 zeigt einen Schnitt, wo wieder auf der einen Seite der Kanal (*rad.*) getroffen, auf der andern Seite das Entoderm interradial ununterbrochen in die Spadixplatte (*Sp.Pl.*) übergeht. Auf Querschnitten zeigen sich wiederum die vier durch die Umbrellarplatte getrennten Radialkanäle. Die Wanderung der Spermatoblasten nach der Glockenhöhle erfolgt hier direkt, d. h. sie rücken nicht erst in die Spadixplatte vor, sondern wandern in den Interradien direkt zwischen die entodermale Spadixplatte und den ectodermalen Boden der Glockenhöhle. Hier buchten sie den keinen Widerstand leistenden Boden derselben ein und verdrängen allmählich die Höhle ganz (Fig. 47). Die Bildung des Spadix erfolgt wie bei den weiblichen Gonophoren.

Damit erreichen auch die männlichen Gonophoren den medusoiden Bau, besonders die vier Radialkanäle lassen sich auf Querschnitten durch das obere Ende älterer Stadien gut nachweisen. In der weiteren Entwicklung treten dieselben merkwürdigen Vorgänge auf, wie bei den weiblichen Gonophoren: der Glockenmund bildet sich an der Spitze, die Glockenwand zieht sich weit über das Manubrium zurück (Fig. 48), bis sie sich dann wieder über das enorm ausgedehnte Manubrium vorstülpt.

Rückblick.

Bei allen von mir untersuchten, männlichen wie weiblichen Gonophoren konnte ich die Entstehung der vier, bzw. zwei Radialkanäle aus den in entsprechender Zahl auftretenden Magenrinnen durch selbständiges Wachstum, ohne Einfluß des Glockenkerns nachweisen.

Die Keimzellen entstehen wie bisher allgemein angenommen im Entoderm, nur bei *Physalia* konnte die ectodermale Abstammung der Spermatoblasten, wenn nicht ganz bestimmt, so doch mit großer Wahrscheinlichkeit nachgewiesen werden. Die Differenzierung der Eizellen erfolgt bei *Hippopodius* sehr früh, in der Stammknospe. Viel später entstehen die männlichen Keimzellen; bei *Rhizophysa* konnten sie entgegen CHUN schon in den Seitenästchen der Geschlechtstrauben nachgewiesen werden, während sie sich bei *Physalia* und *Hippopodius* erst in den Gonophoren selbst differenzieren.

Eine Auswanderung der Keimzellen in das Ectoderm findet bei keiner Form statt. Die männlichen Keimzellen lagern sich allgemein zwischen den ectodermalen Glockenkern und den entodermalen Spadix

des ausgebildeten Gonophors, auch die Eizellen von *Hippopodius* nehmen aller Wahrscheinlichkeit nach dieselbe Lage ein. Die Wanderung aus den Seitenwänden des Gonophors gegen den Glockenkern erfolgt entweder in der Weise, daß die Keimzellen auf den Interradien in die Spadixplatte vordringen, und von dort aus ihre definitive Stätte erreichen, oder durch ein direktes Vordringen gegen die Glockenhöhle.

Die Entwicklung der Gonophoren zum medusoiden Bau geht bei den weiblichen Gonophoren und den männlichen von *Hippopodius* in der bekannten Weise vor sich. Die männlichen Gonophoren von *Rhizophysa* hingegen zeigen eine Vereinfachung, indem eine typische Glockenhöhle nicht zur Ausbildung kommt. Auch die weitere Entwicklung geschieht hier nicht wie üblich, sondern durch ein nach unten gerichtetes Wachstum mit gleichzeitiger nach abwärts zunehmender Verschmelzung der Täniolenränder. Ganz eigenartige Verhältnisse finden sich endlich bei den männlichen Gonophoren von *Physalia*. Durch das tiefe Vordringen des Glockenkerns gelangen die Keimzellen mit dem sie umschließenden Entoderm in die Leibeshöhle des Stammes, von wo aus sie dann später wieder in die äußeren Gonophoren vordringen.

Betreffs der Entwicklung und des Aufbaues der Geschlechtstrauben von *Rhizophysa* und *Physalia* konnte ich mich den Angaben CHUNS anschließen, nur die weiblichen Gonophoren von *Rhizophysa* wurden nicht an der Grenze von Gonophoren und Geschlechtstaster angetroffen, sondern weiter unterhalb zwischen den männlichen Gonophoren. Der Auffassung der Geschlechtstrauben als reich verzweigte Blastostyle kann ich nicht zustimmen, es erscheint mir vielmehr richtiger, sie von einer Verzweigung der Keimzone herzuleiten. Echte Blastostyle gibt es bei *Rhizophysa* und *Physalia* nicht. Für die schlauchförmigen Enden der Zweige empfiehlt es sich, solange deren Entwicklung noch unbekannt ist, den indifferenten Namen Genitaltaster beizubehalten.

Auch in der Stammknospe von *Hippopodius* erkenne ich die scharf lokalisierte Keimzone. Sie wird niemals zum Stiel der späteren Gonophorentraube, sondern bleibt zeitlebens am Stamm erhalten, während sich die Gonophoren von ihr abschnüren. — Der Aufbau des Stammes von *Hippopodius* entspricht dem der Physophoriden. Die auffällige Bildung des freien Schwimmstammes ist nicht einem dem Wachstum des Nährstammes entgegengesetzten Wachstum zuzuschreiben, sondern kann nach den anatomischen Befunden nur als ein Seitenast (Scheinstamm CHUN) des Hauptschwimmstammes gedeutet werden.

Das wichtigste Ergebnis der vorliegenden Arbeit endlich ist der Nachweis, daß die alte AGASSIZ-WEISMANNSCHE Lehre über die Ent-

stehung der Medusen für die Siphonophoren nicht anerkannt werden kann, wie dies in gleicher Weise GOETTE für die Hydromedusen nachwies. Daß durch diesen Befund auch ein neues Licht auf die Frage der Abstammung der Siphonophoren von Hydromedusen geworfen wird, mag hier nur angedeutet sein.

Straßburg i/Els., im Juli 1906.

Nachtrag.

Nachdem diese Untersuchung bereits im Juni 1906 abgeschlossen, und mein Manuskript schon dem Druck übergeben war, erschien im ersten Hefte des vorliegenden Bandes eine Arbeit von Dr. med. OTTO STECHE: »Die Genitalanlagen der Rhizophysalien«, in der die Entstehung der Gonophoren von *Rhizophysa* und *Physalia* ebenfalls eingehender geschildert werden. Da sich in den beiden Parallelarbeiten einige auffallende Verschiedenheiten zeigen, möchte ich die wichtigsten Punkte hier kurz besprechen.

Leider finde ich in der Arbeit von STECHE keine genaueren systematischen Angaben. Der Verfasser spricht nur von *Physalia* ohne irgend eine Speciesangabe, auch bei *Rhizophysa* ist nicht angegeben, an welcher der drei genannten Formen die Untersuchungen angestellt wurden. Betreffs *Rhizophysa* glaube ich jedoch annehmen zu können, daß es sich hauptsächlich um die gewöhnlichste Form, die auch von mir untersuchte *Rhizophysa filiformis* handelt, und will deshalb auf die abweichenden Befunde kurz eingehen.

Über das Auftreten und den Aufbau der Geschlechtsorgane von *Rhizophysa* stimmen unsre Angaben überein, meine Beobachtungen über die Entstehung der Geschlechtszellen werden hingegen durch die Befunde von STECHE ergänzt. Ich hab hervor, daß die Differenzierung einzelner Entodermzellen zu Geschlechtszellen nicht erst in den Gonophoren selbst, wie bisher angegeben, sondern bereits in den Seitenästchen, an denen diese entstehen, vor sich geht. STECHE stellt nun fest, daß schon viel früher, in den jüngsten Anlagen der Genitaltraube, gewisse »interstitielle Zellen« im Entoderm nachweisbar sind, die in Nestern unmittelbar unter der Stützlamelle zusammenliegen, und die, wie ihr späteres Schicksal ergibt, schon jetzt als »wohl differenzierte Keimzellen« anzusehen sind.

Ich konnte diese so frühe Differenzierung nicht feststellen, da leider an dem von mir untersuchten Exemplar der obere Teil des Stammes verletzt war, so daß mir die jüngsten Knospen nicht zur Verfügung standen. Da ich aber in den jungen Seitenästchen regellos unter den Entodermzellen verteilt zahlreiche Kernteilungen fand, die den in der Spermatogenese häufig angetroffenen Bildern sehr ähnlich waren, glaubte ich, daß hier die Differenzierung der Entodermzellen zu Keimzellen vor sich geht, und konnte dies um so mehr, als ich in dem jungen Stiel der Genitaltraube nur sehr selten derartige auffallende Kernteilungen beobachtete. Nach den Befunden von STECHE ist es jetzt allerdings wahrscheinlich, daß auch bei dem von mir untersuchten Exemplar der eigentliche Entstehungsort in der jüngsten Knospe der Genitalanlage zu suchen ist. — Da ich die von STECHE beschriebene Differenzierung des Entoderms des Stammes und der Seitenästchen in zwei Zellarten: eine »einfache Lage dunkler typischer Entodermzellen« und eine darüber liegende Lage mehrschichtiger »heller interstitieller Zellen« auf meinen Präparaten nicht feststellen kann, muß ich diese Verschiedenheit unsrer Befunde in der Anordnung der Entoderm- und Keimzellen vorläufig dahingestellt sein lassen. Richtig ist, daß das Entoderm sowohl des Genitalasters, wie des bisher sogenannten weiblichen Gonophors, bei *Rhizophysa* einschichtig ist und niemals Keimzellen zeigt.

In der Beschreibung der Vorgänge, die zur Umbildung der an den Seitenästchen entstehenden männlichen Gonophoren zu medusoiden Gebilden führen, läßt die Arbeit von STECHE völlig in Stich. Trotz des außerordentlich reichen und sicherlich gut konservierten Materials ist dem Verfasser der tatsächliche Entwicklungsgang, auf den ja bereits durch die vorläufige Mitteilung von GOETTE (1904) hingewiesen war, entgangen. Er hält vielmehr den bisher hauptsächlich für die Hydromedusen gültigen Entwicklungsverlauf, nach dem durch Einsinken eines ectodermalen Glockenkerns das Entoderm becherförmig eingesenkt wird, und aus dieser so entstandenen primären Entoderm-lamelle durch stellenweise Verwachsung die Radialkanäle entstehen, auch bei *Rhizophysa* für vorliegend.

Dem entgegen habe ich in meiner Arbeit nachgewiesen, daß eine solche Entwicklung nicht vorkommt. Der Glockenkern hat mit der Entstehung der Radialkanäle nichts zu tun. Diese sind vielmehr zurückzuführen auf gesetzmäßig (meist in der Vierzahl) auftretende Verdickungen des Entoderms (Täniolen) und den von diesen Täniolen eingeschlossenen Magenrinnen. Die Zipfel dieser Magenrinnen wachsen

empor und bilden die von Anfang an voneinander getrennten Radialkanäle. Eine primäre Entodermlamelle kann niemals nachgewiesen werden.

Betreffs der Wanderung der Keimzellen aus dem Entoderm nach ihrer Reifungsstätte gibt STECHE für *Rhizophysa* an, daß die »interstitiellen Zellen in geschlossener Schar in den Glockenkern überreten«. Einen Beweis für diese Wanderung ist der Verfasser jedoch schuldig geblieben, konnte ihn auch nicht erbringen, da er die in Betracht kommenden Stadien nicht untersuchte. Er sagt selbst, daß dieser Prozeß sehr rasch verläuft, so daß nach dem Exemplar, das erst »einen ganz kleinen Glockenkern zeigt, an der nächst älteren Genitaltraube schon alle interstitiellen Zellen in das Ectoderm übergetreten sind«. — Ich habe des Näreren ausgeführt, wie hier die Entwicklung zum medusoiden Bau sehr vereinfacht ist, daß der Glockenkern gar nicht zur vollen Entwicklung kommt, und die Keimzellen ohne weitere Wanderungen ihre anfängliche Lage im oberen Entoderm der Gonophoren beibehalten. An und für sich lege ich der Frage, ob die Keimzellen tatsächlich in dem ectodermalen Überzug des Manubriums liegen, oder sich nur zwischen das untere Blatt des ectodermalen Glockenkernes und das entodermale Manubrium lagern, keine allzu große Bedeutung bei. Gerade bei *Rhizophysa* erscheint mir aber eine Auswanderung der in so großen Mengen angehäuften Keimzellen in die von Anfang an schwach ausgebildete untere Schicht des Glockenkernes ausgeschlossen. Die STECHESchen Angaben und Zeichnungen können auch keineswegs eine tatsächliche Lage im Ectoderm beweisen.

Sehr interessante Beobachtungen, die endlich eine Aufklärung über den Ort der Entstehung der bisher noch völlig unbekannten weiblichen Keimzellen zu geben scheinen, konnte STECHE an älteren Exemplaren von *Rhizophysa* und *Physalia* machen. Die bisher als männliche Gonophoren angesehenen Bildungen sind nach ihnen nur indifferente Geschlechtsanlagen, in denen sich erst später, und zwar getrennt an verschiedenen Exemplaren, männliche und weibliche Keimzellen entwickeln. — Bei den von mir untersuchten ältesten Exemplaren waren die von STECHE genauer beschriebenen Umbildungen nicht zu beobachten. Meine Präparate zeigten vielmehr durchweg eine stark entwickelte Keimzellenschicht, in der immer zahlreiche Kernteilungen zu beobachten waren. — Die von STECHE angegebene eigentümliche Erscheinung der letzten Stadien der männlichen Keimzellen, nach der sich das Chromatin »halbmondförmig an einer Seite der Kernmembran anlagert«, konnte ich auf allerdings schon viel jüngeren Stadien der

Entwicklung ebenfalls feststellen. Da ich jedoch, wie auch STECHE, nicht ganz sicher war, ob es sich nicht um durch die Konservierung hervorgerufene künstliche Bilder handelte, beabsichtigte ich, die ja an sich schon so interessanten Differenzierungs- und Reifeerscheinungen der Keimzellen der Siphonophoren später an eigens für solche Zwecke konserviertem Material eingehender zu untersuchen.

Unsre Untersuchungen über die Entwicklung der Gonophoren von *Physalia* führten zu durchaus verschiedenen Resultaten. Auch hier findet STECHE die Entwicklung zum medusoiden Gonophor entsprechend der bei *Rhizophysa*, während ich das selbständige Emporwachsen der Radialkanäle ganz unabhängig vom Glockenkern hier sehr schön nachweisen konnte. Von dem von mir weiterhin eingehend beschriebenen auffälligen Prozeß, infolge dessen durch das frühzeitige und energische Vordringen des Glockenkernes Ecto- und Entodermzellen in das Innere des Stieles, an dem die Gonophoren entstehen, vorgeschoben werden, dort ihre Entwicklung zu Keimzellen durchmachen, um dann wieder in das äußere Gonophor einzudringen, ist bei den von STECHE untersuchten Exemplaren scheinbar nur das Anfangsstadium, wo »das Entoderm noch zapfenförmig in den Hohlraum des gemeinsamen Stieles der Genitaltraube vorspringt«, zu beobachten gewesen. Es zeigt sich daher in der ganzen weiteren Entwicklung eine durchgängige Verschiedenheit unsrer Befunde. Selbst der Ursprung der Keimzellen, den ich mit großer Wahrscheinlichkeit ins Ectoderm legen konnte, wird von STECHE im Entoderm gefunden.

Ob diese abweichenden Beschreibungen sich dahin erklären lassen, daß STECHE eine andre Species als die von mir beschriebene atlantische *Physalia physalis* untersuchte, oder aber, was ich keineswegs für unwahrscheinlich halte, daß hier eine verschiedene Entwicklung der Gonophoren vorliegt, können erst weitere Untersuchungen an möglichst zahlreichen Exemplaren entscheiden. Vorläufig sind betreffs *Physalia* die Befunde von STECHE und mir, da ein Versehen in der Beobachtung doch ausgeschlossen ist, nicht in Einklang zu bringen.

In der Frage der Beurteilung der Genitaltrauben und ihrer Anhänge ergeben die Erörterungen von STECHE keine neuen Gesichtspunkte.

Auf histologische Fragen endlich bin ich in meiner Arbeit nicht eingegangen. Es ist daher hier nicht der Ort auf einzelne Punkte, in denen ich mit STECHE nicht übereinstimme, näher einzugehen. Das-selbe gilt für die von STECHE beschriebene, »ins Lumen vorspringende Klappe im Entodermkanal an der Grenze von Stiel und Schirmteil der Meduse« des sogenannten weiblichen Gonophors von *Physalia*. — Die

Frage, welche Bedeutung dem so hoch organisierten sogenannten weiblichen Gonophor jetzt zuzuschreiben ist, da es als Träger der später entstehenden Keimzellen nicht mehr angesehen werden kann, vermag STECHE vorläufig nicht zu beantworten, so daß »an Stelle des alten Problems nur eine Reihe von neuen Fragen getreten ist«. So zwingen denn auch diese Ausführungen zu einer weiteren Beschäftigung mit der so interessanten Gruppe der Rhizophysalien.

Straßburg i/Els., im März 1907.

Literaturverzeichnis.

Es sind hier nur die Bücher angeführt, die in der Arbeit erwähnt wurden; ein ausführliches Verzeichnis über die Literatur der Siphonophoren findet sich bei CHUN, 1897 a.

- 1862. LOUIS AGASSIZ, Contributions to the natural history of the United States of America. Vol. 4. Boston.
- 1871. G. J. ALLMAN, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London.
- 1891. W. K. BROOKS and E. G. CONKLIN, On the Structure and Development of the Gonophores of a certain Siphonophore belonging to the Order Auronectae, Haeckel. Johns Hopkins University Circulars. Vol. 10. Baltimore.
- 1756. PATRICK BROWNE, The civil and natural history of Jamaica. London.
— 2. Auflage 1789.
- 1882. C. CHUN, Über die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren I. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin.
- 1885. — Über die cyclische Entwicklung der Siphonophoren II. Ibid.
- 1886. — Über Bau und Entwicklung der Siphonophoren III. Ibid.
- 1887. — Zur Morphologie der Siphonophoren. 2. Über die postembryonale Entwicklung von Physalia. Zool. Anzeiger. Bd. X.
- 1888. — Bericht über eine nach den kanarischen Inseln im Winter 1887—88 ausgeführte Reise. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin.
- 1891. — Die kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. I. Abh. SENCKENBERG. Naturf. Ges. Bd. XVI.
- 1892. — Die kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. II. Ibid. Bd. XVIII.
- 1896. — Der Polymorphismus der Siphonophoren. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches. II. Bd. 2. Abteil. 11.—14. Lief. Leipzig.
- 1897a. — Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Ergeb. d. Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftung. Bd. II.
- 1897b. — Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch.
- 1898. — Über K. C. SCHNEIDERS System der Siphonophoren. Zool. Anz. Bd. XXI.

1860. C. CLAUS, Über Physophora hydrostatica nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. X.
1863. — Neue Beobachtungen über die Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. Ibid. Bd. XII.
1878. — Über Halistemma tergestinum n. sp. nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoriden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. I.
1829. DELLE CHIAJE, Memoria sulla Storia nat. di regno de Napoli. Tom. IV.
1829. FR. ESCHSCHOLTZ, System der Akalephen. Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahltiere. Berlin.
1775. P. FORSKAL, Descriptiones animalium, quae in itinere orientali observavit. Hafniae.
1854. G. GEGENBAUR, Beiträge zur näheren Kenntnis der Schwimmpolypen, Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. V.
1861. — Neue Beiträge zur näheren Kenntnis der Siphonophoren. Nova acta. Bd. XXVII. Jena.
1904. A. GOETTE, Über die Entwicklung der Hydromedusen. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXVII. Nr. 15.
1897. SEITARO GOTO, Die Entwicklung der Gonophoren bei Physalia maxima. Abdruck aus dem Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, Japan. Vol. X.
1888. E. HAECKEL, System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage entworfen. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXII.
1851. TH. H. HUXLEY, Über die Sexualorgane der Diphyide und Physophoridae, Übersetzt von W. PETERS in MÜLLERS Archiv für Anat. u. Physiol.
1858. — The oceanic Hydrozoa, a description of the Calycophoridae und Physophoridae observed during the voyage of H. M. S. Rattlesnake in the years 1846—1850. Ray Society. London.
1861. W. KEFERSTEIN, und E. EHLERS, Zoologische Beiträge, gesammelt im Winter 1859—60 in Neapel und Messina. Leipzig.
- 1853a. A. KÖLLIKER, Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen. Diese Zeitschr. Bd. IV.
- 1853b. — Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina. Leipzig.
1884. A. KOROTNEFF, Zur Histologie der Siphonophoren. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. V.
1851. R. LEUCKART, Über den Bau der Physalien und der Röhrenquallen im Allgemeinen. Diese Zeitschr. Bd. III.
1853. — Zoologische Untersuchungen. I. Die Siphonophoren. Gießen.
1854. — Zur näheren Kenntnis der Siphonophoren von Nizza. Archiv f. Naturgesch. 20. Jahrgang.
1871. P. E. MÜLLER, Jagttagelser over nogle Siphonophorer. Kopenhagen.
1823. A. N. OTTO, Beschreibung einiger neuer Mollusken und Zoophyten. Nova acta Acad. Caes. Leopoldinae Carol. Bd. XI. pars 2. Bonn.
1827. QUOY et GAIMARD, Observations Zoologiques. Annales des Sciences Nat. Tom. X.
1898. THEODOR SCHAEPPPI, Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XXXII.
1896. K. C. SCNEIDER, Mitteilungen über Siphonophoren. II. Grundriß der Organisation der Siphonophoren. Zool. Jahrb. Bd. IX.

1898. K. C. SCHNEIDER, Mitteilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen. Zool. Anz. Bd. XXI.
1873. FRANZ EILHARD SCHULZE, Über den Bau von *Syncoryne Sarsii*. Leipzig.
1851. C. VOGT, Über die Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. III.
1854. — Recherches sur quelques animaux inférieurs de la Méditerranée. I. Les Siphonophores de la mer de Nice. Mém. Inst. Nation. Genevois. Bd. I.
1883. A. WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Jena.
1890. H. E. ZIEGLER, Über den Bau und die Entwicklung der Siphonophoren. Humboldt, Monatsschrift f. Naturwissensch. 9. Jahrgang.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

<i>blst.</i> , Blastostyl;	<i>Kn.Schw.Z.</i> , Knospungsstätte der Schwimmzone;
<i>c.ol.</i> , Ölbehälter;	<i>Kn.N.Z.</i> , Knospungsstätte der Nährzone.
<i>ect.</i> , Ectoderm;	<i>K.Z.</i> , Keimzone;
<i>eiz.</i> , Eizelle;	<i>L.</i> , Lumen.
<i>ent.</i> , Entoderm;	<i>L.H.</i> , Leibeshöhle (Magen);
<i>ga.</i> , Gallertschicht;	<i>Mn.</i> , Manubrium;
<i>Gl.H.</i> , Glockenhöhle;	<i>n.</i> , Nesselzellen;
<i>Gl.K.</i> , Glockenkern;	<i>rad.</i> , Radialkanal;
<i>Glw.</i> , Glockenwand;	<i>Sp.</i> , Spadix;
<i>Gon.</i> , Gonophor;	<i>St.Kn.</i> , Stammknospe;
<i>G.T.</i> , Genitaltaster;	<i>ve.</i> , Velum.

Tafel XXVII.

Fig. 1—13. *Rhizophysa filiformis*.

Fig. 14—18. *Physalia physalis*.

Fig. 1. *Rhizophysa*. Zwei Querschnitte einer Serie durch eine ganz junge weibliche Gonophorenknospe. Im Schnitt *a* ist das Lumen (*L.*) der Knospe noch völlig kreisrund, in dem höher gelegenen Schnitt *b* deutlich vierzipflig. 252×.

Fig. 2. Längsschnitt einer etwas älteren Gonophorenknospe. Aus der Magenhöhle (*L.H.*) erhebt sich nur auf der rechten Seite ein Radialschlauch (*rad.*). Der Glockenkern (*Gl.K.*) hat sich im Ectoderm eben angelegt. 252×.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein noch älteres Stadium. Der Radialschlauch (*rad.*) ist rechts bedeutend emporgewachsen, während er auf der linken Seite nicht zu sehen ist. Der Glockenkern hat sich ins Innere eingesenkt und zeigt deutlich die Anlage der Glockenhöhle (*Gl.H.*). 252×.

Fig. 4. Querschnitt eines weiblichen Gonophors von demselben Alter. Der Schnitt ist etwas schräg getroffen, so daß nur der untere und der linke Kanal (*rad.*) zu sehen sind. Der Glockenkern ist deutlich vierzipflig und steht zwischen den Kanälen mit dem Ectoderm in Verbindung. 252×.

Fig. 5. Querschnitt eines älteren, weiblichen Gonophors. Der Glockenkern

(*Gl.K.*) hat sich vom Ectoderm zurückgezogen und die Radialschläuche sind miteinander zur Bildung der Umbrellarplatte verwachsen. 252×.

Fig. 6. Querschnitt durch ein weibliches Gonophor, etwas älter wie in Fig. 5. Man erkennt die im Entoderm auftretenden Spalträume**, die zur Bildung des Ringkanals führen. Der Glockenkern beginnt sich abzurunden. 252×.

Fig. 7. Ältestes von mir untersuchtes weibliches Gonophor, Längsschnitt. Der medusoide Bau ist im wesentlichen erreicht, die Glockenhöhle (*Gl.H.*) hat sich bedeutend ausgeweitet, so daß der Glockenkern nur als dünnes Epithel dem Entoderm dicht anliegt (Subumbrella). 84×.

Fig. 8. Drei aufeinanderfolgende Querschnitte einer Serie durch eine jüngste männliche Gonophorenknospe. Im Schnitt *a* zeigt sich das Lumen (*L.*) der Knospe noch vierzipflig, im folgenden Schnitt *b* ist der linke Zipfel, im Schnitt *c* auch der rechte verschwunden, so daß nur ein zweizipfliges, d. h. schlitzförmiges Lumen bleibt. 232×.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein ungefähr gleich altes Stadium. Der Glockenkern (*Gl.K.*) entsteht durch eine Vermehrung und radiäre Anordnung der tiefer liegenden Ectodermzellen am Scheitel der Knospe. 232×.

Fig. 10. Längsschnitt eines älteren, männlichen Gonophors. Der Radialkanal (*rad.*) der linken Seite zieht in starker Krümmung nach oben, während auf der rechten Seite nur das ununterbrochene Entoderm sichtbar ist. Der Glockenkern ist erst zur Hälfte ins Innere vorgedrungen. 232×.

Fig. 11. Einige Querschnitte einer Serie eines etwas älteren Gonophors. Schnitt *a* zeigt die Abspaltung der Radialkanäle (*rad.*) von der Magenhöhle (*L.H.*), die eben noch im Anschnitt zu sehen ist. Im Schnitt *b* sieht man allein die beiden Radialkanäle innerhalb der starken Entodermsschicht. In dem durch das obere Ende des Gonophors geführten Schnitt *c* erscheint der Glockenkern (*Gl.K.*) mit der schon weiten Glockenhöhle (*Gl.H.*), oben und unten an das Ectoderm anstoßend, und so die beiden Kanäle voneinander trennend. 232×.

Fig. 12. Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Der linke Kanal ist in seiner ganzen Länge sichtbar, der rechte (*rad.*) nur im oberen Ende ange schnitten. Der Glockenkern, der oben noch mit dem Ectoderm (*ect.'*) in Verbindung steht, hat sich bereits in ein dünnes Epithel ausgezogen, das teils dem Entoderm der Radialschläuche anliegt (*ect."*), teils wie eine Calotte der Entodermkuppe (*E.K.*) aufsitzt (*ect'''*). Die Glockenhöhle zeigt sich nur als schmaler Spalt. 232×.

Fig. 13. Querschnitt eines noch älteren männlichen Gonophors. Man erkennt deutlich die beiden Radialkanäle. Der Glockenkern hat sich zu einem ganz feinen Epithel (*ect'''*) ausgezogen. 232×.

Fig. 14. *Physalia*. Längsschnitt eines jungen weiblichen Gonophors. Von den Kanälen ist der linke nur im Anschnitt, der rechte (*rad.*) gerade in seiner oberen Lichtung getroffen. Der Glockenkern, dessen Hauptmasse noch außen im Ectoderm liegt, dringt gerade ins Innere zwischen die Kanäle vor. Die Leibeshöhle ist auf diesem Schnitt nicht sichtbar. 252×.

Fig. 15. Querschnitt eines jungen weiblichen Gonophors. Die vier Radial kanäle stoßen so dicht aneinander mit ihren Breitseiten, daß der Glockenkern hier nicht vierzipflig, sondern rund erscheint. 252×.

Fig. 16. Querschnitt durch ein gleich altes, aber beim Einbetten geschrumpf-

tes Gonophor. Der Schnitt zeigt, daß hier keine zusammenhängende Entoderm-lamelle vorliegt, sondern vier getrennte Radialschlüsse. 252×.

Fig. 17. Ältestes von mir untersuchtes weibliches Gonophor; aus zwei Schnitten kombinierter Längsschnitt. Zwischen Ectoderm und Entoderm hat sich eine starke Gallertschicht (*ga.*) entwickelt. Die Glockenhöhle ist gut entwickelt, die Erhebung eines Spadix (*Sp.*) wurde jedoch nur an diesem Gonophor beobachtet. Das Velum (*ve.*) bildet sich stets als ringförmige Falte der beiden Ectodermschichten. 74×.

Fig. 18. Längsschnitt einer ganz jungen männlichen Gonophorenknospe. Das Entoderm (*ent.*) zeigt unregelmäßige Spalträume (*S.*). Die Gallertschicht (*ga.*) zwischen Ecto- und Entoderm ist schon gut ausgebildet. 252×.

Tafel XXVIII.

Fig. 19—26. *Physalia physalis*.

Fig. 27—34. *Hippopodius hippopus*.

Fig. 19. Querschnitt eines älteren männlichen Gonophors. Der Glockenkern (*Gl.K.*) zeigt gut die den hier nur in der Zweizahl auftretenden Radialschlüsse angepaßte längliche Gestalt. 252×.

Fig. 20. Längsschnitt eines etwas älteren Gonophors, wie das vorhergehende. Der Glockenkern breitet sich nach unten zu zapfenförmig aus, und drängt bei seinem Wachstum nach innen das Entoderm (*entod.*) immer mehr in die Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) zurück. 252×.

Fig. 21. Querschnitt ungefähr in der Höhe *A—B* der Fig. 20. Der Stamm, an dem das Gonophor sitzt, ist in seinen drei Schichten: Ectoderm (*ect.*), Gallertschicht (*ga.*) und Entoderm (*ent.*) längs getroffen. In seiner Leibeshöhle liegt das nach innen gedrängte Entoderm (*entod.*) des Gonophors. 252×.

Fig. 22. Aus zwei Schnitten kombinierter Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Der in der äußeren Ausbuchtung des Gonophors liegende Teil des früheren Glockenkerns zieht sich zu einem dünnen Epithel, der späteren Subumbrella (*ect. II*) aus, während die in der Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) liegenden Ectodermzellen (*ectod.*) sich stark vermehren. 252×.

Fig. 23. Querschnitt durch den in der Leibeshöhle des Stammes liegenden Teil eines gleich alten männlichen Gonophors, entsprechend der Fig. 21 des jüngeren Gonophors. Entoderm, Gallertschicht und Ectoderm wie in Fig. 21. Die in der Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) liegende Zellenmasse (*ectod.*) besteht hier jedoch aus Ectodermzellen, und wird von einem in diesem Schnitt einschichtigen Entodermepithel (*entod.*) umgeben. 252×.

Fig. 24. Längsschnitt eines beträchtlich älteren männlichen Gonophors. Das in der Leibeshöhle des Stammes (*L.H.St.*) liegende Entoderm (*entod.*) ist zu einem einschichtigen, aber starken Epithel geworden, dem späteren Spadix. Die von dem Glockenkern abstammenden und in den Stamm vorgerückten Ectodermzellen (*ectod.*) haben sich zu in mehreren Schichten übereinander liegenden Spermazellen differenziert. Der Boden des im Inneren liegenden Entoderms (vgl. Textfig. 11. *entod.*) hat sich emporgehoben (*Sp.*) und stülpt so, indem er immer weiter nach oben bez. nach außen vordringt (in der Fig. dringt er eben in das äußere Gonophor ein), schließlich das gesamte Entoderm und mit ihm die von diesem eingeschlossene Keimschicht (*ectod.*) wieder in die Glockenhöhle (*Gl.H.*) des äußeren Gonophors vor. 168×.

Fig. 25. Querschnitt eines etwas älteren Gonophors. Die Keimzellen (*Spl.*) liegen nur einschichtig dem stark entwickelten Spadix (*Sp.*) an. Die drei Schichten des Glockenmantels: *ect.*, *ent.*, *ect'* erscheinen nur als dünne Epithelien, sind aber hier noch gut erkennbar. 168×.

Fig. 26. Längsschnitt eines fast entwickelten, aber noch nicht reifen männlichen Gonophors. Die Keimzellen (*Spl.*) liegen in einer dicken Schicht dem Spadix (*Sp.*) an. Die Schichten der Glockenwand sind nur an einer Stelle* nachweisbar. 84×.

Fig. 27. *Hippopodius*. Oberer Teil einer Kolonie von *Hippopodius*, die älteren Schwimmglocken sind abpräpariert. S_1 S_2 , junge Ersatzschwimmglocken. S_3 , S_4 Ansatzstellen der entfernten Schwimmglocken mit den entsprechenden Ölbehältern (*c.ol.*). *Kn.Schw.Z.*, Knospungsstätte der Schwimmzone, das Vorderende des Stammes. Von hier aus setzt sich der stark spiraling gedrehte Haupt-Schwimmstamm (*H.Schw.St.*) nach unten fort. Unterhalb der Ansatzstelle der vierten Schwimmglocke (S_4) geht der Hauptteil des Schwimmstammes direkt in den Nährstamm (*N.St.*) über, ein anderer Teil zweigt sich ab, und bildet den freien Teil der Schwimmsäule (*Schw.St.*), die sich um den Nährstamm windet. Unterhalb der Übergangsstelle von Hauptschwimmstamm zum Nährstamm findet sich die Stammknospe (*St.Kn.*), von der sich die Gonophoren (x) mit den entsprechenden Nährpolypen (*M.St.*) abschnüren, um dann, in einer spiralen Drehung über den Stamm sich erhebend, unterhalb der Stammknospe diesen wieder zu erreichen und an ihm herabzurücken. 22×.

Fig. 28—34. Verschiedene Stadien der Eibildung von *Hippopodius*.

Tafel XXIX.

Hippopodius hippocampus.

Fig. 35. Ein aus drei aufeinanderfolgenden Schnitten rekonstruierter Querschnitt durch die Knospungsstätte der Nährzone (*Kn.N.Z.* der Fig. 27). Der Stamm der Kolonie (*St.*), sowie die Stammknospe (*St.Kn.*) sind quer getroffen. Die sich von der Stammknospe abschnürenden Gonophoren (*Gon.*) mit ihren Polypen (*Mg.St.*) in den verschiedenen Altersstufen sind längs getroffen. *Eiz.*, *Eizellen*. 232×.

Fig. 36. Längsschnitt eines jungen weiblichen Gonophors. Der Glockenkern (*Gl.K.*) zeigt sich als eine nach außen gerichtete Verdickung der basalen Schicht des Ectoderms. Die Spadixplatte (*Sp.Pl.*) ist gegen den Rand etwas aufwärts gekrümmmt, diese Krümmung bildet die Wurzel der Radialschlüsse. 232×.

Fig. 37. Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Der Glockenkern hat sich eingesenkt, auf der linken Seite erkennt man deutlich den einen Kanal (*rad.*), während rechts das seitliche Entoderm der Knospe ununterbrochen in die Spadixplatte übergeht. Auf dieser Brücke (*Interradium*) wandert eben das hier nur im Anschnitt getroffene Ei *a* in die Spadixplatte (*Sp. Pl.*) über. Auf dem Schnitt ist gleichzeitig eine junge männliche Gonophorenknospe (♂ *Gon.*), sowie das untere Ende des Nährpolypen, der sogenannte Magenstiel (*Mg.St.*) längs getroffen. 232×.

Fig. 38. Längsschnitt eines noch älteren weiblichen Gonophors. Auf der rechten Seite sieht man wiederum die Stelle eines Interradium, an der die Eier (*eiz.*) in die Spadixplatte vordringen können. Zwei Eier, das rechte nur im Anschnitt, liegen noch in der Spadixplatte (*Sp.Pl.*), zwei sind bereits in die Glockenhöhle

(*Gl.H.*) vorgedrungen. Von den Kanälen ist nur rechts einer in seinem oberen Ende angeschnitten (*rad.*). Die Leibeshöhle (*L.H.*) erscheint nur als schmaler Spalt, da der Schnitt schräg getroffen ist, so daß ihre Verbindung mit der Leibeshöhle des Stammes nicht sichtbar ist, und das Gonophor unten geschlossen erscheint. 232×.

Fig. 39. Längsschnitt eines etwas jüngeren Gonophors, wie das der Fig. 38. Der Schnitt zeigt die Einbuchtung des Bodens des Glockenkerns durch das einzige bisher in die Spadixplatte (*Sp.Pl.*) eingewanderte Ei. 252×.

Fig. 40. Längsschnitt eines Gonophors von mittlerem Alter. Die Eizellen (*eiz.*) haben sich in eine Schicht geordnet, während gleichzeitig der Glockenkern nach abwärts gewachsen, und nur noch schwer als feines Epithel (*ect'''*) nachweisbar ist. Das Entoderm hat sich zum soliden Spadix (*Sp.*) entwickelt. 176×.

Fig. 41. Querschnitt eines etwas älteren weiblichen Gonophors. Die drei Schichten der Glockenwand (*ect'*, *ent.*, *ect''*) sind nur als ganz dünne Epithelien nachweisbar, dagegen sind die Radialkanäle (*rad.*) gut zu sehen. 252×.

Fig. 42. Oberes Ende eines noch älteren weiblichen Gonophors. Der Spadix (*Sp.*) beginnt die Eizellen zu umwachsen. Der Glockenmantel ist oben eingerissen, die drei Schichten desselben sind hier gut erkennbar. 232×.

Fig. 43. Ein aus zwei Schnitten kombinierter Längsschnitt eines fast ausgewachsenen weiblichen Gonophors. Die Eizellen sind fast ganz vom Entoderm (*Sp.*) umgeben. Der Glockenmantel (*Gl.M.*) hat sich völlig über das Gonophor zurückgezogen und kranzförmig um den Stiel gefaltet. 84×.

Fig. 44. Querschnitt in der Höhe *A—B* der Fig. 43. Die drei Schichten der Glockenwand, sowie die vier Radialkanäle sind aufs deutlichste zu sehen. 84×.

Fig. 45. Längsschnitt durch eine ganz junge männliche Gonophorenknospe (*Gon. 2*) und ein älteres männliches Gonophor (*Gon. 1*). In dem jüngeren Gonophor füllt das Entoderm das Innere völlig aus, in dem älteren haben sich die Entodermzellen in der Mitte des Gonophors gürtelförmig an der Seitenwand angehäuft (*K.Z.*), während sie sich an der Spitze direkt unter dem Ectoderm zu einer einzelligen Schicht, der Spadixplatte (*Sp.Pl.*) anordnen. 232×.

Fig. 46. Längsschnitt eines etwas älteren Gonophors. Auf der linken Seite ist gerade ein Kanal angeschnitten, während rechts die Stelle eines Interradiums getroffen ist, in dem die Keimzellen zwischen die entodermale Spadixplatte (*Sp.Pl.*) und den ectodermalen Boden der Glockenhöhle (*Gl.H.*) einwandern. 232×.

Fig. 47. Längsschnitt eines noch älteren männlichen Gonophors. Die Keimzellen sind fast alle aus den Seitenwänden des Gonophors in die Glockenhöhle eingewandert. Der Boden der Höhle war in diesen Stadien nicht mehr nachweisbar. 232×.

Fig. 48. Längsschnitt des ältesten mir zugänglichen männlichen Gonophors; aus zwei Schnitten kombiniert. Die Glockenwand hat sich völlig über das prall mit Spermatoblasten angefüllte Manubrium zurückgezogen. 84×.



