

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTHEILUNG
FÜR
ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN.

NEUNTER BAND.
MIT 49 TAFELN UND 82 ABBILDUNGEN IM TEXT.

→—————←

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1896.

*Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

Mittheilungen über Siphonophoren.

II. Grundriss der Organisation der Siphonophoren.

Von

Dr. Karl Camillo Schneider.

Hierzu Tafel 43—45 und 32 Abbildungen im Text.

Der ersten Mittheilung über Siphonophoren, welche ich (95¹⁾) im Zoologischen Anzeiger („über Nesselzellen“) veröffentlichte und die mehr den Charakter einer vorläufigen Mittheilung hatte, werden ausser der vorliegenden Arbeit — wie ich hoffe, in Kürze — noch drei weitere folgen, die alle vier zusammen zu veröffentlichen, mir, entgegen dem ursprünglichen Plan, nicht mehr zweckmässig erscheint. Jede einzelne Mittheilung wird sich zwar auf die Ergebnisse der vorhergegangenen stützen, doch sollen nicht nach einander die einzelnen Familien getrennt abgehendelt werden; vielmehr gedenke ich in jeder Arbeit allgemeinere Fragen an der Hand des gesammten, mir gebotenen Materials und der Literatur möglichst erschöpfend durchzunehmen. Einige nicht zu vermeidende Wiederholungen können gegenüber den Unzulänglichkeiten einer Veröffentlichung in anderer Weise oder gar im Vergleich mit der Schwierigkeit, sämmtliche Mittheilungen als geschlossene Arbeit zu publiciren, nicht in Betracht kommen. Ich hoffe dagegen, immer ein scharf umrissenes Bild, das auf der breiten Grundlage, wie sie sonst nur Monographien ermöglichen, beruht, bieten zu können.

Die vorliegende Mittheilung wird sich mit den elementarsten Fragen, die bis jetzt am meisten vernachlässigt wurden, beschäftigen und versuchen, mit Hülfe von entwicklungsgeschichtlichen Befunden

1) Die Zahl, unter welcher die Literaturangaben im Text citirt werden, ist die abgekürzte Jahreszahl.

und von anatomischen an den einfachst gebauten Formen, hauptsächlich an den Calycophoren, einen Grundriss der Organisation der Siphonophoren zu entwerfen. Es scheint möglich, auf diese Art die noch immer strittige Frage der phylogenetischen Ableitung der Siphonophoren mit einiger Bestimmtheit zu lösen. In der dritten Mittheilung kommen die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Siphonophorengruppen zur Besprechung; die vierte soll unter ausführlicher Berücksichtigung der Literatur ein umfassendes System aller bis jetzt beschriebenen Arten geben; die fünfte endlich bringt Befunde über den feineren Bau der Anhänge. Möglicher Weise wird die hier angedeutete Aufeinanderfolge zu Gunsten des einen oder andern, hier nicht angeführten Themas Veränderungen erfahren.

Das Material zu meinen Untersuchungen erhielt ich zu Neapel in der Zeit vom Juni 1894 bis Ende März 1895. Leider war die Ausbeute an Siphonophoren während dieses Zeitraums eine quantitativ geringe, doch ward ich mit fast sämmtlichen im Golf auftretenden Arten bekannt und vermochte, sowohl am lebenden Material, wie an sehr gut conservirtem manch unerwartetes Ergebniss zu gewinnen. Embryologische Untersuchungen schloss leider der Mangel an geschlechtsreifen Thieren aus, nur wenige Larven verschieden Alters fischte ich aus dem Auftrieb. Um ganze Thiere in natürlicher Form zu conserviren, verwendete ich die von LO BIANCO (90) angegebenen Methoden; zur Gewinnung guten histologischen Materials erwies sich aber am förderlichsten die Lähmung der Thiere mittels Cocains. In das Gefäss mit dem völlig entfalteten, in einer möglichst geringen Wassermenge befindlichen Thier führte ich mittels der Pipette vorsichtig einprozentige Cocainlösung (Cocain in Seewasser) ein, bis das Thier davon alterirt wurde. Die Reactionen auf das Gift waren sehr verschiedene, ja selbst bei ein und derselben Art wechselnde. Nie gelang es mir, eine *Agalma* oder *Agalmopsis* zu lähmen, ohne dass beim ersten Einfluss des Cocains durch plötzliche übermässige Contraction sämmtliche oder die meisten Schwimmglocken abgestossen worden wären; dagegen war der hintere Abschnitt des Körpers, welcher durch die Anwesenheit der Magenschläuche als „Nährzone“ charakterisiert ist, weniger empfindlich und gestattete nach kurzer Einwirkung des Narcoticums die Abtrennung der Anhänge vom Stamm, ohne dass dieser sich noch contrahirt hätte. Auch die äusserst empfindlichen *Forskalea*-Arten waren mit Cocain gut zu lähmen, schwieriger die plumpen, an Anhängen überreichen Apolemien, sehr leicht die zarten Calycophoren, wie *Diphyes* und *Abyla*. Vorbedingung für ein günstiges

Resultat war fast stets die völlige Entfaltung des Thieres, bevor das Cocain zum Seewasser zugesetzt wurde, da halb oder sehr stark contrahirte Thiere sich als viel reizbarer erwiesen. Allzu lange durften die Thiere der Narkose nicht ausgesetzt werden, und besonders die winzige *Sphaeronectes* und die an Gallerte so reichen Prayen starben bald darin ab, so dass sie für histologische Untersuchungen unbrauchbar wurden. Am schwierigsten zu behandeln war *Hippopodius*.

Zur Fixirung erwies sich schwache Osmiumsäure oder FLEMMING-sche Flüssigkeit am besten geeignet. Zu Macerationszwecken verwendete ich stets Osmiumessigsäure nach dem schon früher (93) mitgetheilten Recept. Auf 22 Theile Seewasser kamen 2 Theile ein-prozentiger Osmiumsäure und 1 Theil Eisessig; eine leichte Bräunung deutete den zur Entnahme aus dem Säuregemisch geeigneten Zeitpunkt an; gefärbt wurde mit Pikro- oder BEALE's Karmin, aufbewahrt in reinem Glycerin, dem etwas salicylsaures Natron zugefügt war.

Ermöglicht wurde mir der lange Aufenthalt in Neapel durch Gewährung des sächsischen Arbeitsplatzes von Seiten des Kgl. Sächsischen Ministeriums des Cultus und öffentlichen Unterrichts, sowie durch die Munificenz des Kgl. Sächsischen Ministeriums des Kgl. Hauses, welches mir aus der König Johann-Stiftung ein reichliches Stipendium gewährte. Ich erlaube mir auch an dieser Stelle beiden Kgl. Ministerien meinen ehrerbietigen Dank auszusprechen. Ferner danke ich den Beamten der Station aufrichtig für die mir bei meinen Arbeiten zu Theil gewordenen Unterstützungen, besonders Herrn LO BIANCO, der mir trotz ungünstiger Witterung ein qualitativ reiches Material durch die unermüdlichen Fischer, speciell durch den gewandten ALFONSO, besorgen liess und auch nachträglich noch mir conservirtes Material nach Deutschland zusandte. Schliesslich kann ich nicht umhin, Herrn Geheimrath Prof. LEUCKART für die gütige Ueberlassung eines Arbeitsplatzes im Institut zu Leipzig im Sommersemester 1895, sowie für die liberale Weise, mit welcher er mir die einschlägigen Werke seiner Bibliothek zur Verfügung stellte, und auch Herrn Prof. SPENGEL für so manchen anregenden Gedanken meinen aufrichtigen und ergebenen Dank auszusprechen.

Einleitung.

Nachdem von LEUCKART und andern deutschen Forschern in den 50er und 60er Jahren schlagende Beweisgründe für die phylogenetische Ableitung der Siphonophoren von den Hydroïdpolypen vorgebracht worden waren, so dass in Deutschland ziemlich allgemein diese, aus

anatomischen Befunden erschlossene Ansicht angenommen wurde, machte sich doch nach dem Bekanntwerden der Entwicklungsgeschichte bald eine starke Gegenströmung geltend. Der Bau der verschiedenen Larvenformen liess sich nur mit Zwang auf das Schema eines Polypen zurückführen, und ausserdem war es dabei nöthig, die secundär vereinfachte Larve einer hoch entwickelten Species (*Agalmopsis bijugata* DELLE CHIAJE = *Halistemma pictum* METSCHN.) als Ausgangsform, dagegen die reicher ausgebildeten Larven der zweifellos einfacher gebauten Calycophoren als abgeleitete Formen anzusehen. Die embryologischen Befunde HAECKEL's (69) und METSCHNIKOFF's (72) erwiesen ein ausserordentlich frühzeitiges — von den Gegnern „vorzeitig“ genanntes — Auftreten mehrerer Anhänge an der Planula, wodurch die Larve im Aussehen Medusen sehr ähnlich wurde. METSCHNIKOFF begründete darauf die Auffassung, dass die Siphonophore nicht als freischwimmender Hydroidpolypenstock, sondern als eine, nach Art der *Sarsia prolifera*, complicirt gebaute Meduse zu betrachten sei. Bereits HUXLEY hatte (49 u. 59) aus anatomischen Befunden Aehnliches gefolgert und dem zu Folge die Siphonophorengruppen direct an die der Hydromedusen angereiht; die beiden AGASSIZS (62 u. 65) waren ihm gefolgt, aber erst durch METSCHNIKOFF's Arbeiten erhielt die „Medusentheorie“ ihre wesentlichste Stütze. So gut war diese Stütze, dass selbst CLAUS, welcher zuerst Vertreter der LEUCKART'schen Ansicht war und dann zwischen dieser und der METSCHNIKOFF'schen zu vermitteln suchte, für einen gewissen Fall (siehe unter C in Theil I) die Ableitung der Siphonophoren von aberranten Medusen als nothwendig hinstellen musste.

Im Nachfolgenden wird die enge Beziehung der Siphonophoren zu den Hydroidpolypenstöcken, wie sie zuerst von LEUCKART genauer dargelegt ward, näher bestätigt und zugleich die neuerdings wieder von HAECKEL (88) behauptete Uebereinstimmung der Larven mit Medusen zurückgewiesen werden. Dagegen wird sich jedoch herausstellen, dass die Siphonophorenlarven, in welcher Ausbildung sie auch auftreten, auf keine Weise den Polypenlarven zu vergleichen sind, vielmehr einen ganz besonderen Typus repräsentiren. Ich gebe im ersten Theil dieser Arbeit zunächst einen kurzen Ueberblick über die den Siphonophorenorganismus zusammensetzenden Anhänge, dann eine ausführliche Besprechung über die Larvenformen und über die Art und Weise, wie sich die Anhänge am Stamm des ausgewachsenen Thieres anordnen. Im zweiten Abschnitt sollen die sich für die phylogenetische Ableitung der Siphonophoren ergebenden Folgerungen gezogen werden.

Theil I.

Die Anhänge am Siphonophorenkörper.**A. Anhänge der ausgewachsenen Siphonophoren.**

Dieser Abschnitt dient zur ersten Orientirung und ist als vorläufige Mittheilung der im Vorwort als 5. Mittheilung angekündigten ausführlichen Arbeit zu betrachten. Die in ihm neben den bekannten enthaltenen neuen Auffassungen können daher in dieser Arbeit nur so weit näher begründet werden, als sie ihre Stützen aus der Entwicklungsgeschichte ziehen; immerhin werde ich auch anderweite Beweispunkte, die besonders schlagend sind, kurz anführen und durch ein paar Figuren belegen. Nothwendig scheint mir auch, bevor überhaupt an eine Besprechung des gestellten Themas gegangen werden kann, eine gedrängte Uebersicht des in der 4. Mittheilung ausführlich darzustellenden Systems vorauszuschicken. Ich habe mich bemüht, alle vorliegenden Artbeschreibungen und Darstellungen, so weit sie mir zugänglich waren, genau zu prüfen und aus der Fülle von Angaben, im Anschluss an die von mir gemachten Befunde, die für die Artdiagnosen werthvollen Merkmale zusammenzustellen. Diese, bei dem starken individuellen Variationsvermögen der Siphonophoren ziemlich schwierige Arbeit ergab charakteristische Bilder der verschiedenen Arten, indem neben einem typischen Gesammthabitus, construirt aus der Gesamtsumme der maassgebenden Eigenschaften, das Schwanken der einen oder andern vernachlässigt werden durfte; dabei stellte sich die Nothwendigkeit einer bedeutenden Einschränkung in der Zahl der besonders im letzten Jahrzehnt aufgestellten Arten heraus. Neben HAECKEL's Challenger-Report (88) dürfte dem zu Folge die angeführte geringe Zahl der Gattungen und Arten überraschen; indem ich auf die 4. Mittheilung verweise, bemerke ich hier nur, dass viele Freiheiten und Willkürlichkeiten nöthig waren, um 240 Siphonophorespecies aufzutreiben. Ich habe nur 50 zusammengebracht, die mir wirklich die Bezeichnung „gute Arten“ zu verdienen scheinen; die zweifelhaften werden provisorisch bei denen aufgeführt, mit welchen sie in engster Beziehung stehen. Um bei dieser weitgehenden Veränderung im System Unklarheiten zu vermeiden, füge ich im Text zum gültigen Namen, dessen Berechtigung in Mittheilung 4 nachgewiesen werden soll, den gebräuchlichen oder den, unter welchem der gerade in Rede stehende Autor die Art einführte.

Die Ordnung der *Siphonophorae* ESCHSCH. bildet die zweite Abtheilung der Classe der Hydroiden. Sie zerfällt in 4 Unterordnungen: 1) *Calycophorae*¹⁾ LCKT., 2) *Physophorae* ESCHSCH., 3) *Cystophorae*²⁾ K. C. SCHNEIDER, 4) *Chondrophorae* CHAM. et EYSENHARDT. Zu den Calycophoren gehören die Familien: 1) *Prayidae* KÖLL. p. p. K. C. SCHNEIDER mit den Gattungen: *Sphaeronectes* HUXLEY, *Praya* GGBR., *Mitrophyes* HCKL., *Hippopodius* Q. et G., 2) *Diphyidae* ESCHSCH. mit: *Diphyes* CUV., *Muggiae* BUSCH, *Abyla* Q. et G., *Enneagonum* Q. et G. Zu den Physophoren gehören: 3) *Apolemidae* LESS. mit: *Apolemia* ESCHSCH., 4) *Agalmidae* BRDT. mit: *Anthemodes* HCKL., *Stephanomia* PÉR. et LES., *Athorybia* ESCHSCH., *Agalma* ESCHSCH., *Agalmopsis* SARS, *Nectalia* HCKL., 5) *Physophoridae* ESCHSCH., mit: *Physophora* FORSK., *Circalia* HCKL., *Angela* LESS., 6) *Forskalidae* HCKL. mit *Forskalia* KÖLL. Zu den Cystophoren gehören: 7) *Physalidae* BRDT., p. p. K. C. SCHNEIDER, mit *Rhizophysa* PÉR., *Pterophysa* FEWKES, *Epibulia* BRDT., *Physalia* LMCK. Zu den Chondrophoren gehören: 8) *Velellidae* ESCHSCH. mit: *Velella* LMCK. und *Porpita* LMCK.

An dem Siphonophorenkörper sind vier Arten von Anhängen zu beobachten: 1) Schwimmstücke, 2) Deckstücke, 3) Fangstücke, 4) Nährstücke. Jede Art tritt uns in mannigfachen Formen entgegen, ist jedoch immer ihrem Wesen nach mit Sicherheit bestimmbar. Wir sind auch im Stande, sämmtliche Anhänge von Hydromedusen und Hydropolypen abzuleiten, wie das zuerst ausführlich von LEUCKART versucht worden ist; trotz der wiederholten Arbeiten über dieses Thema wird diese Untersuchung (siehe Näheres in der 5. Mittheilung) doch einige neue Auffassungen zu Tage fördern.

1) Schwimmstücke: Zu diesen gehören 3 Gruppen von Anhängen: die Gonophoren, die Schwimmglocken und die Schwimmbasen. Unter Gonophoren fasse ich, dem Sinn des Worts entsprechend, alle

1) Der von LEUCKART (54) gegebene Name *Calycophoridae* wurde in *Calycophorae* umgewandelt, da die Endung „idae“ ausschliesslich für die Namen von Familien nach § 28 der „Regeln für die wissenschaftliche Benennung der Thiere“, herausgegeben von der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, verwendet werden soll.

2) Der Name wurde im Anschluss an den von HAECKEL (88) aufgestellten *Cystonectae* gewählt. Es erschien zweckmässig, alle 4 Namen der Unterordnungen gleich zu bilden. Der von CHUN (82) gewählte *Pneumatophoridae* enthält, wie CLAUS bereits 83 hervorhob, kein unterscheidendes Merkmal gegen die Physophoren und Chondrophoren, die alle, gleich den Cystophoren, echte Pneumatophoren sind, und kann deshalb nicht verwendet werden.

medusenähnlichen Anhänge zusammen, welche am Magenschlauch oder am Rudiment desselben Geschlechtsstoffe entwickeln. Wir können unter den Gonophoren wieder unterscheiden: Medusen, wie sie sich z. B. von *Velella* und *Porpita* ablösen und grosse Selbständigkeit gewinnen; Geschlechtsglocken, die besonders den Calycophoren eigen sind und durch gelegentliche Entwicklung von Tentakelrudimenten und Sinneskörpern am Scheibenrande (*Praya medusa* METSCHN.) sich den Medusen sehr nähern können; schliesslich noch Sporosacs verschiedener Ausbildung, wie sie auch von den Hydroïdstöcken bekannt sind.

Sehr eng ist die Beziehung der Schwimmglocken zu den Gonophoren, speciell zu den Geschlechtsglocken. Wir sehen bei einigen Calycophorenarten, z. B. *Praya plicata* Q. et G. (*Praya diphyes* KÖLL.) diejenige Knospe der Stammgruppen, welche bei der zunächst verwandten Form *Praya cymbiformis* zur ersten Genitalglocke wird, sich zu einer Schwimmglocke entwickeln und als solche an der Gruppe verharren, während die nachfolgenden Knospen zu Sporosacs sich ausbilden und nach und nach bei Eintritt der Reife abgestossen werden. Typische Schwimmglocken stellen fernerhin die hintern grossen Glocken von *Diphyes* und *Abyla* sowie die Glocken der Schwimmzone bei den Physophoren dar. Ganz anders zu deuten sind dagegen die gallertreichen grossen Bewegungsorgane der Prayiden sowie die vordern Glocken der Diphyiden, doch kann hierauf erst bei Besprechung der Deckstücke eingegangen werden.

Die Verwandtschaft der Blasen zu den Schwimmglocken erweist am sichersten die Embryologie, und wir werden deshalb im nächsten Abschnitt uns eingehender damit zu beschäftigen haben. Aber auch anatomische Uebereinstimmungen fehlen nicht (siehe Fig. A).

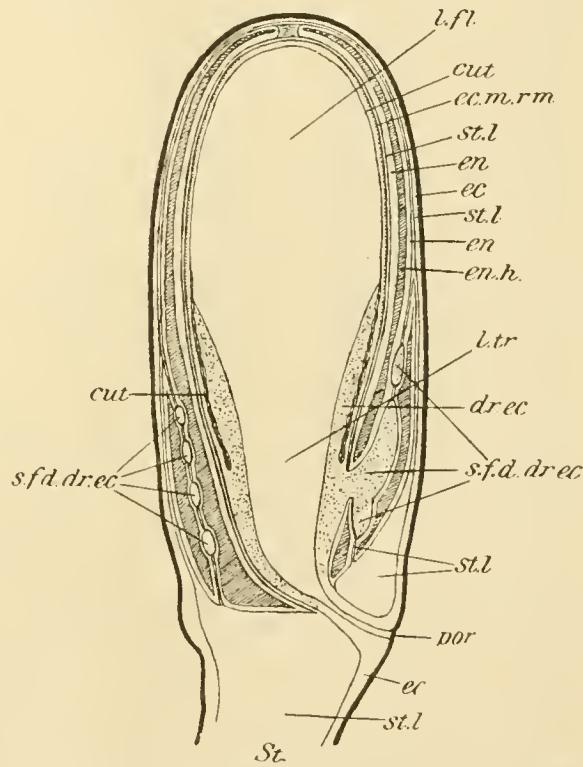


Fig. A *Physophora hydrostatica*, Schema der Schwimmblase. *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *st. l* Stützlamelle, *ec. m. r. m* Ektoderm (der Luftflasche) mit Ringmuskeln, *cut*. Cuticula, *en. h* Endodermhohlraum, *dr. ec* drüsiges Ektoderm, *s. f. d. dr. ec* septale Fortsätze des drüs. Ekt., *por* Porus. *l.fl.* Luftflasche, *l. tr* Luftrichter, *St* Stamm.

Wie bei vielen Sporosacs schliesst sich die weite Scheibenöffnung vollständig oder fast vollständig, das Velum verschwindet und die entodermalen Radiärcanäle verlieren ihre regelmässige Anordnung und Ausbildung. Wir finden im Umkreis des subumbrellaren Ektodermkerns, welcher bei den Schwimmglocken mit perlschnurförmig ausgebildeter Ringmuskulatur ausgestattet ist, einen weiten, durch eine verschiedene Anzahl von Längssepten eingeteilten Entodermraum, der proximalwärts sich nicht wie bei den Glocken zu engem Stielcanal verschmälert, sondern ziemlich unmittelbar in das Lumen des Stammes übergeht. Zu diesen unwesentlichen Unterschieden gesellen sich wichtigere, welche den Ektodermkern, die Subumbrella, betreffen. Diese bildete sich zum Luftsack um, indem der proximale Theil zum drüsigen, Luft abscheidenden, sogenannten „Lufttrichter“ wurde, der distale grössere Theil jedoch sich mit einer mehrschichtigen Cuticularbildung auskleidete, die als sogenannte „Luftflasche“ die vom Trichter abgesonderte Luft aufnimmt. In dieser Umbildung der Subumbrella in einen drüsigen proximalen und in einen mit kräftiger Cuticula ausgestatteten distalen Theil liegt der wesentliche Unterschied der Blasen zu den Glocken, der aber sehr an Bedeutung verliert, wenn wir die Entstehung der Blase (siehe Theil B) bedenken und zugleich gebührend berücksichtigen — was bis jetzt noch von keiner Seite geschehen ist —, dass trotz der eigenartigen Umbildungen im Epithel die Ringmuskellage, dieses so auffällige Characteristicum der Glockensubumbrella, sich erhält. — Wie die Sporosacs in sehr verschiedenem Bau vorliegen, so ändert sich auch der Bau der Blasen in mannigfaltigster Weise ab. Drei Typen sind zu unterscheiden, die sich auf die drei Unterordnungen der Physophoren, Cystophoren und Chondrophoren vertheilen. Bei den ersten schwindet die distale Oeffnung ganz, dagegen tritt bei der Familie der Physophoriden am Stammfang eine canalartige Ausmündung des Trichters nach aussen auf, die bei *Angela* sogar im Verein mit dem Lufttrichter als eigenartiges Anhängsel (HAECKEL'scher Auophor) weit hervorragt (Fig. Y). Wir werden in Mittheilung 3 sehen, welch grosse Bedeutung diese Ausmündung für die Biologie und die Systematik besitzt. — Die Eigenart der Cystophorenblase liegt, ausser in der distalen Oeffnung, in der merkwürdigen Ausbildung des Lufttrichters, der entweder am proximalen Ende wurzelförmige Ausläufer zur Vergrösserung des Luft abscheidenden Ektoderms treibt (*Rhizophysa*, *Pterophysa*) oder sich in eine einfache Platte (*Physalia*) umwandelt, während zugleich die Luftflasche verloren geht. Bei den Chondrophoren dagegen verdickt sich die Luftflasche auffallend und

kammert sich vielfach; der Lufttrichter scheint gleichfalls stark modifizirt, indem er aus vielen, zarten, sich verästelnden Röhren besteht, die von der Basis der Kammern aus im Ektoderm des Centralkörpers (siehe Mittheilung 3) und der Polypen sich verbreiten, inwendig von einer chitinigen Cuticula ausgekleidet und am freien, proximalen Ende durch einen drüsigen Zellenpfropf, der frei in das Lumen hineinragt, abgeschlossen sind. Physiologisch sind wohl nur diese Enden der Röhren dem Lufttrichter der andern Blasen gleichzusetzen, die von Chitin ausgekleidete Strecke aber der Flasche selbst zuzurechnen. Der Auffassung CHUN's (88), als fehle der Trichter überhaupt ganz, als erfolge eine directe Athmung atmosphärischer Luft durch die distalen, nicht in der Einzahl, sondern, z. B. bei *Porpita*, in grosser Menge vorhandenen Stigmen und als dienten die den Centralkörper durchsetzenden Röhren, wie die Tracheen der Insecten und Spinnen, zur Luftverbreitung im Gewebe, muss ich meinen Befunden gemäss entgegentreten (siehe Mittheilung 3).

2) Deckstücke: Die Deckstücke sind, wie schon LEUCKART (53) es annahm, als modifizierte Polypen aufzufassen. Diese Ansicht steht in Gegensatz zu der jetzt allgemein verbreiteten, welche die Deckstücke von Medusen ableitet und sich dabei, in seltsamer Unkenntniss der Literatur, auf LEUCKART stützt. Beweisgebend für die hier vertretene Ansicht ist die Entstehung vieler Deckstücke als polypenähnliche Gebilde und weiterhin, dass sich, was bis jetzt nirgends in seiner vollen Bedeutung beobachtet wurde, in verschiedenen Fällen der Endodermcanal mit dem Ektoderm verbindet und in einem Fall dauernd ausmündet. Fig. C und Figg. 1—3 zeigen das primäre larvale Deckstück von *Physophora* sowie die secundären larvalen Deckstücke beider *Agalma*-Arten. Besonders an den Deckstücken von *Agalma elegans* ist die Mundöffnung deutlich wahrzunehmen; bei der ersten Anlage des Deckstücks fehlt sie zwar noch, wie ja auch an jungen Polypen, aber es fehlt gleichfalls die Gallerte, und nur die bereits früh sich anlegenden Zacken im äussern Epithel geben einen Unterschied zu Polypen. Dieser wird um so unerheblicher, wenn wir bedenken, dass bei *Pterophysa* an typischen Polypen auch seitliche, allerdings ihrem Wesen nach noch ungenau erforschte Ausstülpungen sich vorfinden. Als wichtigstes Beispiel ist jedoch die Calycophore *Praya*, eine der ursprünglichsten Siphonophoren, anzusehen. Die dicke Gallertramme der Deckstücke (Fig. 4) wird dauernd durchzogen von einem feinen, nur in seiner proximalen Partie angeschwollenen Canal, der distal ausmündet. Nirgends wird dieses Canales Erwähnung gethan, nur

VOGT (54) deutet ihn auf seiner fig. 1, tab. 17, an. Aber auch in anderer Hinsicht sind die Deckstücke von *Praya*, welche gerade als Beweisstücke für die enge Verwandtschaft der Deckstücke mit Medusen betrachtet werden, interessant. Sie zeigen im jungen Zustand 3 (Fig. 12), später 5 (Fig. 4) sogenannte Mantelgefässe, die von der Insertionsstelle der Deckstücke am Stamm abgehen und auf die Radiärcanäle der Glocken bezogen werden. Eine eingehende Untersuchung lehrt nun, dass diese Canäle gar nicht dem Deckstück angehören, sondern als Seitenäste des zuführenden Gefäßes im stark verbreiterten muskulösen Stiel sich in dessen Substanz und zwar unmittelbar an der Oberfläche der Deckstückgallerte ausbreiten. Sowohl junge wie ausgebildete Deckstücke lassen das mit Sicherheit erkennen; nur secundär treten die Gefässe ein kurzes Stück in die Gallerte ein. Um so weniger sind diese sogenannten „Mantelgefässe“, die man vielmehr „Nebengefäße des Stielcanals“ nennen muss, zu den Radiärgefäßen in Beziehung zu setzen, als sie auch an Glocken vorkommen, und zwar stets da, wo eine lamellöse Ausbildung des Stieles statt hat (Fig. 14). Wir haben also im *Praya*-Deckstück nichts andres vor uns als einen Polypen, dessen Entodermcanal im Lumen stark reducirt und dauernd von jugendlich indifferentem Epithel, ausser im proximalen, als Saftbehälter dienenden Abschnitt, ausgekleidet ist, dessen Ektoderm durch starke Gallerentwicklung sich weit von der Stützlamelle entfernt und zu zartem Plattenepithel umgestaltet. In all diesen Eigenschaften liegt kein bedeutungsvoller Unterschied zu typischen Polypen vor, vielmehr finden wir bei diesen Modificationen in der gleichen Richtung gelegentlich angedeutet.

Das einzige Beispiel, welches für die Abstammung der Deckstücke von Glocken sprechen würde, liefert *Athoria larvalis* HCKL. (88, p. 202, tab. 21), da hier am distalen Ende der langen Deckstücke wirklich durch ektodemale Einstülpung eine kleine Schwimmhöhle entsteht, die von 4 Radiär- und einem verbindenden Ringgefäß eingeschlossen wird. Indessen steht *Athoria* in engster Beziehung zu *Athorybia*, welche der Schwimmhöhlen an den Deckstücken entbehrt und die wiederum als geschlechtsreif gewordene Physophorenlarve (siehe unter B) die primäre Form darstellt, nicht von *Athoria* abgeleitet werden kann. So ist die Schwimmhöhle der Deckstücke letzterer als Neuerwerbung anzusehen, die uns nur wieder die schon längst erwiesene enge Beziehung zwischen Meduse und Polyp drastisch bestätigt.

In ganz anderer Weise kommt eine Beziehung von Meduse zu Polyp an den grossen Locomotionsorganen der Prayiden zu Stande.

Wie uns die Entwicklungsgeschichte der Calycophoren lehrt und später ausführlich besprochen werden wird, tritt sofort bei Anlage der ersten Glocke dicht neben dieser ein blinder Entodermcanal auf (Fig. B), der sich zum Saftbehälter entwickelt und reichlich von Gallerte umgeben ist. Das fertige Locomotionsorgan der Prayiden zerfällt also in zwei, allerdings eng zusammengefügte Theile, von denen jener, welcher die Schwimmhöhle enthält, bei der einglockigen *Sphaeronectes* (Fig. 5) die ventrale Hälfte, der andere, in dem der Saftbehälter sich vorfindet, die dorsale Hälfte einnimmt. Saftbehälter und Stielgefäß des Glockentheiles treffen median an der Ansatzstelle des Stammes zusammen. — Es ist nun aus mehreren Gründen unmöglich, den Saftbehälter mit sammt seiner Gallertumgebung als blossen Anhang des Glockentheiles zu betrachten. Bei *Hippopodius* z. B. überwiegt der Gallerttheil weit den Glockentheil, bei *Mitrophyes* HCKL. (*Amphicaryon* CHUN) kommt sogar letzterer ganz oder fast ganz zum Schwinden, so dass wir ein schildförmiges Deckstück zu sehen glauben. In der That handelt es sich um nichts anderes. Die Prayiden- und Diphyidendeckstücke bestehen gleich dem dorsalen Theil der grossen Locomotionsorgane aus einem Saftbehälter und umgebender Gallerte, sind also im Bau jenem völlig gleichwerthig. Schon daraus dürften wir auf eine Vereinigung von Glocke und Deckstück an der Stamm spitze der Calycophoren schliessen, deren Bedeutung später noch besprochen werden soll; den schlagenden Beweis scheint mir aber der Vergleich der Calycophorenlarve mit der der Physophoren (wenigstens von *Stephanomia* [*Crystallodes* HCKL.], *Athorybia*, *Agalma elegans* [sarsii LCKT.] und *Physophora*) zu geben, der im nächsten Capitel durchgeführt werden wird. Ich kann daher die eigenartigen, zweiorganigen Glocken der Prayiden nicht länger als einfache Glocken bezeichnen, sondern nenne sie, ihrem Doppelcharakter entsprechend, „Deckschwimm glocken“ oder einfach „Deckglocken“, da unter „Glocke“ stets eine typische Schwimmglocke gemeint ist. Wie sehr die Schutzleistung neben der Bewegungsleistung sich an den Deckglocken behauptet, das soll gleichfalls später dargelegt werden; erwähnt sei hier nur noch, dass sich meine Eintheilung der Calycophoren in Prayiden und Di-

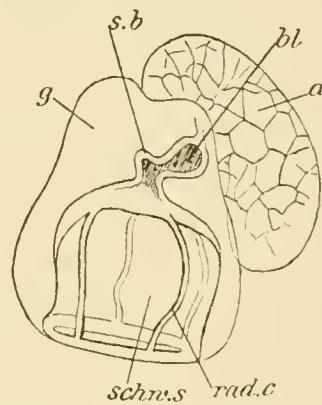


Fig. B. *Diphyes appendiculata*, Larve (nach GEGENBAUR, 53). *d* Dotter, *g* Gallerte, *s. b* Saftbehälter, *bl* Blasencöl, *schw. s* Schwimmsack, *rad. c* Radiäreanal.

phyiden zum Theil auf die Beschaffenheit der grossen Locomotionsorgane am Vorderende des Stammes stützt, indem bei den Prayiden nur Deckglocken (1 bis viele), bei den Diphyiden neben einer vordern Deckglocke noch eine echte Schwimmglocke sich vorfindet, welch letztere jedoch rückgebildet werden kann (*Muggiaeae*, *Enneagonum*).

Gleichfalls nur kurz erwähnt sei, dass höchst wahrscheinlich der *Velella*-Kamm als modifiziertes Deckstück und vielleicht auch der Randsaum beider Chondrophorengattungen als eine Summe abgeänderter Deckstücke gedeutet werden kann.

3) Fangfäden: Weniger Sicherheit als über die Ableitung der Blasen und der Deckstücke konnte ich über die der Fangfäden gewinnen. Die ursprüngliche und auch jetzt noch wohl am weitesten verbreitete Ansicht glaubt den einzigen Fangfaden, den wir stets oder fast stets mit je einem Polyp oder Taster vergesellschaftet finden, als direct zu diesem gehörig, unter der Annahme, dass von den zahlreichen, zumeist dem Mund genäheren, gelegentlich (Claviden) aber auch über den Körper verstreut stehenden Tentakeln der Hydroidpolypen nur einer, und zwar in basaler Stellung, sich erhalten hat. Unleugbar ist die enge Beziehung von Polyp und Fangfaden, trotzdem möchte ich mich jedoch der zuerst von CLAUS (88) vorgetragenen Auffassung anschliessen, dass der Siphonophoren-Fangfaden nicht ein Polypenorgan, sondern selbst einen modifizierten Polypen darstellt. Zunächst ist zu betonen, dass aus der Morphologie kein triftiger Grund gegen diese Deutung zu gewinnen ist, da wir bei *Apolemia* modifizierte Polypen finden, welche, trotz ihrer normalen Vereinigung mit einem typischen *Apolemia*-Fangfaden, doch selbst den Charakter von Wehr- und Angriffsorganen annehmen. Es sind dies die kurzen, rothgefärbten, mit Nesselzellen übersäten, im Entoderm wabig-zelligen Polypen, welche zu 1 bis 3 oder 4 in jeder Stammgruppe vorkommen. Fernerhin finden wir die Fangfäden der Chondrophoren ausserordentlich polypen-, speciell tasterähnlich. Dem gegenüber steht aber wieder, dass einfache Hydroidententakel, z. B. von *Pteronema darwini* HCKL., durchaus die Ausbildung von Siphonophoren-Fangfäden gewinnen können. Ich lege daher auf die Ergebnisse der vergleichenden Morphologie wenig Gewicht, sondern stütze mich allein auf die der Anatomie und Embryologie. Zunächst muss ich die directe Zugehörigkeit des Fangfadens zum Polypen bestreiten. Beide sitzen, wie die Befunde an sämmtlichen Siphonophoren mit Ausnahme der aberrant gebauten Chondrophoren und der *Physalia* (*Angela*, die wahrscheinlich auch abweichende Verhältnisse zeigt, konnte ich nicht untersuchen) lehren, gemeinschaftlich

einem vom Stamme sich abzweigenden Stiel auf, den man bis jetzt ganz allgemein als Polypenstiel gedeutet hat. Wir dürfen nun die Stiele überhaupt nicht zu den verschiedenen Organen direct hinzurechnen, wenn sie mit diesen auch in engstem genetischen Zusammenhang stehen; vielmehr gehören diese Bildungen, in welcher Gestalt sie auch auftreten mögen, eben so gut wie der Stamm selbst, allen Anhängen gemeinsam zu und repräsentiren secundäre Sprossungen, welche den Zusammenhang der Anhänge vermitteln, für deren morphologische und physiologische Bedeutung aber ganz unwesentlich sind, ja in vielen Fällen einzelnen Anhängen, in mehreren Fällen sogar dem ganzen Thier abgehen können. So zeigen an den ausgewachsenen Thieren die verschiedenen Stiele eine gemeinsame, mit der des Stammes übereinstimmende Structur, nie aber gewinnen sie für die Anhänge andere Bedeutung, als die, dass sie Tragapparate derselben bilden. Das wird am deutlichsten bei *Forskalea*, wo an ein und demselben Stiel, der durchaus die Beschaffenheit des Stammes hat, neben einem Polypen und einem Fangfaden noch eine ganze Anzahl Deckstücke ansitzen. Wir sehen hier zugleich evident die Gleichwerthigkeit der Ansprüche, welche alle diese Anhänge an den Stiel haben, und der Fangfaden erscheint nur als der dem Polypen am meisten genäherte Anhang.

Der Stiel, an welchem der Polyp sitzt, grenzt das Lumen seines Entodermcanals gegen das des Polypen durch eine ringförmige Klappe¹⁾ ab. An dieser Stelle entspringt der Fangfaden, und zwar steht seine Stützlamelle in unmittelbarstem Zusammenhang mit der Lanille, welche die Klappe stützt. Niemals entfernt sich der Fangfaden von diesem Punkte (Fig. 6). Solche Constanze der Lagebeziehungen, die einer prinzipiellen Unabhängigkeit des Fangfadens vom Polypen entspricht, scheint mir sehr schwer erklärliech, wenn der Fangfaden von den Mundtentakeln der Hydroïdpolypen abgeleitet werden soll; die enge Nachbarschaft beider Anhänge ist dagegen sehr einfach als eine secundäre erklärbar, da nothwendiger Weise der die Beute dem Polypen zuführende Anhang nicht weit von diesem entfernt sein darf.

Auch die Entwicklungsgeschichte lehrt, wie wir bald sehen werden, eine grosse Selbständigkeit des Fangfadens gegen den Polypen, und an den jungen Stammgruppen der ausgewachsenen Thiere entwickeln

1) Bei *Forskalea* fehlt die Klappe, sie wird hier vielleicht durch die enorme Entwicklung der Stiellamelle überflüssig.

sich beide in ähnlicher Unabhängigkeit und Zusammengehörigkeit, wie dies für Gonophor und Deckstück gilt (siehe unter C, 3).

Kurz möchte ich auf die eigenartigen Verhältnisse bei *Physalia* hinweisen. Stets ist hier der Fangfaden vom Polypen räumlich getrennt, indessen nur scheinbar, da vielmehr der Polyp sich in zwei Hälften zerlegt hat, die sich von einander entfernen, deren eine jedoch sich dem Fangfaden in der gewohnten Weise anschmiegt. Die als Polypen gedeuteten Anhänge bestehen nur aus Schlund und Magentheil; der basale Abschnitt, welcher ganz allgemein bei den Siphonophoren im Ektoderm eine Bildungsstätte von Nesselzellen, von der aus in vielen Fällen der Fangfaden mit Geschossen versorgt wird, repräsentirt, hängt jedoch als sogenanntes Tentakelbläschen dem Fangfaden an, und die Ursache für dieses eigenartige Verhalten ergiebt sich aufs einfachste aus der Beobachtung, dass von Tentakelbläschen aus der Fangfaden seine Geschosse bezieht. Weiterhin ist auffallend, dass die mundlosen sogenannten „Genitaltaster“ der Gonophorentrauben, welche nichts anderes als typische Polypen sind, wie alle möglichen Uebergänge erweisen, zunächst nicht von Fangfäden begleitet sind und häufig auch nach der Ausbildung eines Mundes noch immer keinen in ihrer Nachbarschaft zeigen. Meist entwickelt sich jedoch ein Fangfaden sammt Tentakelbläschen neben ihnen, und es ist sehr wohl möglich, dass er in den Fällen, wo er zu fehlen scheint, abgerissen wurde, gerade wie auch andererseits der Polyp oft neben dem Fangfaden gar nicht mehr oder nur als winziger Stumpf nachweisbar ist.

Die angedeuteten Verhältnisse an den Gonophorentrauben, welche in Mittheilung II weiter ausgeführt und mit Skizzen belegt werden sollen, sind um so interessanter, als sie eben so wie bei *Physalia* auch bei *Rhizophysa* und *Epibulia* (wahrscheinlich auch bei *Pterophysa*) vorliegen. Sie beweisen eine derartig enge Beziehung der drei Gattungen zu einander, dass es mir unthunlich erscheint, auf weniger wichtige Merkmale hin, wie z. B. Verkürzung des Stammes und Vergrösserung der Blase — die beide nebenbei in fortschreitender Entwicklung von *Rhizophysa* über *Epibulia* zu *Physalia* sich vollziehen — die Cystophoren in mehrere Familien einzutheilen.

4) Nährstücke: Ueber die Ableitung der Nährstücke von Hydroidpolypen kann kein Zweifel sein. Zu unterscheiden sind: a) die echten Polypen oder Magenschläuche (schlechthin Polypen genannt), welche die Beute aufnehmen und verarbeiten, und b) die Taster, welche keine Beute aufnehmen und, wie es scheint, nur durch Abscheidung von Excreten am Verdauungsgeschäft Theil nehmen. Wie diese Charakte-

ristik andeutet, drückt eigentlich der Name Taster nicht den wesentlichen Unterschied letzterer Anhänge zu den Magenschläuchen aus, denn als Taster functioniren in Wirklichkeit auch die Polypen, und man kann bei vielen Polypen, dagegen nicht bei allen Tastern, typische Sinneszellen im Ektoderm des distalen Endes nachweisen. Ich behalte jedoch den Namen bei, weil er allgemein eingebürgert und nicht leicht durch einen bessern zu ersetzen ist.

Unter Taster sind sehr verschiedenartige Bildungen zusammenzufassen. Dass die Taster allgemein mundlos sind, ist durch die neuesten Untersuchungen widerlegt worden; ja wenn man mit HAECKEL die gelegentlich vorn sich öffnenden Taster als Cystonen oder Afterblasen von den stets vorn verschlossenen als echten Tastern oder Palponen unterscheiden will, so bleiben als letztere nur wenige der Gebilde, die ursprünglich als typische Taster gedacht sind, ja es ist die Frage, ob überhaupt nur eine der Tasterformen sich dauernd vorn geschlossen hält. Am wahrscheinlichsten ist das für die *Physophora*-Taster, welche nicht excretorisch thätig zu sein scheinen; indessen übernehmen diese Gebilde die Function von Deckstücken eben so gut wie die echter Taster. Ueber die andern, sonst bekannten Taster sei kurz eine Uebersicht gegeben. Den Calycophoren fehlen sie ganz, denn auch die von CHUN (88) bei *Praya dubia* (*Stephanophyes superba* CHUN) geschilderten mundlosen Polypoide sind nicht als Taster, sondern als rudimentäre Polypen, als Reste von Stammgruppen zu bezeichnen (Näheres siehe nächste Mittheilung). Gleichfalls fehlen sie den Chondrophoren, und die Beobachtung von Tastern bei *Epibulium* (HAECKEL 88) unter Cystophoren scheint mir in Rücksicht auf die sonstigen engen Beziehungen von *Epibulium* zu *Rhizophysa* und *Physalia* der Bestätigung zu bedürfen. Keine der Physophoren lässt sie dagegen vermissen. Bei *Apolemia* sollen nach HAECKEL (88) sowohl Taster wie Cystonen vorkommen; indessen sind die Cystonen die bereits oben bei den Fangfäden erwähnten, eigenartigen, zu Nesselzellträgern umgebildeten Polypen, deren blasiges Entoderm nicht excretorisch thätig ist; und die excretorisch thätigen Taster zeigen durch allmähliche Umbildung im Entoderm während des Wachsthums so beträchtliche Annäherungen an die Polypen, dass ich nicht anstehe, eine directe Entwicklung zu solchen anzunehmen. Diese würde jedenfalls nicht für alle Taster gelten, und auch die andere Einschränkung würde gelten müssen, dass sich Polypen auch direct entwickeln.

Für *Anthemodes*, *Agalma*, *Agalmopsis* und *Nectalia* ist zum Theil nachgewiesen, zum Theil kaum anzuzweifeln, dass die Taster, in deren

Entoderm Excretballen erzeugt werden, diese auswerfen können; für *Stephanomia (Crystallodes) HCKL.* und *Athorybia* bleibt es zweifelhaft eben so wie für alle Physophoriden. Auch von *Forskalea* konnte ich eine zeitweilige Oeffnung des Vorderendes zum Zwecke der Aussstossung von Excreten nicht nachweisen. HAECKEL behauptet sie zwar, aber seine Angaben beruhen auf einer vollständigen Verkennung der Sachlage. Für die *Forskalea*-Taster ist charakteristisch die Abscheidung eines gelb-rothen Secrets im Entoderm des Vorderendes (Fig. 7); dieses wird bei Reizung des Thieres unter Berstung der seitlichen Körperwand ausgeworfen, jedenfalls um Feinde damit zu schrecken. HAECKEL fasst irrthümlicher Weise das Secret als Excret auf und behauptet eben so irrthümlich, es würde durch einen distalen, zeitweilig sich öffnenden Mund ausgestossen.

Eine Trennung der Taster in Palponen und Cystonen ist dem Gesagten zu Folge nicht durchzuführen. Ich definire die Taster als lediglich excretorisch wirkende Polypen, die in manchen Fällen besonders zur Tastfunction geeignet sind, in andern dagegen wieder zum Schutz und vielleicht auch zu einer, wenn auch nur geringfügigen, Locomotion dienen. In keiner dieser drei Eigenschaften liegt ein principieller Unterschied zu den echten Polypen vor, denn wir dürfen die beiden letztgenannten sehr wahrscheinlich auch den eigenthümlich flügelartig verbreiterten Polypen von *Pterophysa* zuschreiben.

B. Bau der Larven.

Die Larven der Siphonophoren erscheinen auf den ersten Blick von sehr verschiedenartigem Bau. Unsere Kenntnisse von ihnen sind noch sehr lückenhaft, doch geht man vielleicht nicht fehl, wenn man jeder der vier Unterordnungen eine bestimmte Larvenform zuschreibt, die, so verschieden sie auch — z. B. bei den Physophoren — sich gestalten mag, doch den Larven der andern Hauptgruppen gegenüber sich leicht erkennen lässt. Leider vermochte ich aus Mangel an Material nicht selbst embryologische Untersuchungen anzustellen und fischte auch nur eine geringe Zahl bereits entwickelter Larven aus dem Auftrieb heraus. Doch hoffe ich bei ausführlicher Berücksichtigung der Literatur den Nachweis führen zu können, dass die vier Larvenformen sich unter einander im Bau entsprechen und wir daraus eine für die ganze Ordnung der Siphonophoren typische Larve ableiten können.

GEGENBAUR, als der erste Beobachter jüngster Larvenstadien, beschrieb (53, p. 332—334) an der Planula von *Diphyes turgida* GGBR. (von ihm zuerst *D. sieboldii* KÖLL. genannt) die Anlage einer Schwimm-

glocke, die er als die zweite und hintere des ausgewachsenen Thieres betrachtete, weil das zuführende Entodermgefäß an die Kuppe des Schwimmsackes herantritt, nicht wie bei der ersten und vordern nahe dem Ringcanal einmündet (siehe hierzu Fig. B). Da sein Material bald abstarb, konnte er nicht wissen, dass die erste, *Sphaeronectes*-ähnliche Glocke keiner der beiden späteren, kantentragenden Glocken entspricht, sondern beim Auftreten letzterer abgestossen wird. Der Stamm mit seinen Anhängen sollte sich nach GEGENBAUR aus einigen Knospen entwickeln, während aus dem übrigen, grosszelligen Larvenkörper der Saftbehälter seinen Ursprung nähme. Bereits CLAUS (63, p. 555) überzeugte sich aber an einem nur wenig ältern Jugendstadium, dass der grosszellige Rest mit dem Saftbehälter gar nichts zu thun hat, sondern bei der Knospung der Stammgruppen verbraucht wird. Er fasste auch die entstandene Glocke als erste auf, weil der Saftbehälter, genau wie bei dem ausgewachsenen Thier, am Schwimmglockenstiel ansitzt.

Bei A. AGASSIZ (65) finden wir die erste Schilderung über die Entwicklung einer Physophore, der *Agalmopsis bijuga* DELLE CHIAJE (bei AGASSIZ *Nanomia cara*), deren Larve von der von *Diphyes* sich wesentlich unterscheidet. Sie zeigt (Fig. W) einen hinten gelegenen Polypen und eine vordere Luftblase, über deren Bildung wir nichts erfahren; an der Grenzstelle beider sprossen Fangfäden, deren Nesselknöpfe die für die junge *Agalmopsis* charakteristische plumpe Birnenform zeigen, weitere Polypen, Taster und Deckstücke hervor; erst relativ spät entwickeln sich die Schwimmglocken. Die Ausbildung des Stammes wurde nicht verfolgt.

Auch KOWALEWSKY (68) hatte die Larve einer *Agalmopsis bijuga* vor sich, obgleich er sie für die von *Agalma rubrum* VOGT ansah. Er beobachtete nur die Anlage des ersten Fangfadens zwischen Blase und Polyp; die Blasenhöhle hielt er irrthümlicher Weise für eine abgeschnürte Partie der Entodermhöhle.

Ausführlichere Untersuchungen gelangen erst HAECKEL 1869 bei *Physophora*, *Stephanomia* (bei ihm *Crystallodes*) und *Athorybia*. Zuerst bildet sich bei sämtlichen Arten (Textfiguren C—E) am dicken (vordern) Larvenende ein grosses, kappenförmiges Deckstück, das später abgestossen wird; daneben entsteht die Blase, deren innern Hohlraum HAECKEL gleich KOWALEWSKY vom Blastocöl ableitete. Der erste Magenschlauch tritt auf am hinteren Larvenende, und zwischen ihn und die Blase schiebt sich der Fangfaden mit den larvalen Nesselknöpfen.

Im Einzelnen zeigen sich Unterschiede, die näher besprochen werden müssen. Der Entodermcanal des kappenförmigen Deckstücks endet bei *Stephanomia* und *Athorybia* blind in der Gallerte, bei *Physophora* (Fig. C) aber erreicht er, wie schon weiter oben angegeben

Fig. C.

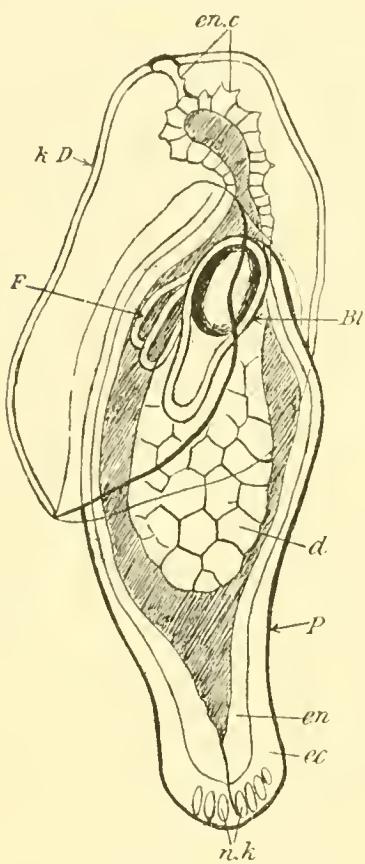


Fig. D.

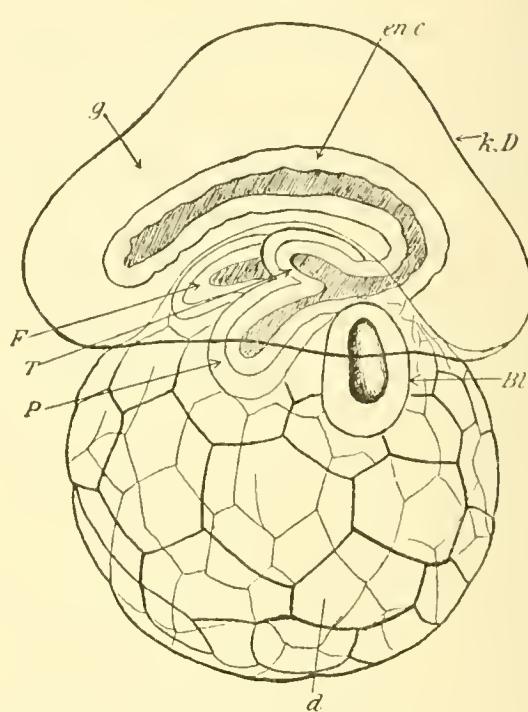


Fig. D. *Stephanomia incisa*, Larve (nach HAECKEL, 69 [Crystallodes]). *en. c* Entodermcanal, *d* Dotter, *g* Gallerte, *Bl* Blase, *k. D* kappenförmiges Deckstück, *P* Polyp, *F* Fangfaden.

Fig. C. *Physophora hydrostatica*, Larve (nach HAECKEL, 69). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *en c* Entodermcanal, *n. k* Nesselkapseln, *Bl* Blase, *k. D* kappenförmiges Deckstück, *P* Polyp, *F* Fangfaden.

wurde, unter plötzlicher Verdünnung die Oberfläche. Das Dottermaterial der Planula kommt bei *Physophora* direct in den Larvenkörper zu liegen, indem der hintere Theil der Planula wie bei *Agalmopsis bijuga* und *Diphyes* zum Polypen wird; bei *Athorybia* und *Stephanomia* dagegen bildet es (Fig. D u. E) einen bruchsackförmigen Anhang, der entgegengesetzt jener Larvenseite verharrt, an welcher der Fangfaden und das Deckstück sich entwickeln. Der Polyp tritt gleich dem Fangfaden als Knospe auf, und zwar neben und hinter diesem, so dass der Dotter dem zu Folge grosse Selbständigkeit gewinnt. HAECKEL folgert aus diesem eigenthümlichen Verhalten, dass bei beiden Arten im Dottersack der primäre Polyp zu erkennen sei, der rückgebildet wird; demnach sei der bleibende erste Polyp in Wahrheit der zweite. — Man

kann sich dieser Ansicht auf keine Weise anschliessen. Wie wir bei *Agalma elegans* sehen werden, erhält sich auch hier der Dotter — oder, was das Gleiche ist, das embryonale Entoderm der Planula — sehr lange in Form einer mächtigen, seitlichen Verdickung des Larvenkörpers, die erst bei Ausbildung neuer Anhänge aufgebraucht wird. Bei *Stephanomia* ist dieses Verhalten gesteigert durch äusserliche Isolirung des Dotters; deshalb im Dotter aber einen rudimentär gewordenen Polypen zu erkennen, erscheint durchaus unbegründet.

Die Fortentwicklung der Larven von *Stephanomia* und *Physophora* ist, soweit sie HAECKEL verfolgen konnte, eine durchaus verschiedene. Neben der Ursprungsstelle des

Fig. F u. G. *Physophora hydrostatica*, Larve. Fig. F von oben, Fig. G von unten gesehen. In Fig. F sieht man die Umrisse des Polypen durchscheinen; in Fig. G sind 2 Taster nur theilweise dargestellt. *ec. w* Ektodermwulst, *n. k* Nesselkapseln, *n. kn* Nesselknöpfe, *Bl* Blase, *k. D* kappenförmiges Deckstück, *F* Fangfaden, *P* Polyp, *T* Taster, *Gl* Schwimmglocken, *Kn* Knospen.

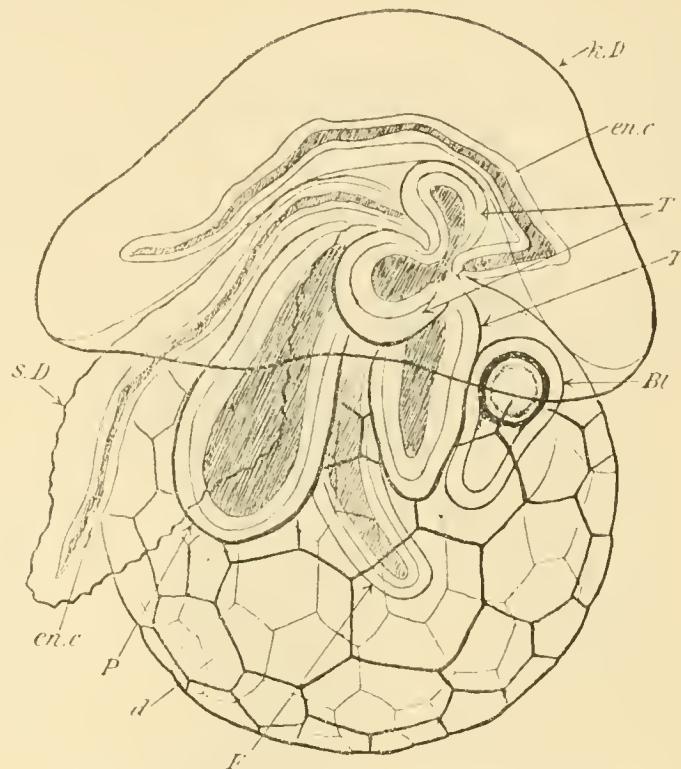


Fig. E. *Athorybia rosacea*, Larve (nach HAECKEL, 69).
en. c Entodermcanal, d Dotter, k. D kappenförmiges Deckstück, s. D secundäres Deckstück, Bl Blase, P Polyp, F Fangfaden, T Taster.

Fig. F.

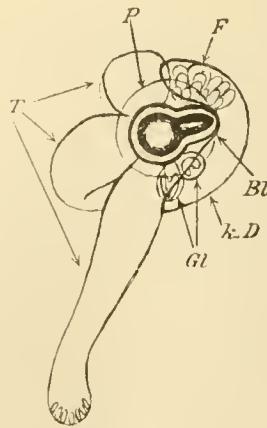
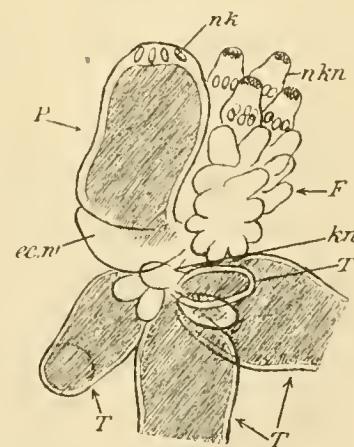


Fig. G.



kappenförmigen Deckstücks und des Fangfadens von *Physophora* knospen nur Glocken und Taster (Fig. F u. G), bei *Stephanomia* jedoch

treibt der Deckstückstiel (Fig. H) nach und nach eine Anzahl neuer Deckstücke, die mit dem kappenförmigen darin übereinstimmten, dass ihr Entodermcanal blind endet, in der Form sich aber stark unterscheiden. Sie umhüllen die Blase und die übrigen Theile von allen Seiten und gewinnen so die grösste Aehnlichkeit, ausser in der Form, auch in der Anordnung mit den Deckstücken der ausgewachsenen *Athorybia*. Um so auffallender ist diese Aehnlichkeit, als an der ausgewachsenen *Stephanomia* die Deckstücke anders geformt sind und sich unabhängig von einander über den Stamm vertheilen; bei der Larve jedoch, ebenso wie

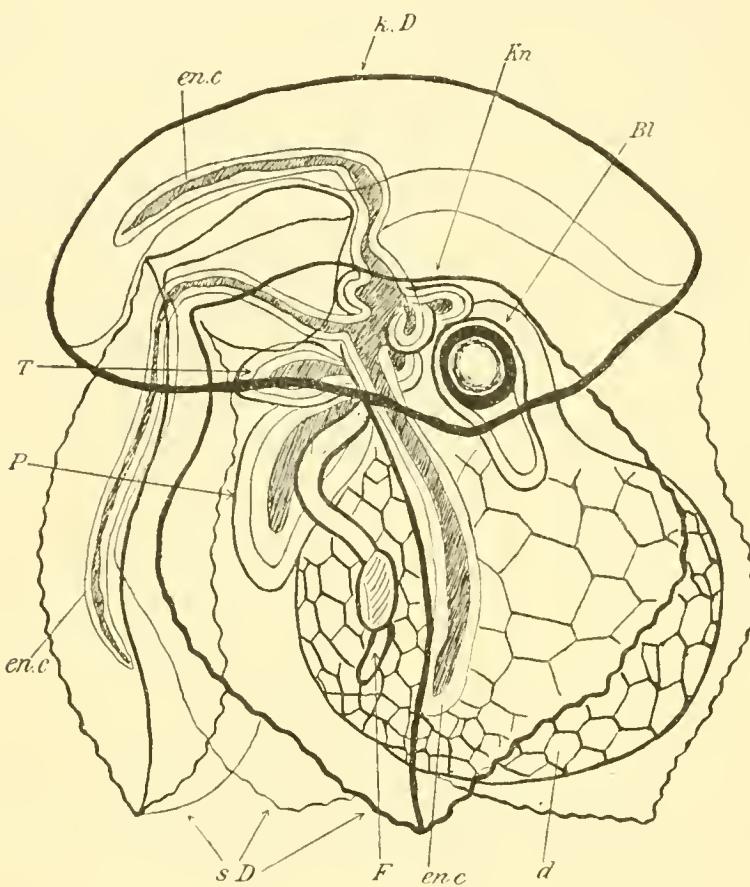


Fig. H. *Stephanomia incisa*, Larve (nach HAECKEL, 69 [Crystallodes]). *en.c* Entodermcanal, *d* Dotter, *Bl* Blase, *k. D* kappenförmiges Deckstück, *s. D* secundäre Deckstücke, *P* Polyp, *F* Fangfaden, *T* Taster, *Kn* Knospen.

bei *Athorybia*, sitzen sie an einem gemeinschaftlichen Träger, der (siehe auch Fig. 3 u. 4 von *Agalma elegans*) ausgiebig musculös ist und eine Bewegung der Deckstücke und hierdurch wieder eine, allerdings geringfügige Locomotion des ganzen Thiers ermöglicht. Es unterliegt daher keinem Zweifel, dass bei Entwicklung des Stammes der Deckstückträger sammt den Deckstücken, ebenso wie schon früher das primäre kappenförmige Deckstück, abgestossen wird, und es ergiebt sich fernerhin die Nothwendigkeit daraus, *Athorybia* als eine geschlechtsreif gewordene Larvenform aufzufassen.

Sowohl von *Physophora* als von *Stephanomia* vermochte HAECKEL nur über die Ausbildung des vordern Theiles des Stammes, welcher die Schwimmglocken trägt, Beobachtungen anzustellen. Die erst in

einer Gruppe neben einander knospenden Schwimmglocken ordnen sich in einer Reihe an (Fig. J), indem zugleich der Larvenkörper sich in die Länge zieht. Eine Spiraldrehung (siehe unter C) ist an dem jungen Stamm nicht zu constatiren.

METSCHNIKOFF (74) vermochte in seinen vorzüglichen embryologischen Untersuchungen die Angabe HAECKEL's, dass der Hohrraum des Blasenkerns von der Entodermhöhle abzuleiten sei, zu corrigiren. Der Blasenkern, welcher, wie wir sahen, das luftbildende und luftbewahrende Organ der Blase ist, entsteht gleich dem Schwimmsack (Subumbrella) der Schwimmglocken durch eine Einstülpung des Ektoderms an der Plauula. Dieser, für die Deutung der Blase als modifirte Glocke höchst wichtigen Uebereinstimmung stellen sich einige, allerdings nur scheinbare, Differenzen gegenüber, die von den Gegnern unserer Auffassung natürlich zur Bekämpfung derselben verwendet werden. Eine eingehende Würdigung der Befunde METSCHNIKOFF's soll uns über diese Verhältnisse orientiren.

METSCHNIKOFF beobachtete die erste Entwicklung der Calycophoren *Diphyes quadrivalvis* (bei ihm *Epibulia aurantiaca*) und *Hippopodium hippopus* (bei ihm *Hipp. gleba*) und der Physophoren *Agalma elegans* (bei ihm *Ag. sarsii*), *Agalma rubrum* (bei ihm *Halistemma rubruin*) und *Agalmopsis bijuga* (bei ihm *Stephanomia pictum*). *Diphyes quadrivalvis* stimmt in ihrer Entwicklung mit *Diphyes turgida* (siehe oben bei GEGENBAUR, 53) überein. Während das Entoderm

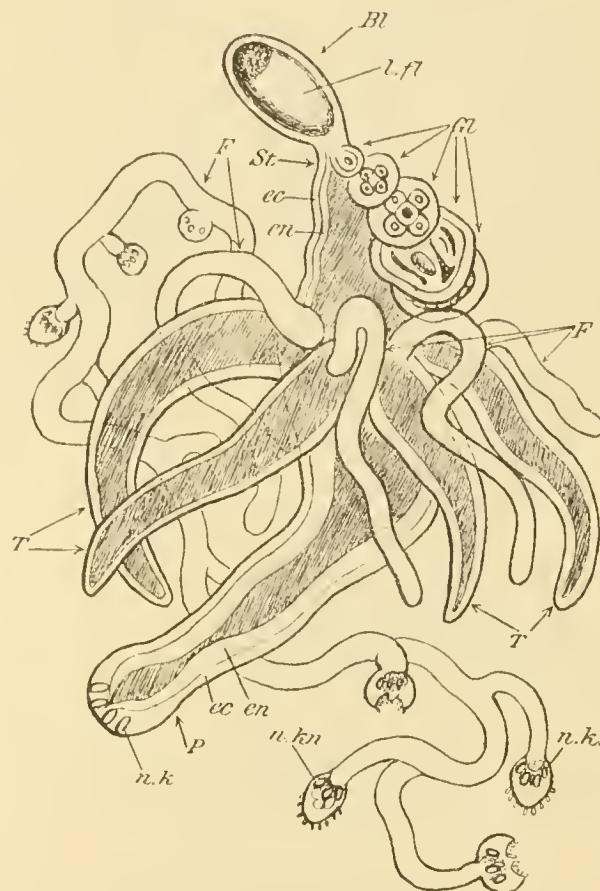


Fig. J. *Physophora hydrostatica*, Jugendstadium (nach HAECKEL, 69). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *l. fl* Luftflasche, *n. k* Nesselkapseln, *n. kn* Nesselknöpfchen, *Bl* Blase, *Gl* Schwimmglocken, *F* Fangfäden, *P* Polyp, *T* Taster.

der einen Längsseite der eiförmigen Planula (Fig. K) ein sehr niedriges ist, erscheint es entgegengesetzt ausserordentlich verdickt, so dass

Fig. K.

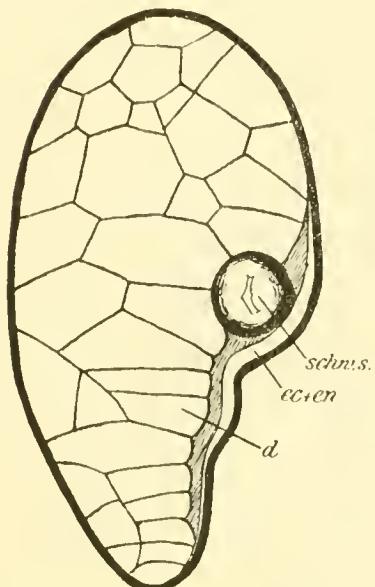


Fig. K. *Diphyes quadrivalvis*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74).
ec+en Ektoderm + Entoderm, d Dotter, schw.s Schwimmsack.

Fig. L.

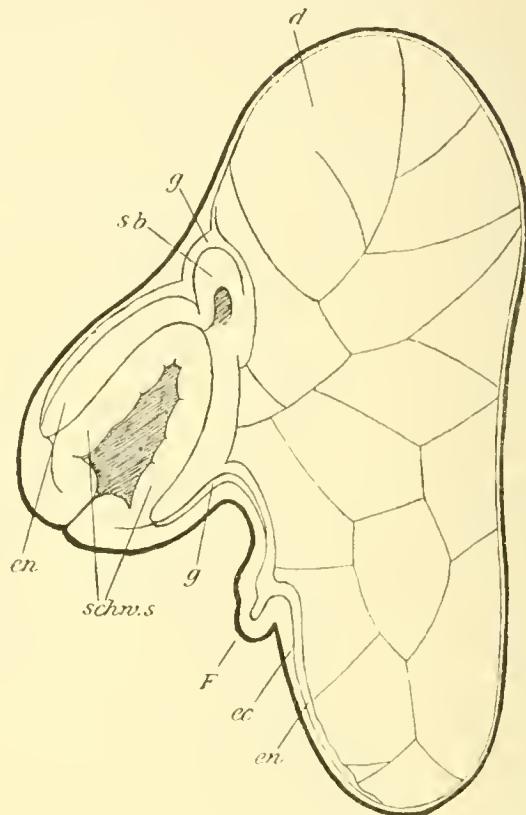


Fig. L. *Muggiaeae kochi*, Larve (nach CHUN, 74). ec Ektoderm, en Entoderm, d Dotter, g Gallerte, s. b Saftbehälter, schw.s Schwimmsack, F Fangfaden.

Fig. M.

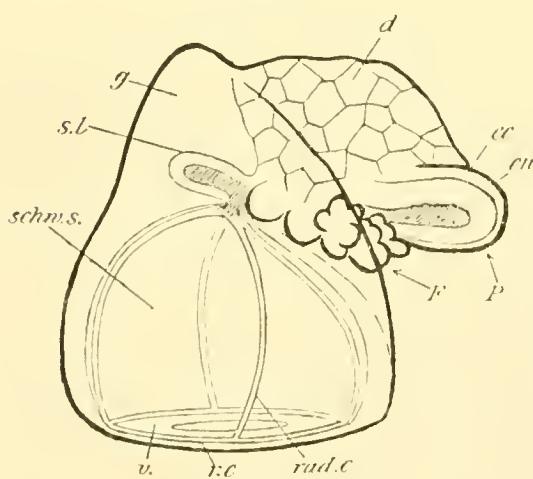


Fig. M. *Muggiaeae kochi*, Larve (nach CHUN, 82). ec Ektoderm, en Entoderm, d Dotter, g Gallerte, s. b Saftbehälter, schw.s Schwimmsack, v Velum, r. c Ringanal, rad. c Radiäranal, P Polyp, F Fangfaden.

hierdurch das Blastocöl einem engen Spalt gleicht, der nur zwei Dritteln der Länge des Planula-körpers durchzieht. An der Seite mit niedrigem Entodermepithel spielen sich die ersten Entwicklungsvorgänge ab. Im vordern Drittel stülpt sich das Ektoderm gegen den Spalt hin ein in Gestalt eines, wie es METSCHNIKOFF (p. 42) schien, „runden und geschlossenen“ Körpers, der sich bald aushöhlt und, wie schon bemerkt, zum Schwimmsack wird. Rasch sondert sich nun (Fig. L—N) das Entoderm im Umkreis die-

ser Ektodermeinstülpung zu den vier Radiärcanälen und dem Ringcanal, und zugleich entwickelt sich auch der vordere Theil des Blastocöls zu einem kurzen, selbständigen Blindsack, den bald reichlich Gallerte umgibt. Beide Anlagen schnüren sich gemeinschaftlich gegen den dotterreichen Plasmakörper als sogenannte „larvale Schwimmglocke“ ab. Während dessen gehen im hintern Theil der Planula, welcher den Polypen liefert, noch keinerlei Structurveränderungen vor sich, nur dicht hinter der Schwimmglocke erscheint der Fangfaden als Vortreibung beider Keimblätter.

Fig. O.
Spalt

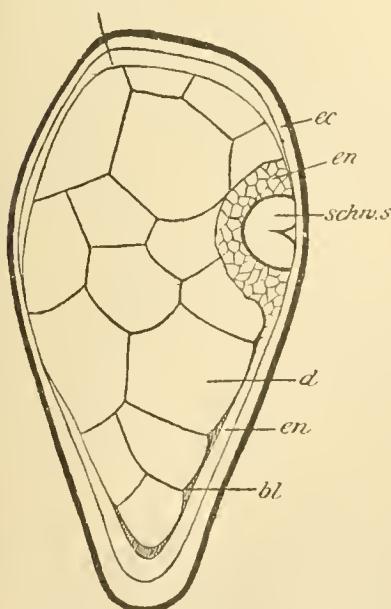


Fig. O *Hippopodius hippocampus*, Larve (nach METSHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *bl* Blastocöl, *schw.s* Schwimmsack.

Fig. P. *Hippopodius hippocampus*, Larve (nach METSHNIKOFF, 74). *g* Gallerte, *schw.s* Schwimmsack, *rad. c* Radiärcanal, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter.

Fig. N.

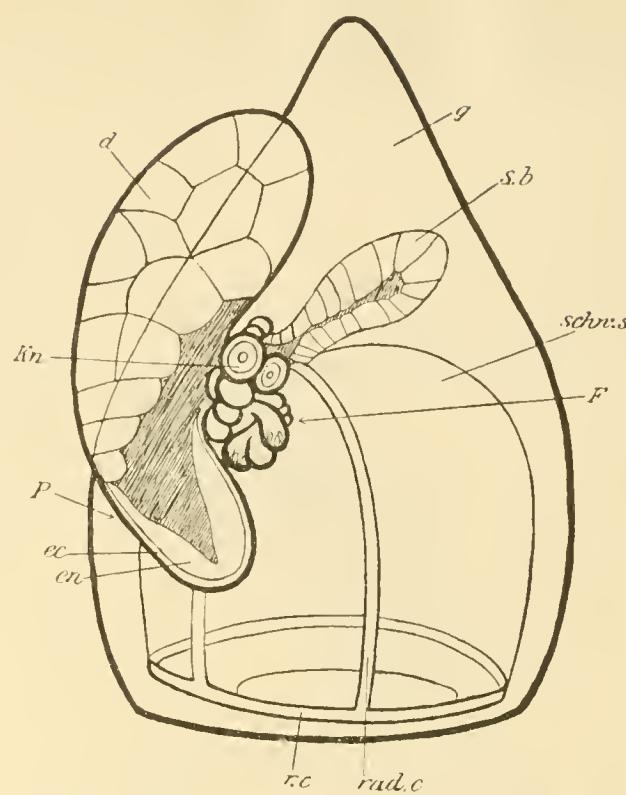
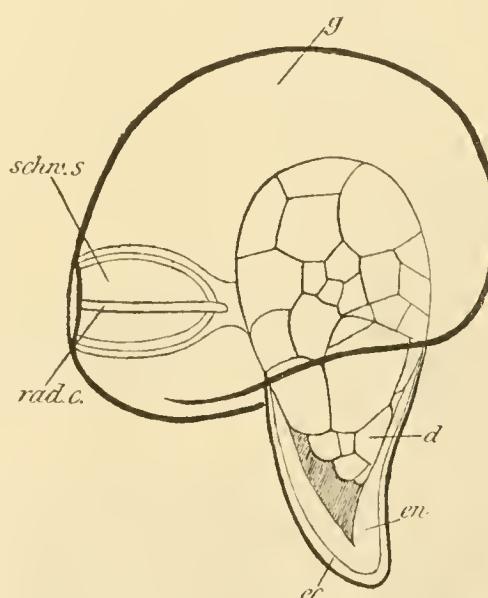


Fig. N. *Diphyes quadrivalvis*, Larve (nach METSHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *g* Gallerte, *s.b* Saftbehälter, *schw.s* Schwimmsack, *r.c* Ringcanal, *rad.c* Radiärcanal, *P* Polyp, *F* Fangfaden, *Kn* Knospen.

Fig. P.



Bei *Hippopodius* (Fig. O u. P) sehen wir im Wesentlichen das Gleiche, nur entwickelt sich hier im Saftbehälterbezirk so reichlich Gallerte, dass auch der ganze vordere Planulakörper in das Bereich

der sogenannten Schwimmglocke einbezogen wird, diese also nicht wie ein Anhang am Dotter erscheint.

Ueber die Weiterentwicklung beider Larvenformen siehe Näheres weiter unten bei CHUN; bemerkt sei hier nur noch, dass beim allmählichen Schwunde des Dotters der Saftbehälter als der vorderste Larventheil erscheint, dem sich aufs engste die sich nach unten einstellende Glocke anschliesst (Fig. Q). Der Fangfaden liegt seitwärts an der Basis des Polypen; zwischen ihm und der Glo-

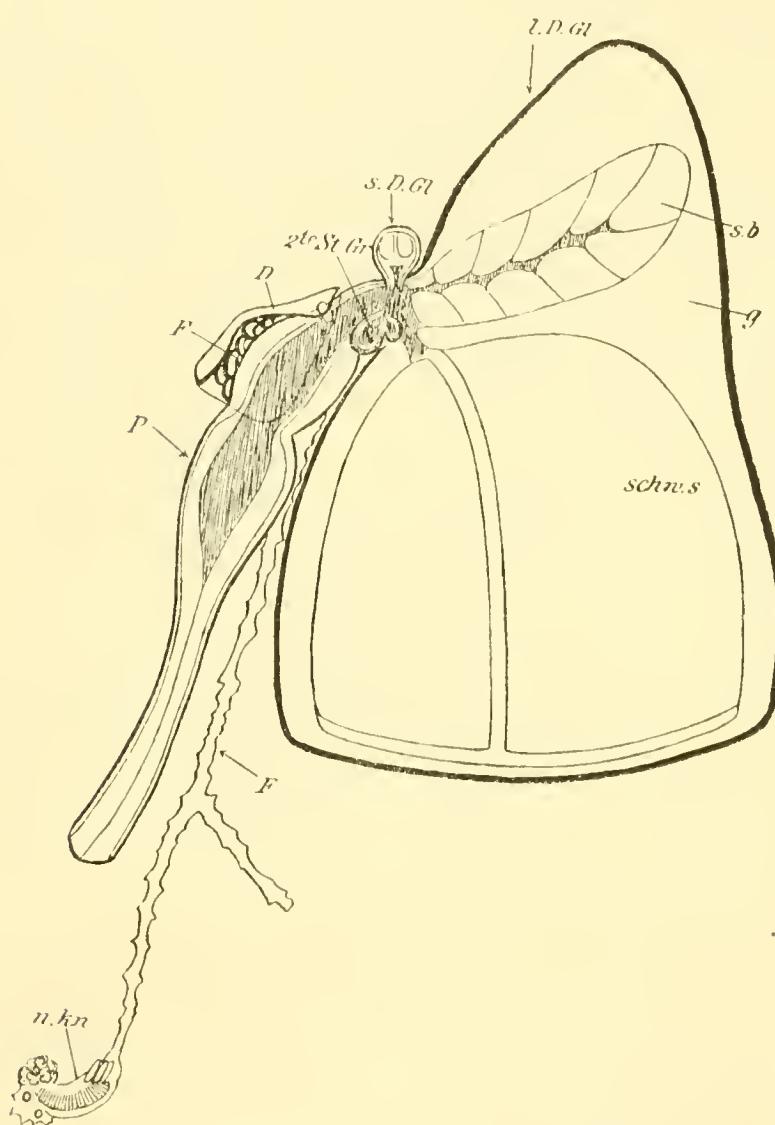


Fig. Q. *Diphyes quadrivalvis*, Jugendstadium (nach METSCHNIKOFF, 74). *g* Gallerte, *s. b* Saftbehälter, *schw. s* Schwimmsack, *n. kn* Nesselknopf, *l. D. Gl* larvale Deckglocke, *s. D. Gl* secundäre Deckglocke, *P* Polyp, *F* Fangfaden, *D* Deckstück, *2te St. Gr* 2. Stamengruppe.

cke entwickeln sich die weitern Anhänge.

Bei den Physophorenlarven fand METSCHNIKOFF grössere Formunterschiede als HAECKEL und zwar auffallender Weise an sehr nahe stehenden Arten. Die Larve von *Agalma elegans* schliesst sich aufs engste denen von *Stephanomia* und *Athorybia* an (Fig. R—U).

Zuerst buchtet sich am kleinen, spaltförmigen Blastocöl der fast kugelrunden Larve der kurze weite Canal des kappenförmigen Deckstücks aus und ist bald reich von Gallerte umgeben. Dicht daneben

Fig. R.

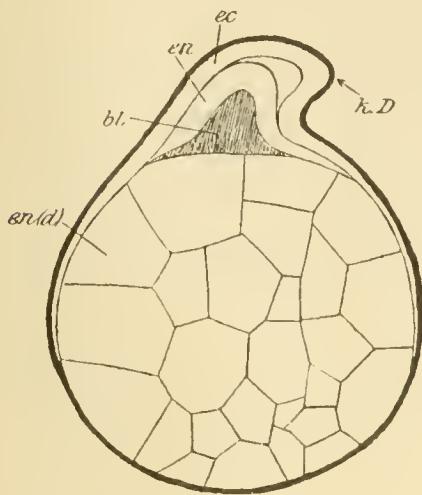


Fig. S.

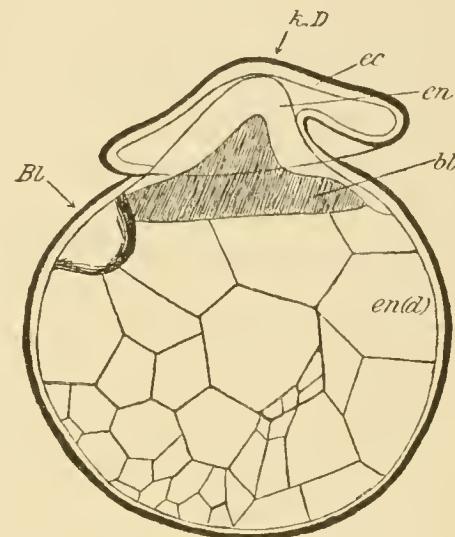


Fig. R u. S. *Agalma elegans*, Larven (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *bl* Blastocöl, *k.D* kappenförmiges Deckstück, *Bl* Blase.

Fig. T.

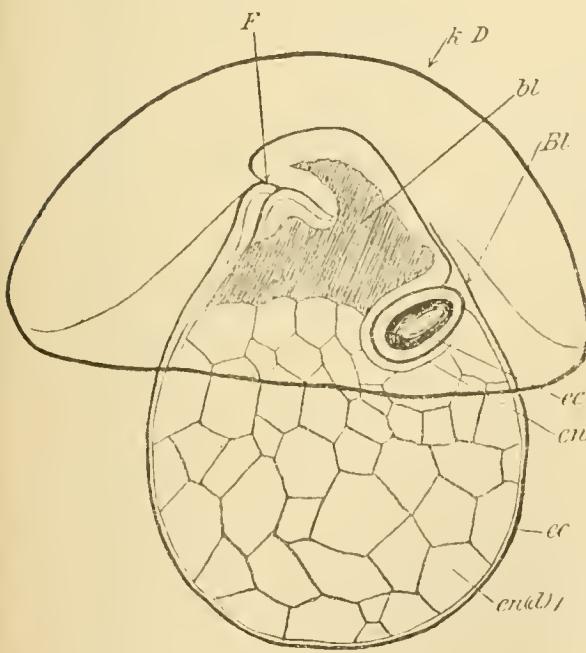


Fig. U.

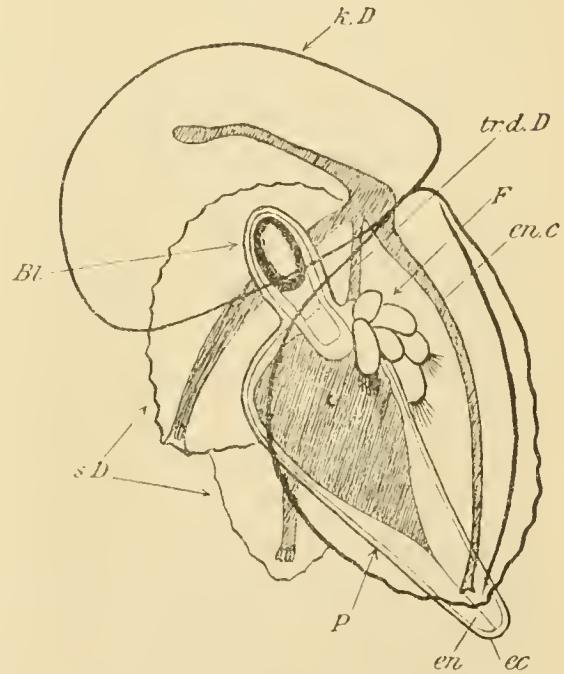


Fig. T. *Agalma elegans*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *bl* Blastocöl, *Bl* Blase, *k.D* kappenförmiges Deckstück, *F* Fangfaden.

Fig. U. *Agalma elegans*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *en.c* Entodermcanal, *k.D* kappenförmiges Deckstück, *s.D* sekundäres Deckstück, *tr.d.D* Träger der Deckstücke, *F* Fangfaden, *P* Polyp, *Bl* Blase.

stülpt sich das Ektoderm zum Anfangs soliden Blasenkern ein, der also zunächst nicht ans Vorderende der Larve zu liegen kommt. Während nun bei den Calycophoren die Schwimmglocke in Gemeinschaft mit dem Saftbehälterbezirk sich gegen den dotterreichen übrigen Larvenkörper abschnürt, bleibt bei *Agalma* (und bei sämtlichen von HAECKEL beobachteten Arten) die Blase im Larvenkörper eingeschlossen. Der innere, vom Ektoderm ausgekleidete Hohlraum, in dem sich bereits Luft entwickelt, ist nur von der zu gleicher Zeit eingestülpten innern Entodermlamelle umgeben; die äussere Entodermlamelle der fertigen Blase ist noch vom Dotter stark verdickt und liegt noch dem Ektoderm der Larve an. Blase und Polyp sondern sich äusserlich gegen einander erst bei fortschreitendem Wachsthum, wenn bereits neben dem kappenförmigen Deckstück, in der Art wie es bei *Athorybia* und *Stephanomia* beschrieben wurde, sich neue Deckstücke entwickelt haben (Fig. U).

Ich kann diesen Unterschieden in der Entwicklung von Blase und Glocke keinerlei Bedeutung zuschreiben, denn sie scheinen sich mir aufs einfachste aus der verschiedenen Bestimmung beider, phylogenetisch so eng verwandter Theile zu ergeben. Die Blase erhält passiv durch den Inhalt an Gas die Larve schwebend in dauernd gleicher Lage, es erscheint dabei durchaus gleichgültig, ob sie den übrigen Theilen gegenüber eine freie Lage oder nicht gewinnt. Die Glocke dagegen besorgt durch active Bewegungen die Locomotion des Ganzen und muss deswegen eine selbständige Stellung einnehmen.

Aus diesen Ursachen dürfte sich auch eine auf den ersten Blick viel schwerer wiegende Differenz erklären. Sowohl bei den Calycophoren- wie bei den bis jetzt beschriebenen Physophorenlarven nimmt anscheinend eine reichlich von Gallerte umhüllte Entodermvortreibung den vordern Pol der Larve ein. Bei den Calycophorenlarven folgt nun nach rückwärts die Glocke, auf diese — und zwar an der gleichen Längsseite — der Fangfaden und als hinterster Larventheil der Polyp (Fig. L u. M). Bei den Larven der Physophoren liegen dagegen Blase und Fangfaden (Fig T) nicht an einer Längsseite, sondern auf verschiedenen Seiten vom Ansatzpunkt des Deckstücks, während übereinstimmend der Polyp hinten sich entwickelt. Diese Anordnung wird bei den Physophorenlarven bald etwas verändert, da, gemäss Fig. U, die Blase die vorderste Position gewinnt, während das Deckstück wie der Fangfaden einseitig zu liegen kommen; bei den Calycophoren verharret die Glocke in seitlicher, der Saftbehälter in vorderer Lage, und der Fangfaden bleibt der Glocke aufs engste genähert (Fig. N).

Wir werden später an jungen Stammgruppen eine ursprünglich

vordere Lage der Glocke im Verhältniss zum Deckstück beobachten und dürfen daher wohl mit Recht die abweichende Lage an der Calycophoren-Larve aus den an die Glocke gestellten Anforderungen, welche eine Einstellung der Schwimmhöhlenöffnung nach vorn zu aus mechanischen Rücksichten verbieten, erklären. Auch an den Stammgruppen wandert die Glocke, um in Function treten zu können, rasch in eine Position, welche der an der Larve beobachteten entspricht. So bleibt bei einem Vergleich der Calycophoren- und Physophorenlarve nur noch der Unterschied, dass bei ersterer der Fangfaden der Glocke benachbart erscheint (Fig. M), während bei der letztern das Ansatzstück des Deckstücks Fangfaden und Blase aufs deutlichste trennt. Dieser Unterschied dürfte sich aber aus der so ganz verschiedenen Vertheilung des Dotters ableiten lassen, die wiederum ihre Ursache in der verschiedenen Bewegungsweise beider Larvenformen hat.

Bei den Physophorenlarven kann sich der Dotter im Umkreis der Blase erhalten (Fig. T u. V), bei den Larven der Calycophoren würde jedoch eine gleich enge Beziehung zur Glocke die Leistungsfähigkeit derselben beeinträchtigen. Der Dotter liegt hier daher von der Glocke getrennt und ihr entgegengesetzt (Fig. M.) — entgegengesetzt also der Lage, welche der Dottersack bei *Stephanomia* einnimmt (siehe oben bei HAECKEL, Fig. H) — und verdrängt dadurch den Fangfaden aus seiner, wie wir später mit grösserer Berechtigung werden sagen dürfen, ursprünglichen Lage, die aus mechanischen Rücksichten bei den Physophoren gewahrt bleibt. Es erklären sich somit alle Eigenheiten beider, auf den ersten Blick so verschiedenen sich darstellender Larvenarten als secundär erworbene, die einem Vergleich nicht entgegenstehen.

Ziemlich selbstverständlich ergiebt sich eine Gleichstellung der sogenannten larvalen Schwimmglocke der Calycophoren mit Blase + kappenförmigem Deckstück der Physophorenlarve und um so mehr, als das letztere in seiner Form (Fig. 4) von den bleibenden Deckstücken sowohl der *Stephanomia* wie der *Athorybia* und *Agalma* sich unterscheidet und mit denen der Prayiden übereinstimmt. Besonders auffallend ist diese Aehnlichkeit des betreffenden larvalen Deckstücks von *Physophora* mit den Deckstücken der Stammgruppen von *Praya* (vergl. Fig. 5). Das kappenförmige Deckstück als eine cänonogenetische Neuerwerbung der Physophoren aufzufassen, dem widerspricht, dass nicht alle Physophorenlarven damit ausgestattet sind, ja dass es gerade den am höchsten entwickelten fehlt. Es erscheint somit als ein Ueberbleibsel aus früheren Entwicklungszuständen, das jetzt nur vorübergehend oder gar nicht mehr Wichtigkeit erlangt, während es früher

auch für das ausgewachsene Thier von weitgehender Bedeutung war. Auf diesen Punkt, welcher auch die so innige Verschmelzung des larvalen Saftbehälterbezirks mit der Schwimmglocke verständlich machen wird, kann indessen erst später in Theil II eingegangen werden. Ich werde jedoch künftighin, der endgültigen Beweisführung voreiligend, nicht mehr von einer larvalen „Schwimmglocke mit Saftbehälteranhang“, sondern von einer larvalen „Deckglocke“ reden.

Fig. V.

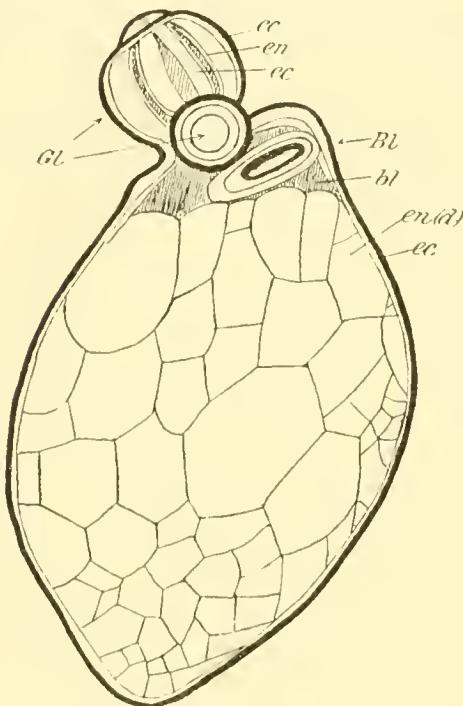


Fig. W.

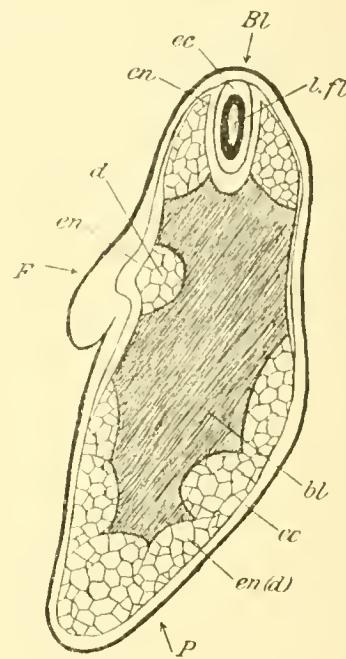


Fig. V. *Agalma rubrum*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *bl* Blastocöl, *Bl* Blase, *Gl* Schwimmglocken.

Fig. W. *Agalmopsis bijuga*, Larve (nach METSCHNIKOFF, 74). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *d* Dotter, *l.fl* Luftflasche, *bl* Blastocöl, *Bl* Blase, *F* Fangfaden, *P* Polyp.

Die vorstehenden Betrachtungen erleichtern uns das Verständniß der Larven von *Agalma rubrum* (Fig. V) und *Agalmopsis bijuga* (Fig. W) wesentlich. Beiden fehlt das primäre Deckstück, und es kommt eben, so wenig wie bei *Physophora* zur Entwicklung anderer, an einen gemeinsamen Träger angehefteter Deckstücke, die nur für die Larve von Bedeutung sind, sondern es entwickeln sich nach und nach bei fortschreitendem Wachsthum die bleibenden Deckstücke. Aus diesem Grunde erscheint die auf das Planulastadium folgende Larvenform der *Agalmopsis* vereinfacht gegen die meisten uns bis jetzt bekannt gewordenen Physophorenlarven (ausgenommen *Angela*); wir sahen aber schon, dass es sich um eine secundäre Vereinfachung handelt. Bei

Agalma rubrum tritt eine Complicirung durch die ausserordentlich zeitige Entwicklung von Schwimmglocken ein, die besonders deshalb interessant ist — wie auch METSCHNIKOFF auf p. 59 ausführt —, weil sie die vollkommene Uebereinstimmung in der Anlage von Glocke und Blase überraschend deutlich erkennen lässt.

Sehr wichtig ist ferner noch eine Beobachtung METSCHNIKOFF's an *Diphyes quadrivalvis*, die von ihm allerdings nur nebenbei angeführt und in fig. 13 und 14, tab. 7 (siehe die Fig. Q) dargestellt wird. Um die Zeit, da sich die zweite Deckglocke (siehe unten bei CHUN) anlegt, entwickelt sich neben dem Fangfaden eine Deckstückknospe, so dass wir nun den hintern Larventheil zur ersten Stammgruppe des reifen Thieres umgebildet sehen. Denn nach CHUN's Befunden an *Muggiaeae* verbindet sich der Deckstückknospe auch eine Gonophorenknospe; es erfolgt demnach die Anlage der ersten Stammgruppe im wesentlichen entsprechend der Anlage anderer Stammgruppen, wie sie jederzeit am Vorderende des Stammes hinter der Deckglocke zu constatiren ist. Wir werden unter C die Bedeutung dieser That-sache berücksichtigen.

FEWKES vermochte (85) die von METSCHNIKOFF über *Agalma elegans* (bei FEWKES in gleicher Weise benannt) beigebrachten Angaben zu bestätigen.

CHUN (82) war der Erste, dem es gelang, die postembryonale Entwicklung einer Calycophore, der *Muggiaeae kochi*, zu beobachten. Die larvale Deckglocke, welche in Form und Bau ausserordentlich mit den bleibenden Deckglocken der Prayiden übereinstimmt, wird bald durch eine abweichend gestaltete, eine echte *Diphyes*-Deckglocke, ersetzt. Dabei ergeben sich folgende Befunde (Fig. X). Die Larve gliedert sich deutlich in zwei Abschnitte, deren hinterer aus der ersten Stammgruppe (siehe oben), deren vorderer aus der larvalen Deckglocke und der benachbarten Anlage einer zweiten besteht; beide Abschnitte verbindet das erste Stammstück, an welchem die Knospung neuer Anhänge stattfindet. Nur durch die Knospung immer weiterer Deckglocken (*Praya medusa* und *Hippopodius*, siehe unter C) und weiterer Stammgruppen vergrössert sich der Stamm selbst; er ist also nichts anderes als ein Abkömmling sämmtlicher Theile der jungen Siphonophore, gerade wie ja auch alle neu entstehenden Anhänge nur durch übermässiges Wachsthum der schon vorhandenen ihren Ursprung finden. Dies durch eine reiche Nahrungszufuhr veranlasste lebhafte Wachsthum führt bei den Siphonophoren nicht zur Knospung an den einzelnen Anhängen selbst, da diese auf Grund einer weit-

gehenden und tief in die Organisation einschneidenden Arbeitstheilung theils in ihren Functionen behindert werden würden, theils dazu unbefähigt erscheinen. Die Knospung beschränkt sich daher auf ein gewissermaassen indifferentes Stratum, auf die Verbindungsstücke der Anhänge unter einander, die für diese nur eine secundäre Bedeutung haben, und so erscheint der Stamm insgesamt mit sämmtlichen abzweigenden Stielen der einzelnen Anhänge als ein, dem Stolo der solitären Salpen vergleichbares Keimgewebe, welches die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Verbandsmitglieder übernimmt. Seine Form wie sein Contractilitäts- und Elasticitätsvermögen sind als secundär erworbene Eigenschaften aufzufassen und unterliegen den beträchtlichsten Schwankungen unter der Fülle der Siphonophorenformen.

Betrachten wir den Stamm in dieser Weise und nicht als ursprünglich selbständiges Organ (siehe unten bei HAECKEL, 88), so können wir in seiner Beschaffenheit kein für die Systematik sehr bedeutsames Characteristicum erkennen; denn da er das Product aller Anhänge ist, erscheint er direct abhängig von der Ausbildung dieser. — Dieser Gesichtspunkt wird später für die Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren manch neue Auffassung veranlassen.

Das zweite Ergebniss, das wir aus CHUN's Befunden gewinnen, betrifft die Anordnung der Anhänge am Vorderende des jungen Stammes und wird daher erst ausführlich unter C zu discutiren sein.

Auf CHUN's Irrthum hinsichtlich der Deutung der *Muggiae-a*-Larve als besondere Generation brauche ich nicht einzugehen, da CLAUS bereits (83) die Auffassung widerlegt und CHUN sie (92) selbst aufgegeben hat.

Nach den obigen ausführlichen Darlegungen über die Entwicklung der Calycophoren und Physophoren kann ich später gesammelte, ergänzende Beobachtungen sowie neue Anschauungen nun kurz zusammenstellen. Einen wichtigen Schritt that CLAUS (83), indem er, auf Grund der METSCHNIKOFF'schen Befunde über die enge Verwandtschaft der Blase mit Glocken, direct die Physophorenblase mit der larvalen Schwimmglocke der Diphyiden, die später abgestossen wird, verglich. Wir müssen jetzt CLAUS' Vergleich dahin einschränken, dass nur Blase und Glockentheil der larvalen Calycophoren-Deckglocke in Betracht kommen; im Uebrigen aber ist gegen den Vergleich, der das Verständniss des Siphonophoren-Organismus ausserordentlich förderte, nicht das Geringste einzuwenden. Seltsamer Weise trägt CHUN (87) denselben Vergleich am Ende seiner genauen Mittheilungen über verschiedene Schwimmblasen, p. 532—33, nochmals als selbständige

Beobachtung, ohne Nennung von CLAUS' Namen, vor. Es heisst hier: „Sämmtliche Siphonophoren besitzen am Stammanfang einen heteromorphen medusoiden Anhang, der bei den Calycophoriden zu einer Schwimmglocke mit Oelbehälter (!) sich ausbildet und späterhin abgeworfen wird, während er bei den übrigen Siphonophoren in Form der Pneumatophore persistirt.“ — So richtig diese Deutung war, so war sie eben doch im Wesentlichen nicht neu, und es sei hier der Priorität von CLAUS zu ihrem Rechte verholfen.

Fig. X.

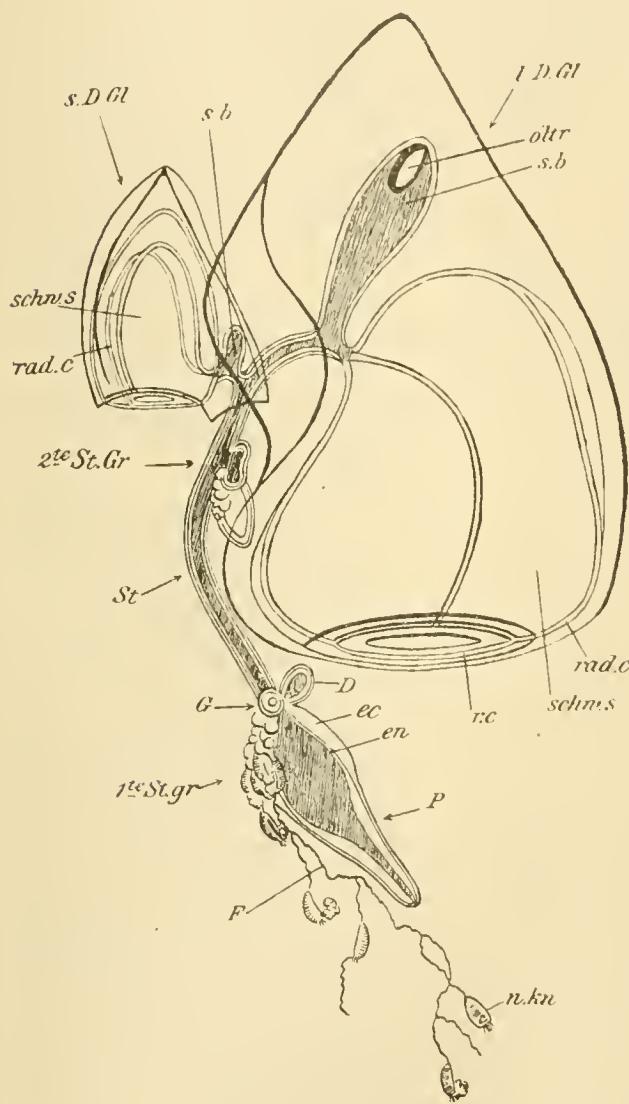


Fig. Y.

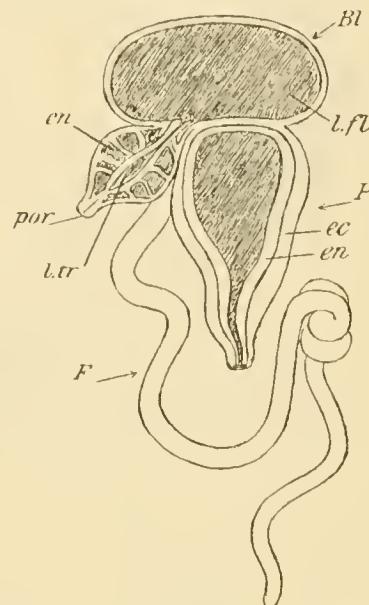


Fig. X. *Muggiaeae kochi*, Jugendstadium (nach CHUN, 92). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *s. b* Saftbehälter, *oltr* Öltropfen, *schw. s* Schwimmsack, *rad. c* Radiärkanal, *r. c* Ringkanal, *n. kn* Nesselknopf, *l. D. Gl* larvale Deckglocke, *s. D. Gl* sekundäre Deckglocke, *St* Stamm, *1te u. 2te St. gr* 1. u. 2. Stammgruppe, *G* Gonophor, *D* Deckstück, *F* Fangfaden, *P* Polyp.

Fig. Y. *Angela corona* (nach HAECKEL, 88 [Auronectenlarve]). *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *l. fl* Luftflasche, *l. tr* Lufttrichter, *por* Porus, *Bl* Blase, *P* Polyp, *F* Fangfaden.

Im Challengerreport schildert HAECKEL (88) die Entwicklung einer *Muggiaeae*-Art (bei ihm *Cymbonectes Huxleyi*), die sich in nichts von der Entwicklung der *Muggiaeae kochi* (siehe oben bei CHUN, 82) unterscheidet. Er fand auch einige unbestimmbare Physophorenlarven aus

dem Verwandtschaftskreis von *Stephanomia*, *Athorybia* und *Agalma elegans*. Wichtig ist der Befund einer zu *Angela* gehörigen Larve (Fig. Y). Sie erscheint ausserordentlich einfach durch den Mangel an larvalen Deckstücken — allerdings könnte ja das primäre, kappenförmige Deckstück, wie es z. B. die nahestehende *Physophora*-Larve aufweist, bereits abgestossen sein —; auch der Fangfaden ist sehr einfach gestaltet; eine Complicirung tritt jedoch ein durch die Anwesenheit des Aurophors (HAECKEL) hinter der Blase.

Berücksichtigen wir jedoch, dass der Aurophor nichts anderes ist als der nach aussen vorgetretene Lufttrichter (siehe unter A und ausführlicher in Mittheilung III), so haben wir eine Larve vor uns, die im Wesentlichen durchaus der bereits geschilderten von *Agalmopsis bijuga* (Fig. W) entspricht.

CHUN beobachtete (88) eine *Hippopodius* - Larve (Fig. Z), die, älter als das von METSCHNIKOFF (74) gezüchtete älteste Entwicklungsstadium, die Anlage einer zweiten Deckglocke von der für *Hippopodius* charakteristischen Hufeisenform zeigt. Interessant ist an dieser Feststellung, dass auch bei den Prayiden, den ursprünglichsten Siphonophoren, ein Ersatz der larvalen Deckglocke durch anders geformte stattfindet. Wir dürfen daraus auch auf gleiches Verhalten bei *Praya* schliessen,

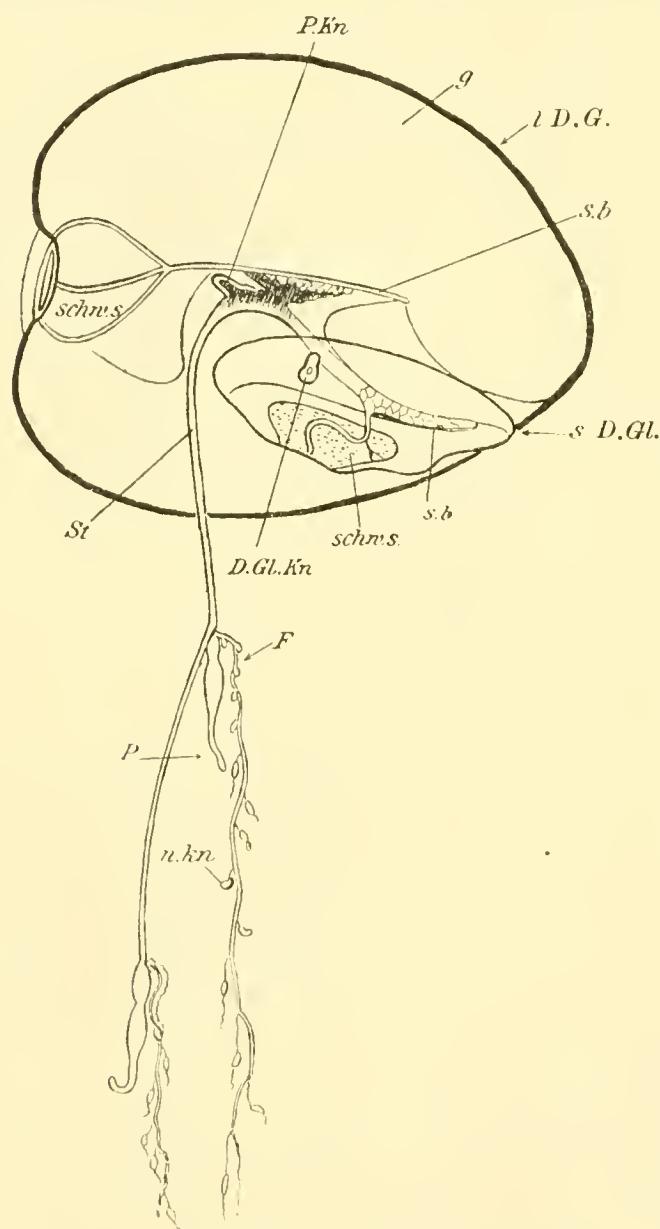


Fig. Z. *Hippopodius hippocampus*, Jugendstadium (nach CHUN, 92). *g* Gallerte, *s. b* Saftbehälter, *schw. s* Schwimmsack, *l. D. Gl* larvale Deckglocke, *s. D. Gl* secundäre Deckglocke, *D. Gl. Kn* Deckglockenknope, *P. Kn* Polypenknope, *P* Polyp, *F* Fangfaden, *St* Stamm.

obgleich die Form von deren Deckglocken sich nicht so weit von der der larvalen unterscheidet wie eben bei *Hippopodius* oder gar bei den Diphyiden. Bei *Sphaeronectes* jedoch ist die Ersatzfrage wohl zu verneinen. CHUN beschreibt 92, p. 67 eine nur mit einer Stammgruppe ausgestattete *Sphaeronectes* (Fig. AA), deren Deckglocke im Wesentlichen den Bau der bleibenden *Sphaeronectes*-Deckglocke zeigt. Wir dürfen mit ihm, der Jugendlichkeit des Thieres wegen, die vorhandene Deckglocke wohl als die larvale auffassen und finden uns in dieser Auffassung bestätigt durch die Ueberlegung (CLAUS, 83), dass ein Ersatz aus mechanischen Rücksichten unmöglich oder zum mindesten sehr unwahrscheinlich sein dürfte, da zur Entwicklung einer neuen Deckglocke in der engen, tubenförmigen Schutzhöhle des Decktheils kein Raum vorhanden ist.

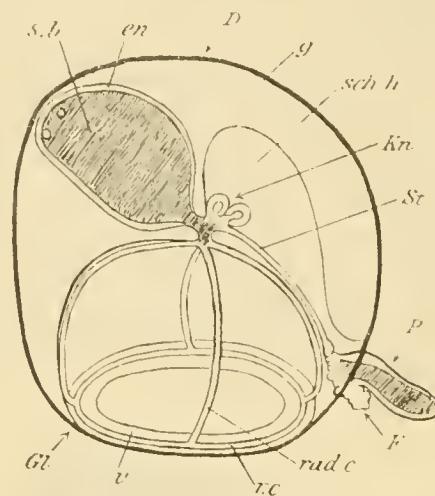


Fig. AA. *Sphaeronectes gracilis*, Jugendstadium (nach CHUN, 92). en Entoderm, g Gallerte, s. b Saftbehälter, sch. h Schutzhöhle, v Velum, r. c Ringcanal, rad. c Radiärcanal, P Polyp, F Fangfaden, D Decktheil der Deckglocke, Gl Glockentheil der Deckglocke.

Zuletzt sei noch die Larve einer *Forskalea* erwähnt, die ich in Neapel beobachtet habe (Fig. 8). Sie ist allerdings nicht so jung, wie es zum Vergleich mit den andern Physophorenlarven wünschenswerth wäre, gestattet jedoch immerhin die Feststellung einiger wichtigen Daten. Zunächst die Zugehörigkeit zur Gattung *Forskalea* überhaupt. Ich folgerte diese aus der Anwesenheit einer gelbrothen Secretmasse im distalen Ende des ältesten Tasters, die nur bei *Forskalea*-Tastern beobachtet wird und über deren Bedeutung bereits oben unter A berichtet ward, zweitens aus der auffällig roth-braunen Färbung der Leberwülste des einzigen Polypen, mit der sich ein zarter, schwefelgelber Anhauch im umgebenden Entodermgewebe vereinigte, wie beides gleichfalls, meinen Erfahrungen nach, so ausgesprochen nur bei *Forskalea*-Arten vorkommt. Die Färbung des distalen Blasenendes ist nicht zur Bestimmung heranzuziehen, da sie bei allen Physophoren ungefähr übereinstimmt. Die Form der Deckstücke und Nesselknöpfe erinnert an die bei *Agalmopsis bijuga*, doch wissen wir, dass die *Forskalea*-Deckstücke ihre charakteristische Keilform erst allmählich beim Heranwachsen gewinnen, zunächst jedoch denen der *Agalma*- und *Agalmopsis*-Arten sehr ähneln; ferner auch — durch CHUN 88 —, dass die larvalen Nessel-

knöpfe von *Forskalea* denen von *Agalmopsis (Halistemma)* aufs engste sich anschliessen. An den Schwimmglockenknochen ist kein Anhalt für die Bestimmung zu gewinnen. Ich glaube, dem Angeführten zu Folge, in der gefundenen Larve wirklich die einer *Forskalea*-Art sehen zu dürfen.

Ob ein kappenförmiges Deckstück vorhanden war und bereits wieder abgestossen wurde, liess sich nicht entscheiden; sicher ist aber, dass kein larvaler Deckstückkranz wie bei *Stephanomia*, *Athorybia* und *Agalma elegans* zur Ausbildung kommt. Die jungen Deckstücke knospen getrennt von einander, wie wir das auch von *Agalmopsis bijuga* und *Agalma rubrum* annehmen müssen. Es würden sich also im Wesentlichen die *Forskalea*-Larven denen beider zuletzt genannten Arten anschliessen.

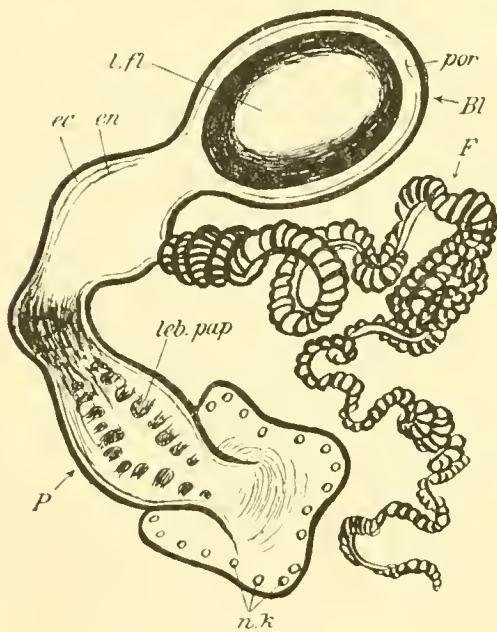


Fig. BB. *Physalia*, Larve (nach HAECKEL, 88). *ec* Ectoderm, *en* Entodem, *l. fl* Luftflasche, *por* Porus, *n k* Nesselkapseln, *leb.pap* Leberpapillen, *Bl* Blase, *P* Polyp, *F* Fangfaden.

Sehr wenige Befunde liegen über die Entwicklung der Cystophoren und Chondrophoren vor. HUXLEY beobachtete zuerst (59) Larven von *Physalia*, die aber bereits in Blase, Fangfaden und Polyp gesondert waren (siehe Fig. BB nach HAECKEL). Sie zeigen demnach eine grosse Aehnlichkeit mit den Larven von *Agalmopsis* und *Angela*, indessen dürfen wir daraus durchaus nicht auf eine Verwandtschaft dieser Formen schliessen, da höchst wahrscheinlich die Cystophorenlarven niemals mit einem primären Deckstück ausgestattet waren, wie wir es für die Physophorenlarven folgern mussten. Ausserdem liegen im Bau der Blase, des Fang-

fadens und Polypen so beträchtliche structurelle Unterschiede vor, und die Weiterentwicklung ist eine so abweichende, dass von einer engen Zugehörigkeit der Cystophorenlarven zu denen der Physophoren als zu denen der Calycomphoren nicht geredet werden kann. Ich muss es mir an dieser Stelle versagen, näher auf die post-larvale Entwicklung von *Physalia* einzugehen, da diese leichter verständlich wird, wenn erst die ganze, so eigenthümliche Gruppe

der Cystophoren zur Besprechung kam (siehe die folgende Mittheilung).

HAECKEL fügt (88) zum gleichen Befund über *Physalia* noch Angaben über die Entwicklung der *Epibulia* (bei HAECKEL *Cystalia monogastrica*), die in Hinsicht auf die Larvenbildung mit dem über *Physalia* Beobachteten übereinstimmen. Fig. CC u. DD zeigen uns

Fig. CC.

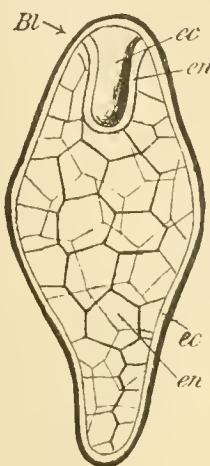


Fig. DD.

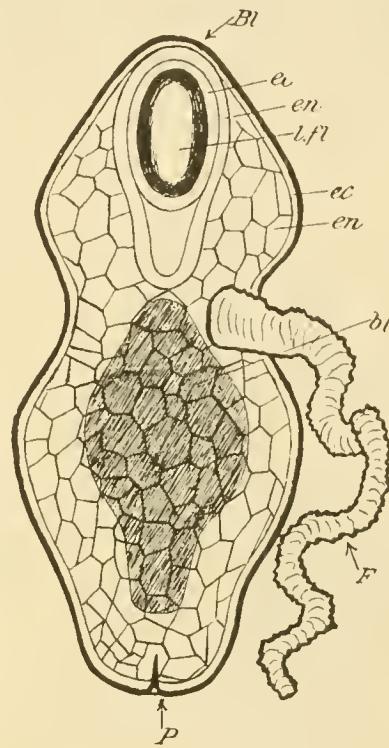


Fig. CC u. DD. *Epibulia erythrophysa*, Larven (nach HAECKEL, 88).
ec Ectoderm, en Entoderm, bl Blasto-coel, l.fl Luftflasche, Bl Blase, F Fang-faden, P Polyp.

Jugendformen, die ebenfalls denen von *Agalmopsis* in der Anwesenheit von Blase, Fangfaden und Polyp und in deren Anordnung gleichen; ihrer Weiterentwicklung kann auch erst in Mittheilung III gedacht werden.

Etwas ausführlicher muss ich der Entwicklung der Chondrophoren gedenken, obgleich auch hier noch nicht alle Punkte sicher gestellt sind. Da man noch nie geschlechtsreife Chrysomitren (die medusen-gleichen Gonophoren von *Velella* und *Porpita*) gefunden hat, so fehlen auch hier Angaben über jüngste Larvenstadien, und es muss als ein Glückssfall angesehen werden, dass BEDOT (94) eine Larve von *Velella spirans* fand, die im Alter den eben beschriebenen von *Physalia* und *Epibulia* zu entsprechen scheint. Die Larve bestand (Fig. EE) aus einer einkammrigen Blase und aus dem ersten Fangfaden und Polypen und zeigte ausserdem bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. BEDOT verfällt, wie mich eigne Befunde an einer nur wenig ältern *Rataria*

(Fig. FF) lehrten, bei der Deutung in einige Irrthümer. Er fand am oberen Pol der hier seitlich etwas zusammengedrückten, „sehr gut [?] conservirten“ Larve die Ausmündung eines, durch ein dickes Entoderm-polster hindurch undeutlich zur Lufthöhle ziehenden Canals, wodurch in ihm der Gedanke erweckt wird, es habe sich die Larve von einem Mutterthier abgelöst. Neben dem Luftsack liegt reichlich eine homogene Masse mit einzelnen, isolirten Zellen, die er als Anlage der chitinigen Wandung und als vom Entoderm stammend erklärt. Seine Schlussfolgerung lautet: „Quoiqu'il en soit, que nous venons de décrire

Fig. EE.

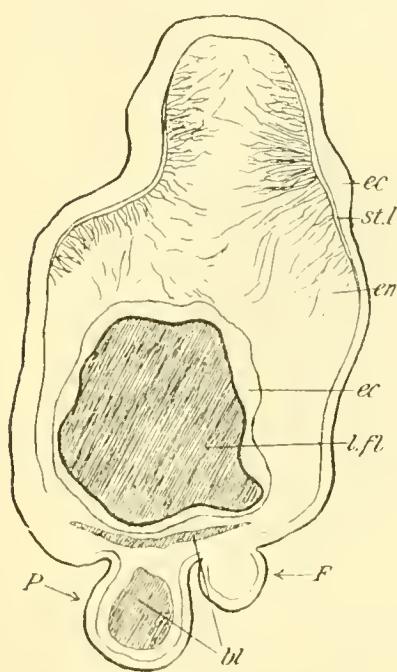


Fig. FF.

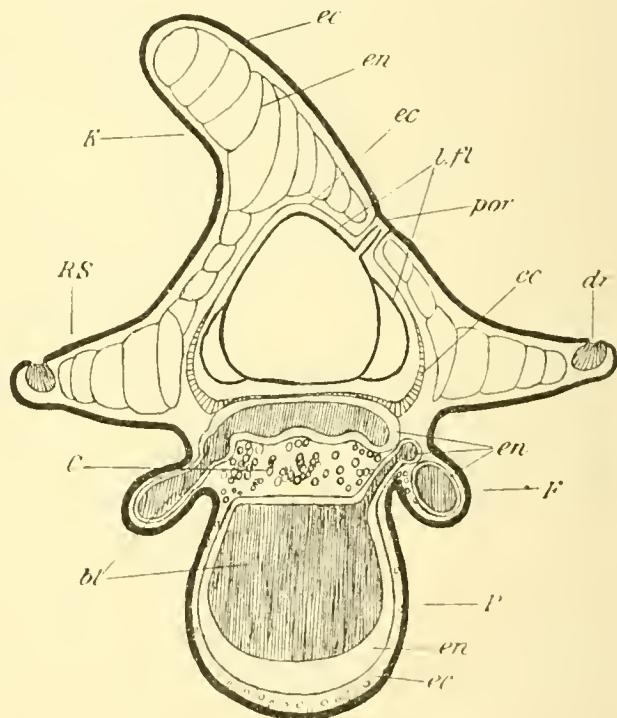


Fig. EE. *Velella spirans*, Larve (nach BEDOT, 94). ec Ectoderm, en Entoderm, st.l Stützlamelle, l.fl Luftflasche, F Fangfaden, P Polyp.

Fig. FF. *Velella spirans*, Jugendstadium (junge Rataria). ec Ectoderm, en Entoderm, l.fl Luftflasche, bl Blastocöl, por Porus, dr Drüse, K Kamm, RS Randsaum, C Centralkörper, F Fangfaden, P Polyp.

ne présente, dans son organisation, aucun caractère qui vienne appuyer l'hypothèse généralement acceptée de la formation du pneumatophore par invagination de l'ectoderme.“

Dagegen kann ich die Bildung der Luftkammerwand vom Ectoderm auf das bestimmteste vertreten, da bei meinem Material (Fig. FF) die dünne, deutliche Zellschicht im Umkreis der Lufthöhle seitwärts unterhalb des bereits angelegten Kamms, dieses charakteristischen *Velella*-Organs, ausmündet und in das äußere Ectoderm sich fortsetzt.

Die Bildung der chitinigen Kammerwandung geht auf der Innenfläche dieser Zellenlage, die Anlage der secundären Kammern am verdickten basalen Theile vor sich; die von BEDOT beobachtete homogene, zellenhaltige Masse hat mit der Kammerbildung ebenso wenig zu thun, wie die obere Entodermanhäufung einen Stiel vorstellt; vielmehr ist erstere das Entoderm des seitwärts rings sich entwickelnden Randsaums und letztere, welche an meiner Ratarie eines Canals entbehrt und kammrig (an ältern Formen in Quersträngen) ausgebildet ist, gehört dem späteren Kamm an. Sollte in der That an den jüngsten Larven ein Canal die Kammanlage durchziehen, so könnte er nur als Theil des entodermalen Hohlraums aufgefasst werden und würde dem Canal des kappenförmigen Deckstücks entsprechen. Aber auch falls er fehlt, wie ich annehmen möchte, haben wir höchst wahrscheinlich in der starken Wucherung des Larvenkörpers einer *Rataria* oben neben der Blase ein Homologon genannten Deckstücks zu sehen, das also bei *Veella* sich dauernd, zum Segel umgestaltet, erhalten würde. In entsprechender Weise ist vielleicht auch der entodermhaltige Randsaum, den HAECKEL (88) ganz unberechtigt, seiner Medusomtheorie zu Lieb, dem Velum der Hydromedusen gleichstellt, als eine Anzahl verschmolzner, geeignet umgestalteter Deckstücke zu betrachten.

Den Gründen, welche uns das Studium des ausgebildeten Thieres für diese Annahme bietet (siehe Mittheilung III), ist folgender, allerdings nur als Hypothese vorzutragender Vergleich hinzuzufügen. Gemäss Fig. FF existirt der innigste Zusammenhang des Entoderms von Kamm und Randsaum, dagegen findet sich eine Lücke (oder nur spurenhafte Verbindungen) zwischen dem genannten Entoderm und dem des Polypen und Fangfaden. Es scheint, als wenn durch die Einstülpung des entodermalen Blasenkerns der innere Larvenraum in zwei scharf von einander geschiedene Theile zerlegt worden wäre, die nebenbei auch in ihrer structurellen Beschaffenheit sich durchaus von einander unterscheiden. Im Princip das Gleiche finden wir, meiner Ansicht nach, aber bei den typischen Physophorenlarven (Fig. H u. U; Fig. 2 u. 3). Deutlich sondert sich vom hintern Larvenkörper — allerdings auch von der Blase — ein Ansatzstück für sämmtliche larvale Deckstücke, durch dessen Vermittlung allein ihre Entoderräume mit dem des übrigen Larvenkörpers communiciren; dieses Ansatzstück geht sammt den Deckstücken bei der Ausbildung zum reifen Thier allen damit ausgestatteten Physophoren, ausser *Athorybia*, verloren. Nehmen wir nun an, dass sich der dauernden Erhaltung des ganzen einheitlichen Deckstückcomplexes eine noch innigere Vereinigung

der einzelnen Deckstücke unter einander und mit der Blase verbindet, so können wir uns ohne sonderliche Mühe eine Siphonophore von der Gestalt der *Velella* — so weit es den vordern Larvenkörper anlangt — entstanden denken.

So wenig gesichert die hier vorgetragene Homologie erscheint, so vermag sie doch unser Verständniss für die Verwandtschaftsbeziehungen der Siphonophorengruppen einigermaassen zu fördern. Von keinem andern Gesichtspunkt aus vermochte ich sonst die so aberrante und unstreitig am höchsten differenzirte Gruppe der Chondrophoren den andern Siphonophoren zu nähern. Zwar zeigen sich einige Aehnlichkeiten in der Organisation zu *Angela*, aber auch noch viel bedeutendere Differenzen; doch auch falls spätere Untersuchungen die Beziehung zu den typischen Physophorenlarven bestätigen sollten, ist noch nicht nothwendiger Weise ein direchter Vergleich mit der oder jener andern Physophorenform als möglich vorauszusetzen. Denn, wie wir sehen werden, weichen *Velella* und *Porpita* himmelweit von allen bis jetzt bekannten Physophoren ab. Immerhin erscheint, wie hier nur kurz angedeutet werden soll, eine den Physophoren eigene Entwicklungsrichtung in den Chondrophoren aufs höchste gesteigert, ja vielleicht abgeschlossen; die Tendenz nämlich, unter Unterdrückung des Stammes sämmtliche Anhänge auf das innigste unter einander in Verbindung zu setzen. Ferner dürfte auch das Verständniss der so sonderbaren *Athorybia* durch den vorgetragenen Vergleich gefördert werden, da nach ihm die Chondrophoren gleichfalls als geschlechtsreif gewordene Physophorenlarven, die aber in selbständiger Weise sich weiter differenzirten, aufzufassen wären. (Siehe Näheres in Mittheilung III.)

Ueberblicken wir nun zum Schluss die vorstehend geschilderten Befunde an den Larven der Siphonophoren, so ergiebt sich Folgendes. Entsprechend den vier Unterordnungen, über deren gegenseitiges verwandtschaftliches Verhältniss die nächste Mittheilung ausführlich Auskunft geben soll, treten vier Larvenformen auf, die jedoch im Wesentlichen übereinzustimmen scheinen. Vor allem ist hervorzuheben, dass ein Polypenstadium in der Entwicklung der Siphonophoren durchaus fehlt. In keinem Alter repräsentirt sich die Siphonophore als einfacher Polyp, wie es bislang für die phylogenetische Ableitung derselben von Hydroidpolypenstücken unumgängliche Voraussetzung schien. Ebenso ausgeschlossen ist aber auch der Vergleich irgend einer der Larven mit einzelnen Medusen. In allen beobachteten Fällen constatirten wir eine Zerlegung des dotterreichen Plasmakörpers in

mehrere, den Hydroidindividuen gleichwerthige Stücke, von denen mindestens immer 3, zumeist 4 nachweisbar sind. Niemals fehlt eine vordere Glocke (oder Blase), ein hinterer Polyp und ein seitlich, an der Grenze beider Anhänge sich entwickelnder Fangfaden. Am ehesten differenzirt sich von diesen drei Anhängen stets die Glocke (oder Blase); der Fangfaden kann gleichzeitig deutlich werden, sein Auftreten kann sich aber auch verzögern; der Polyp gewinnt gelegentlich erst spät seine charakteristische Structur, da zu ihm, als dem eigentlichen Nährorgan der Larve der allmählich verschwindende Dotter am längsten enge Beziehungen bewahrt. Zu den genannten drei Anhängen gesellt sich in der Mehrzahl der Fälle ein vierter in sehr verschiedner Ausbildung, in dem wir ein Homologon der Deckstücke des fertigen Thieres erkennen müssen. Er kann — so bei einigen Physophorenlarven — noch vor der Anlage der Blase deutlich werden.

Wenn die Deutung des Vellelenkammes als modifiziertes primäres Deckstück richtig ist, so fehlt ein Deckstück nur einigen Physophoren- und allen Cystophorenlarven¹⁾. Wie in Mittheilung III ausführlich dargelegt werden wird, ist es durchaus unwahrscheinlich, dass die Cystophoren jemals mit Deckstücken ausgestattet waren; doch legen die Betrachtungen an gleicher Stelle eine directe Ableitung der Cystophoren von den Diphyiden, wenn auch nicht gerade von bis jetzt bekannten Formen, nahe, und wir haben eventuell eine Abzweigung der Cystophoren von ähnlichen Formen, wie mit denen die Physophoren in Verbindung zu bringen sind, anzunehmen. Aus der Calyco-phorenlarve würde also in einem Fall durch Modification der Deckglocke in Blase und kappenförmiges Deckstück die Physophorenlarve und im andern Fall durch Modification des Glockenteils in eine Blase, dagegen unter Rückbildung des Decktheils die Cystophorenlarve entstanden sein. Jedenfalls erscheint das Eine gesichert, dass von der Calyco-phorenlarve sämtliche andern Larvenformen abzuleiten sind; und wenn wir auch nicht in ihr die Urlarvenform, ebenso wenig wie in *Sphaeronectes* die Ursiphonophore zu erblicken haben, so dürfen wir uns doch ein Schema der Siphonophorenlarve construiren, das aus vier verschiedenen Theilen, nämlich aus Glocke, Deckstück, Fangfaden und Polyp zusammengesetzt ist.

Welche Schlussfolgerungen aus diesem Befund zu ziehen sind, darauf kann erst in Theil II näher eingegangen werden.

1) Der Kamm der *Physalia* ist in ganz anderer Weise als der *Velella*-Kamm zu deuten.

C. Anordnung der Anhänge am Stamm der entwickelten Siphonophore.

Im letzten Abschnitt wurde die Abhängigkeit des Stammes in seiner Entstehung von der Entwicklung neuer Anhänge am Larvenkörper hervorgehoben und er als ein Product sämmtlicher Anhänge gedeutet. Betrachten wir das reife Thier jedoch, so erscheinen umgekehrt die Anhänge als Abkömmlinge des Stammes, besonders in der Knospenregion, wo jeder Zeit die Entwicklung neuer Gruppen zu beobachten ist. Man redet deshalb auch von einer Knospungslinie des Stammes. Bei sämmtlichen Siphonophoren, ausgenommen die Chondrophoren, deren secundäres Verhalten in der nächsten Mittheilung besprochen werden wird, sind alle Anhangsgruppen oder einzelnen Anhänge in einer Reihe angeordnet; der Stamm erscheint als die Basis, auf der in regelmässiger Weise sich der complicirte Organismus aufbaut. Es erübrigt nun, zu untersuchen, wie die Anhänge an dieser Knospungslinie sich anordnen und ferner, ob die Knospungslinie die dorsale oder die ventrale Seite des Stammes einnimmt. Einige andere Fragen werden sich von selbst an die gestellten, fundamentalen anschliessen.

1) Dorsal und ventral am Stamm.

Zur Bestimmung des Dorsal und Ventral ist ohne Zweifel nur das ausgewachsene Thier heran zu ziehen, da an der Larve die Abhängigkeit vom Dotter und andere cärogenetische Complicationen die Stellung des Körpers beeinflussen, wie es der Vergleich der Calyco-phorenlarve mit der der Physophoren deutlich machte. Aber auch unter den ausgewachsenen Thieren erscheinen nicht alle zur Beantwortung unserer Frage geeignet. Dies wird sofort bei näherem Eingehen auf die Literatur verständlich werden. CHUN sagt (92) hinsichtlich des Dorsal und Ventral auf p. 124 in der Anmerkung: „Die Medianlinie des Stammes, an welcher die einzelnen Anhänge knospen, wird nach dem einstimmigen Vorgehen aller früheren Beobachter als die Ventrallinie betrachtet.“ Suchen wir nun in der Literatur zurück, wo zuerst ausführlicher dieses Vorgehen begründet ist, so finden wir bei CLAUS (63) p. 540 folgende Erklärung: „. . . Dasselbe gilt auch von den Individuengruppen des Stammes unterhalb der Schwimmsäule, welche bei *Apolemia* auf kurzen Aussackungen entspringen, von denen man sich an dem entblätterten Stamm überzeugt, dass sie in eine longitudinale Linie hineinfallen. Bei der Spiraldrehung bleibt

dieselbe auf der convexen Seite, welche wir deshalb als die vordere oder ventrale bezeichnen können.“ — Das ist alles, was zur Begründung vorgetragen wird.

Noch kürzer fasst sich HAECKEL 1869. Er sagt auf p. 14: „Es erscheint nun aus mehreren Gründen am naturgemässtesten, ebenso bei dem entwickelten Siphonophorenstamm, wie bei dem primären Polypiten, aus welchem derselbe hervorgeht, diejenige Seite desselben als die ventrale oder Bauchseite zu bezeichnen, an welcher die Knospen des späteren secundären Polypiten, die Knospen der Schwimmglocken etc. hervorsprossen.“ Welche Gründe HAECKEL bestimmten, darüber erhalten wir keine Auskunft; auch erwähnt er mit keinem Wort die Angabe von CLAUS. Gegen letztere ist nun Verschiedenes einzuwenden.

Zunächst muss es als unzulässig bezeichnet werden, einen Erscheinungszustand, der nur vorübergehend ist und, auf Reizung hin, durch gewaltsame Action der Stammmusculatur zu Stande kommt, zur Bestimmung der Lagebeziehungen auszuwählen. Denn die Spiraldrehung ist dem Siphonophorenstamm nicht in jedem Zustand des Thieres eigenthümlich. Zwar giebt es einige Arten, welche Ausnahmen machen, so z. B. die *Forskalea*-Arten, *Physophora*, *Angela* und *Physalia*; aber alle diese gehören zu den am complicirtesten gebauten Siphonophoren, und gegen ihre Auswahl wäre das zweite Bedenken zu äussern, dass wir bei Abgabe eines für sämmtliche Siphonophoren gültigen Entscheides vor allem die einfachern Formen, welche primäre Verhältnisse zeigen, heran zu ziehen haben. *Apolemia*, die CLAUS bei seinen Erörterungen benutzte, ist zweifellos die einfachste Physophore, und sie könnte in der That auch zur Lösung der Frage nach dem Dorsal und Ventral dienen, wie im weiteren gezeigt werden wird; aber einfacher und sicherer ist es, noch ursprünglichere Formen auszuwählen, und als solche, als die Vorläufer der Physophoren sowie auch der Cystophoren und Chondrophoren, sind die Calycophoren herauszugreifen. Es genügt der Hinweis auf die unter A und B nachgewiesene Ableitung der Physophorenblase vom Glockentheil der larvalen Calycophorendeckglocke, um die primäre Stellung der Calycophoren als gesichert zu betrachten.

Ruhig im Wasser schwebende Calycophoren (mit Ausnahme von *Hippopodius*) zeigen einen vollständig gestreckten oder höchstens in seinem Anfangstheil kaum merklich gewundenen Stamm. Dabei ist noch ein weiteres Moment zu beachten. Wenn die Calycophore, etwa eine *Praya* oder *Diphyes*, ruhig schwimmend, jagt — und in diesem Verhalten trifft man sie fast stets im Meer an — so stellt sich ihre

Längsaxe horizontal ein. Das Gleiche gilt auch für fast alle Physophoren und muss überhaupt als das für sämmtliche mit Schwimmblöcken ausgestatteten Siphonophoren normale Verhalten bezeichnet werden, denn die Schwimmblase mit ihrem Gasinhalt oder der Oeltropfen in der Diphyidenglocke, welche ein senkrechttes Aufsteigen im Wasser bewirken, können zur Locomotion nur beitragen, wenn die viel stärker wirkenden Schwimmblöcke ruhen. Je grösser der Stamm, desto geringer natürlich die Wirkung von Blase und Saftbehälter; daher sehen wir auch ruhende Individuen von *Praya*, *Diphyes quadrivalvis*, *Apolemia*, *Agalma*, *Forskalea* u. a. wagrecht im Wasser schweben, höchstens im Anfangsteil senkrecht aufgerichtet, während die kleinen Diphysen und Abylen sowie junge Physophoren von der Gasblase oder dem Oeltropfen lohrecht herabhängen. Da also die grösste Zahl der Siphonophoren und zwar gerade die für eine Beurtheilung der Siphonophorenorganisation maassgebenden — denn die Cystophoren und Chondrophoren stellen secundär stark umgebildete Formen dar — während des ihnen normalen Zustandes ruhiger Jagd, in dem jeder Anhang in Thätigkeit tritt, eine horizontale Haltung zeigen; so sind wir zunächst im Stande, uns sicher darüber zu entscheiden, was vorn und hinten am Siphonophorenstamm zu nennen ist. Als vorderster Theil gilt bei den Calycophoren die erste oder die einzige Deckglocke, bei den Physophoren etc. die Schwimmblase; als hinterster Theil der letzte Polyp am entgegengesetzten Stammende. Vorn kann gelegentlich zu oben und hinten zu unten werden; wir werden uns aber hüten, vorn und hinten auch mit ventral und dorsal zusammenzuwerfen, wie CLAUS es that, und ebenso wird man gut thun, des eben geschilderten Wechsels in der Haltung (*Diphyes*, *Abyla*) wegen, dorsal und ventral nicht als oben und unten zu bezeichnen. Wenigstens in dieser Arbeit und in den folgenden Mittheilungen soll nach diesen Gesichtspunkten vorgegangen werden.

Da die Spiralwindung des Stammes als ein sehr vielen Siphonophoren, und zwar gerade den ursprünglichsten, nicht in jedem Zustand eigenthümliches Phänomen zu betrachten ist, da wir vielmehr den Calycophorenstamm in der Ruhe oder bei ruhigem Schwimmen gestreckt finden, so können aus solch vorübergehendem Zustand nicht die Lagebeziehungen der Anhänge am Stamm abgeleitet werden. Aber selbst die meisten Calycophoren sind trotz aller Einfachheit im Bau nicht ohne weiteres zur Bestimmung des Dorsal und Ventral am Stamm zu benutzen, da durch das Auftreten von zwei oder einer grössern Zahl von Deckglocken und Glocken am Vorderende des Stammes die

Haltung desselben sehr wesentlich beeinflusst wird (siehe später). Ganz ursprüngliche Verhältnisse treffen wir nur bei der einglockigen *Sphaeronectes*, von der es auch wahrscheinlich ist, dass die einzige vorhandene Deckglocke überhaupt die einzige ist, die gebildet wurde, also direct die larvale. Betrachten wir nun eine ruhende *Sphaeronectes*, die so orientirt ist, dass der Saftbehälter der Deckglocke nach vorn, der Schwimmsack nach unten und ein wenig schräg nach hinten sieht — eine Haltung, die auch bei ruhigem Schwimmen gewahrt wird —, dass ferner der gestreckte Stamm unter leicht bogiger Krümmung nach hinten aus der Schutzhöhle heraushängt (s. Fig. 6, auch Fig. 9); so zeigt sich der Stamm von seinem Anfang an, von der Vereinigungsstelle von Saftbehälter und Glockengefäß aus, auf der dorsalen Seite mit Knospen, die allmählich nach hinten hin zu fertigen Anhängen heranwachsen, bedeckt, während die ventrale Seite der Anhänge vollständig entbehrt. Wir entnehmen diesem Befund, der uns ein unzweifelhaft ursprüngliches Verhalten kennen lehrt, dass nicht, wie bis jetzt angenommen wurde, die Knospungslinie des Stammes ventral, sondern vielmehr dorsal gelegen ist.

CHUN, welcher, wie wir bereits sahen, die Knospungslinie als ventral am Stamm gelegen bezeichnet, sagt 92 p. 93 bei Schilderung der einglockigen *Muggiae picta* (bei ihm *Doramasia picta*) — die in der Anordnung ihrer Theile im wesentlichen der oben geschilderten *Sphaeronectes* entspricht — folgendes: „Die Subumbrellargefässse (die Gefässse des Schwimmsacks der Deckglocke) nehmen ihre Entstehung aus einem Stielcanal, der seinerseits von der Dorsalfläche der Stammwurzel kurz unterhalb der Einmündung des Oelbehälters entspringt.“ — Wir sahen im Gegensatz hierzu den Stielcanal ventral zu Stamm und Saftbehälter gelagert. — „Auf diesen dorsalen Ursprung des Stielcanals, , lege ich um so mehr Werth, als ich nicht nur die allgemeine Gültigkeit dieses Verhaltens bei den Calycophoriden nachweisen, sondern auch das Knospungsgesetz für die Schwimmglocken der Polyphyiden und Physophoriden auf die dorsale Anlage der ersten definitiven Glocke zurück führen werde.“ — Noch in dieser Arbeit werde auch ich mich bemühen, die so überaus schwierigen Knospungsverhältnisse der Calycophoren im Speciellen, wie anschliessend die der Physophoren ganz im Allgemeinen festzustellen, indem ich dabei jedoch ganz andere Wege einschlage, als CHUN sie andeutet. Bevor darauf jedoch eingegangen und auch Näheres über dorsal und ventral bei den noch nicht besprochenen Calycophoren beigebracht werden kann, ist es nöthig, die Reihenfolge der einzelnen Anhänge

am Stamm zu bestimmen, da wir dabei ganz eigenthümliche Wanderungen einiger Anhänge während ihrer Entwicklung und zugleich auch die wahrscheinliche Ursache für das so bemerkenswerthe Phänomen der Spiraldrehung kennen lernen werden.

2) Reihenfolge und Vertheilung der Anhänge am Calycophorenstamm.

Die einfachst gebauten Calycophoren zeigen deutlich sämmtliche, hinter den grossen vordern Locomotions- und Schutzapparaten gelegenen Anhänge in eng geschlossenen Gruppen am Stamm angeordnet, die durch anhangsfreie Stammstrecken getrennt werden. Auf die muthmaassliche Ursache dieser auffallenden Anordnungsweise kann erst in Theil II näher eingegangen werden; wir wollen hier nur betrachten, wie sich die einzelnen Gruppen entwickeln und welche Lagerung die Theile nach Abschluss der Entwicklung einnehmen. In Hinsicht auf die Theile selbst, welche eine Gruppe aufbauen, sei auf Capitel A und B hingewiesen und nur kurz bemerkt, dass jede Gruppe aus sämmtlichen vier Arten von Anhängen, die für die Siphonophoren charakteristisch sind und die wir auch an der Larve fanden, besteht.

CHUN als der Einzige, welcher sich eingehend mit der Anordnung der Anhänge am Calycophorenstamm beschäftigte, sagt 91 von *Praya dubia* (bei ihm *Stephanophyes superba*) auf p. 568: „Die einzelnen Constituenten einer Gruppe nehmen aus 4 neben einander liegenden Knospen ihre Entstehung.“ Im folgenden Jahre, in der Monographie der Monophyiden, heisst es dagegen auf p. 70: „Eine jede Gruppe, mag sie aus 4 oder 5 Constituenten zusammengesetzt sein, nimmt am Anfangstheil des Stammes aus einer einzigen Knospe ihre Entstehung.“ Ich muss beide Angaben anfechten, denn nach meinen Befunden an *Sphaeronectes*, *Praya*, *Diphyes* und *Abyla* entsteht jede Stammgruppe aus zwei deutlich gesonderten, zeitlich nach einander sich entwickelnden Knospen. Dieses Ergebniss ist um so wichtiger, als es geeignet scheint, die unter B mitgetheilten Befunde an der Larve zu bekräftigen (siehe Theil II). — Wir gewahren am Anfangstheil des *Sphaeronectes*-Stammes folgendes Bild (siehe Fig. 6).

Während ventral und seitwärts der Stamm völlig glatt cylindrisch erscheint, trägt er dorsal buckelförmige Knospen, die nach hinten zu an Höhe zunehmen. Jede Knospe wird zu einem Schlauch, der sich proximal stielartig verdünnt; wo Stiel und Schlauch zusammenstossen, entwickelt sich ein nach vorn gerichteter Seitenspross. Letzterer liefert den Fangfaden, der dicke Schlauchtheil den Polypen. Beide

entwickeln sich unter stetem Wachsthum immer in den gleichen Lagebeziehungen zu einander weiter. Am Stamm entsteht unter dessen an der Anheftungsstelle des Stieles, links seitlich und etwas nach vorn zu gewendet eine neue buckelförmige Knospe, die gemeinsame Anlage von Gonophor und Deckstück. Wie diese beiden Stücke sich bei fortschreitendem Wachsthum verhalten, konnte ich bei *Sphaeronectes* aus Mangel an Material nicht beobachten; nur an einer letzten Stammgruppe (Fig. 10) war zu constatiren, dass sie noch immer innige räumliche Beziehungen zu einander unterhalten und von Polyp und Fangfaden beträchtlich weit abstehen. Der Gonophor liegt links dem Stamm an, das Deckstück ist nach rechts hinüber gebogen.

Von CHUN (92) erfahren wir über die Entwicklung von Gonophor und Deckstück aus der gemeinschaftlichen Urknospe, dass letztere sich in einen vordern und hintern Abschnitt halbirt, von denen der vordere zum Deckstück, der hintere zum Gonophor wird. Diese Angabe muss ich aufs entschiedenste anfechten. Zwar *Sphaeronectes* konnte ich zum Entscheid nicht heranziehen, da mir leider die betreffenden Entwicklungsstadien nicht zu Gesicht kamen; aber sowohl bei *Praya* wie bei *Abyla*, *Diphyes* und der aufs nächste verwandten *Muggiaeae* (die CHUN bei den Monophyiden aufführt und für die sein Knospungsgesetz Geltung hat) zeigten alle die zahlreichen von mir untersuchten Individuen eine vordere Entstehung der Glocke, eine hintere des Deckstücks. Betreffs CHUN's Darstellung für *Sphaeronectes* (seine *Monophyes brevitruncata*) auf fig. 1, tab. 9, kann meiner Ansicht nach nur die Erklärung Geltung haben, dass es sich hier um einen abnormalen Fall handelt. Dafür scheint mir auch die hintere Lage des Fangfadens an Gruppe 3, die im Widerspruch zu CHUN's Textfigur 4 auf p. 70 steht, zu sprechen.

Betrachten wir zunächst *Praya cymbiformis*. Auch hier tritt die schlauchförmige Knospe für Polyp und Fangfaden zuerst auf, und wir sehen beide Theile bereits gesondert, wenn die kuglige Knospe für Gonophor und Deckstück am Stamm und zwar, wie bei *Sphaeronectes*, unmittelbar an der Basis des kurzen Stieles, der beide andere Theile trägt, auftritt. Sie zerfällt rasch in eine vordere und hintere Hälfte, welche erst in breiter innerer Communication stehen, dann, wie Fig. 11 zeigt, deutlich sich von einander abheben. Die vordere, langsam wachsende Glocke verharrt dauernd in ihrer Stellung, die durch die Nachbarschaft zu Fangfaden und Polyp gekennzeichnet ist; dagegen beginnt das hintere, ausserordentlich rasch sich vergrössernde Deckstück bald eine eigenthümliche Wanderung auszuführen. Es ent-

wickelt sich zu einem schmalen, nierenförmigen Gallertkörper (Fig. 12), der quer dem Stamm aufsitzt und den rechten Lappen gegen den linken etwas gehoben zeigt. An der Basis des erstern verläuft ein einziges der unter A bereits erwähnten Nebengefässer des krausenartig verbreiterten Stieles; am linken Lappen dagegen sehen wir zwei, von denen das hintere, kürzere, aus welchem das bereits distal ausmündende eigentliche Deckstückgefäß entspringt, einem kleinen Nebenlappen entspricht. Unter beständiger Grössenzunahme (Fig. 13) wandert nun das Deckstück, mit dem rechten Lappen voran (Fig. 14), hinter Gonophor und Polyp vorbei nach rechts, bis es schliesslich mit seiner stark gedehnten Ansatzstelle den ursprünglich freien Raum ventral am Stamm fast vollständig umgreift und mit seinem rechten Lappen, der an der Basis sich kahnartig vertiefte, den Gonophor von links her übergreift. Die beiden linken Lappen gelangten dabei auf die rechte Seite des Polypen und Fangfadens und nehmen beide Anhänge jetzt schützend zwischen sich. Der Gonophor wird Anfangs durch die Wanderung des Deckstücks um ein Geringes nach rechts mit gezogen und liegt zunächst dem Polypen von vorn dicht an; später, wenn sein Gallertschirm sich mehr und mehr ausbildet, hebt er sich wieder deutlicher vom Polypen ab, bewahrt aber die gleiche, etwas nach rechts und vorn zu geneigte Stellung.

CHUN's Schilderung (91) von der Entwicklung der Deckstücke bei *Praya dubia* (bei ihm *Stephanophyes superba*) ist zu wenig vollständig, um einen Vergleich mit dem oben Gesagten, das auch für *Pr. plicata* (*Pr. diphyes* VOGT) Geltung hat, zu gestatten. Wir können nur entnehmen, dass auch eine Verlagerung sich vollzieht, indessen scheint es mir nach der engen Beziehung der *Pr. dubia* zu *Pr. cymbiformis* fraglich, ob sie so einfach verläuft, wie CHUN es annimmt.

Einen vollständig andern Verlauf als bei *Praya* nimmt die Entwicklung des Deckstücks bei den Diphyiden. Die erste Anlage der Gruppen ist allerdings bei beiden Familien die gleiche, denn hier wie dort entstehen zunächst schlauchförmige Knospen, die sich in Polyp und Fangfaden (Fig. 15, 16, 17) sondern. Doch liegt als Unterschied bereits der Mangel eines Stieles für diese beiden Theile, sowohl bei *Abyla pentagona* wie bei *Diphyes appendiculata*, vor; nur *Diphyes quadrivalvis* lässt einen kurzen Stiel erkennen. Die Doppelknospe für Gonophor und Deckstück (Fig. 15, 18, 20, 21, 22) entsteht wie bei *Praya*, und wie dort entwickelt sich der erstere Theil ziemlich langsam, während das Deckstück, wenigstens bei beiden *Diphyes*-Arten (Fig. 19), sich sehr rasch vergrössert. Wesentlich charakteristisch

für die Diphyiden ist eine entgegengesetzte Wanderungsrichtung der Deckstücke als bei den Prayiden. Ich muss gestehen, dass ich zunächst bei *Abyla*, welche in Hinsicht auf das Wanderungsphänomen das Extrem bietet, eine Deckstückverlagerung überhaupt nur in engen Grenzen und in entgegengesetzter Richtung, als es wirklich der Fall ist, sich vollziehend glaubte. Denn man beobachtet das Deckstück bei fast allen jungen Gruppen (Fig. 23, 24) in seitlicher und schliesslich in dorsaler Lage am Stamm; doch fiel mir schon zeitig auf, dass es bald nicht mehr wie Anfangs die linke, sondern die rechte Stammseite einnimmt. Gute Präparate belehrten mich nun über eine Wanderung nach links von der Ursprungsstelle aus, die nicht eher endet, als bis das Deckstück von rechts sich wieder Polyp und Fangfaden nähert und nun sich wie ein Reiter mit den beiden Querflügeln seines kreuzförmigen Entodermcanals über diese hinweglegt. Dabei zieht sich das Ansatzstück stielartig fein aus und legt sich wie ein Halsband dem ventralen Theil des Stammes aufs dichteste an, so dass in Wirklichkeit das Deckstück trotz seiner Wanderung vorläufig den alten Ansatzpunkt hinter der Glocke behauptet. Indessen scheint diese alte Verbindung mit dem Stamm mit der Zeit zu schwinden, wenigstens konnte ich sie später nicht mehr nachweisen, und wahrscheinlich wird eine neue Verbindung unmittelbar an der späteren Anheftungsstelle eingegangen.

Keiner der Autoren, welche *Abyla* untersuchten, erwähnt diese eigenartige Verlagerung des Deckstücks. Nur hinsichtlich der letzten Entwicklung desselben und seines Verhaltens zum Stamm vor der Abstossung der ganzen Gruppe als frei schwimmende Eudoxie herrschen verschiedene Ansichten, auf die hier noch näher eingegangen werden muss. Zunächst gilt es die Formveränderungen des Deckstücks, die in Abhängigkeit zu den Wanderungsvorgängen stehen, eingehend zu untersuchen. Das Anfangs ovoid geformte Deckstück (Fig. 21) plattet sich bald ab unter seitlicher Verbreiterung und Zuspitzung am distalen Ende (Fig. 22), so dass es nun einer sehr kurzen, stumpfen Lanzenspitze oder dem Kopf einer Giftschlange, wenn man ihn von oben betrachtet, gleicht. Zu gleicher Zeit wendet es sein erst nach hinten gekehrtes distales Ende nach links (Fig. 23) und ist bereits vom Gonophor vollständig gesondert. Mehr und mehr rückt es nach links, dann auf die ventrale, schliesslich auf die rechte Stammseite (Fig. 24), wobei sich sein distales Ende immer voran bewegt; es verbreitert sich immer stärker, erscheint erst kleeblattförmig, dann fünfeckig im Flächenumriss, und zugleich bildet es eine Anzahl

scharfer Kanten und regelmässiger Flächen aus. Wir unterscheiden eine grosse, ziemlich glatte, dem Stamm zugekehrte Fläche — die ventrale —, die von einer scharfen, 5fach gebrochenen Seitenkante abgeschlossen wird; darauf baut sich symmetrisch die complicirte dorsale Partie auf, bestehend aus einer proximalen und vier lateralnen Flächen, die sich in verschieden steiler Neigung gegen eine kleine, fünfseitige dorsale Fläche hin verschmälern. Bedeutungsvoll für die Entwicklung des spätern Cubus (Fig. 27 u. 28) sind nur die proximale, die beiden nebenliegenden lateralnen und die dorsale Fläche; die zwei andern, bald unregelmässig geformten, werden zum distalen, gezackten Fortsatz des Deckstücks, welcher sich weit über Fangfaden und Polyp an der fertigen Eudoxie hinweglegt und vom distalen, langen Theil des Entodermgefäßes durchzogen wird. Dieses selbst erscheint auch von complicirter Gestalt. An jener Stelle, wo der lang gedehnte dünne Stiel sich mit der Ventralfäche des Deckstücks vereint — etwa am Ende des ersten Drittels ihrer Länge — theilt sich das Gefäss in drei Arme, deren distaler in den erwähnten distalen Fortsatz des Deckstücks eintritt, deren zwei seitliche, sehr plumpe unter der proximalen Kante der dorsalen Deckstücksfläche verlaufen. Bald kommt dazu noch ein sehr kurzer proximaler Arm, der bis fast an die ventrale Kante der proximalen Deckstücksfläche reicht; auf diese Weise gewinnt der entodermale Hohlraum täuschend das Aussehen eines Kreuzes. — Die weitern Formveränderungen treten ein, wenn sich das Deckstück, wie bereits angedeutet wurde, sattelartig über Polyp und Fangfaden hinweglegt. Die Ventralfäche steht nun senkrecht zur dorsalen Stammseite und liegt unmittelbar der vordern Fläche des Polypen sowie dem Fangfaden an; die proximale Kante überquert den Stammrücken, der distale Fortsatz ragt frei hinweg, die seitlichen Flächen greifen unter stetem Wachsthüm nach hinten über den Polyp über. Das Gleiche thun auch die seitlichen Schenkel des innern Hohlraums, indem sie sich hufeisenförmig nach hinten einkrümmen. — Die spätere cubische Gestalt des Deckstücks kommt nun auf folgende Weise zu Stande:

Die dorsale Fläche vergrössert sich gleichmässig nach allen Seiten hin und ebenso die beiden lateralnen Flächen. Da mit der Gallert-absonderung im Bereich der Kanten nicht die Absonderung in der Mitte der Flächen gleichen Schritt hält, so erscheinen letztere muldig vertieft (Fig. 25), wenn auch bereits von ziemlich gleich grossen Umrissen. Die proximalen Kanten der lateralnen Flächen werden zu beiden Seiten des Stammes übergeschoben, und hierdurch wird auch die

proximale Fläche des Deckstücks in eine tiefe Mulde umgebildet, die zugleich durch das allseitige Wachsthum der lateralen Flächen nach hinten zu verlängert wird. Der Stamm erscheint daher in eine tiefe Rinne eingeschlossen, deren Ränder schliesslich fast über ihm zusammenstossen. Diese Rinne — die vergrösserte proximale Fläche des Deckstücks — entspricht der spätern vordern Fläche des Cubus; ebenso sind bereits die dorsale und die beiden lateralen vorhanden; ganz aber fehlt noch die ventrale, denn diese ist nicht von der ursprünglich ventralen Deckstückfläche abzuleiten. Sie entsteht, indem Gallerte reichlich zwischen den beiden Hufeisenschenkeln des Entodermraums sich entwickelt und hier zunächst eine ventrale, distale Kante vordrängt, die sich über die bis jetzt frei gebliebene Glocke hinweglegt und diese sammt Polyp und Fangfaden in einen kegelförmigen, distalwärts offenen Raum einschliesst; allmählich häuft sich immer mehr Gallerte proximal von dieser neuen ventralen Kante an, so dass auch eine neue proximale ventrale Kante entsteht, die allerdings vorläufig durch den Stamm noch stark eingebuchtet ist, ebenso wie die proximale Kante der dorsalen Fläche. Indem nun beide proximale Kanten unter weiterer Gallerentwicklung sich strecken, wird der Stamm vom Deckstück vorn und hinten abgekrümmt, und da dieser Druck allmählich sich steigert, kommt es zu einer vollständigen Ablösung vom Stamm. Nun ist der Cubus, wenigstens den Kanten nach, fertiggestellt, aber auch die muldigen Ausbuchtungen der Flächen schwinden nach und nach, bis zuletzt die Flächen fast ganz die Höhe der Kanten gewinnen.

Auch diese Formveränderungen bei der Entwicklung des *Abyla*-Deckstücks, vor Allem die letzten, welche zur Ablösung der Eudoxie vom Stamm führen, sind bis jetzt noch nicht genau erkannt worden. GEGENBAUR gab (53) an, dass der Stamm sich zwischen Deckstück und die übrigen Gruppentheile einfüge; er behauptete dem zu Folge eine dem Polyp, Fangfaden und Gonophor entgegengesetzte Lagerung des Deckstücks am Stamm. Dagegen trat (54) bereits LEUCKART auf, indem er alle Theile einseitig vom Stamm liegend beobachtete; doch grenzte nach ihm — wenigstens geht das aus der fig. 10, tab. 11 hervor — das Deckstück nicht mit der proximalen, sondern mit der ventralen Fläche an den Stamm. Die jungen Eudoxien hängen nach genannter Figur unter schräger Neigung am Stamm, während sie in Wirklichkeit (ausgenommen die älteste) senkrecht zum Stamm gestellt sind. Ausserdem wird angegeben, dass die freien Kanten der sich um den Stamm vorschreibenden Flächen jenseits zur Ver-

schmelzung kommen sollen, so dass also ein Stück des Stammes in das Deckstück eingeschlossen würde. — CHUN erkannte (92) zwar diesen Irrthum LEUCKART's, er verfällt aber in den GEGENBAUR's zurück, indem er eine, den übrigen Theilen opponirte Stellung des Deckstücks am Stamm angiebt.

Weit einfacher gestaltet sich die Deckstückentwicklung und -Wanderung bei *Diphyes* (Fig. 19 u. 29). Die Anlage der Gruppe ist genau wie bei *Abyla*; die Knospe für Fangfaden und Polyp bleibt — wenigstens zunächst — stiellos, und Gonophor und Deckstück nehmen in bekannter Weise Ursprung aus einer gemeinschaftlichen Knospe an der Basis der beiden andern Theile. Sehr rasch wächst das Deckstück nach links und hinten, weniger auch nach vorn zu, in ein dünnes Gallertblatt aus, das immer weiter den Stamm umgreift, bis es Polyp und Fangfaden von rechts her erreicht. Von einer eigentlichen Wanderung ist kaum zu reden, denn die Anheftestelle neben dem Gonophor bleibt, und der erst ganz kurze Entodermcanal vergrössert sich nur nach links, der Ausbreitung des Gallertblattes folgend, bis er, einem Ring vergleichbar, die seitlichen und die ventrale Partie des Stammes umgiebt. Schliesslich ist der Stammumfang sowie Fangfaden, Polyp und Gonophor dütenartig fast ganz vom Deckblatt eingeschlossen. Nun, kurz vor der Ablösung, kommt es auch zur Entwicklung des am Eudoxiendeckstück (Fig. 30) bekannten, spindelförmigen Saftbehälters, indem am ringförmigen Entoderm-Canal, ungefähr in der Mitte seines Verlaufs, eine nach vorn gerichtete Ausstülpung entsteht, die sich nach und nach vergrössert und schliesslich breit dem ursprünglich allein vorhandenen Ring aufsitzt, der an der fertigen Eudoxie sich nur als niedriger, dunkler Sockel von der wabig-zelligen Spindel abhebt. Zugleich wächst auch der erst kleine, vordere Deckstückfortsatz zu der dicken Pfeilspitze aus, die für die Eudoxie von *Diphyes* so charakteristisch ist.

Wenig abweichend ist das Verhalten der dauernd am Stamm verharrenden Gruppen von *Diphyes quadrivalvis*. Der ringförmige Entodermcanal berührt sich fast an beiden Enden (Fig. 31), die ein wenig vom Stamm sich abwenden; er liegt dem Stamm nicht so unmittelbar an wie bei *Diphyes appendiculata*, wird vielmehr durch eine muskulöse Ansatzplatte getrennt, die sich auch zwischen den Stamm und die Ansatzpunkte vom Gonophor und von den kurzgestielten Polyp und Fangfaden einschiebt. Dem gemäss erscheint das Gallertblatt weiter als bei der erst beschriebenen Species, und wenn die Platte sich contrahirt, umschliesst es noch inniger als bei *D. appendiculata* Stamm

wie Anhänge. Ein Saftbehälter kommt nicht zur Ausbildung; auch vergrössert sich der vordere Gallertfortsatz nur wenig.

Bei *Hippopodius* unterbleibt die Entwicklung von Deckstücken ganz, wir treffen hier also secundär vereinfachte Verhältnisse, deren Ursache weiter unten ersichtlich werden wird. Eine Complication tritt dagegen durch die zeitige Anlage zahlreicher Gonophoren ein.

Ueber die Physophoren, Cystophoren und Chondrophoren wird ausführlich in der nächsten Mittheilung berichtet werden. Die Entwicklung der Gruppen verläuft selbst bei der einfachsten Physophore, *Apolemia*, complicirter als bei den Calycophoren, da sowohl Polypen und Fangfaden wie Deckstücke in grösserer Zahl sofort an den Gruppen sich anlegen, dagegen die Gonophoren — ebenfalls in grosser Zahl — erst sehr spät auftreten. — Durch Zerlegung der Gruppen in mehrere, räumlich von einander getrennte Untergruppen wird bei andern Physophoren das Maass der Complication noch gesteigert.

3) Weitere Bemerkungen über Dorsal und Ventral, über die Spiraldrehung, sowie über den zonigen Bau des Stammes.

Im letzten Abschnitt wurden die Befunde des vorletzten zu Grunde gelegt und die Stammseite, welche die Gruppenknospen treibt, als die dorsale bezeichnet. Aber nur bei wenigen andern Calycophoren beobachten wir, wie bei *Sphaeronectes*, die Anhänge in Wirklichkeit dorsal am gestreckten Stamm gelegen; vielmehr vollziehen sich bei allen zwei- und vielglockigen Formen Drehungen am Vorderende des Stammes, welche die Lageverhältnisse der Gruppen wesentlich beeinflussen. Ich muss an dieser Stelle kurz das Bild beschreiben, das eine jagende *Praya cymbiformis*, eine der einfachst gebauten und daher für uns besonders interessanten Siphonophoren gewährt. Die beiden ungleich grossen Deckglocken am Vorderende des Stammes liegen über einander und zwar die grössere stets zu unterst; wir sehen an ihnen vorn den Decktheil mit dem rudimentären Saftbehälter, hinten die Schwimmhöhle, deren regelmässig sich wiederholende Bewegungen zur Hauptsache die Locomotion bewirken. Wo die beiden Saftbehälter und beiden Glockengefässen zusammenstossen, beginnt der Stamm (Fig. 32, 33), an dem nur die ersten, jüngsten Stammgruppen eng gedrängt stehen, während die übrigen in Abständen von 1 cm und mehr auf einanderfolgen. Die allerersten Gruppen, die, wie oben geschildert, allein von der schlauchförmigen Anlage für Polyp und Fangfaden gebildet werden, entspringen seitwärts am Stamm; aber

noch innerhalb des Schutzraums des Deckglocken rücken sie auf die Bauchseite, wo sie bis ans Stammende zu verfolgen sind. Diese Verschiedenheit der Lage zu *Sphaeronectes* hat ihre Ursache in der Wanderung der Deckstücke, welche von der Knospungsstelle auf die anhangsfreie Seite des Stammes gelangen und diese durch ihr leichteres specifisches Gewicht sowie durch den Oeltropfen im Saftbehälter zur dorsalen machen. So wird der Stamm im ganzen Verlauf dorsal von den durchsichtigen, nierenförmigen Deckstückchen, wie von zarten, quer gestellten Glasdächern überdeckt; seine eigentlich dorsale Seite, welche die Polypen, Fangfäden und Gonophoren trägt, liegt aber ventral. — Noch ein anderes Moment wirkt mit, die Knospungslinie des Stammes ihrer, in Homologie zu *Sphaeronectes*, ursprünglich dorsalen Lage zu entfremden: die Anwesenheit einer zweiten Deckglocke am Vorderende des Stammes. Diese muss sich, um zu voller Geltung zu kommen und weder die erste zu behindern noch von dieser behindert zu werden, entgegengesetzt der ersten am Stamm einstellen, und dies geschieht, indem sie aus der ursprünglichen Nachbarschaft zur ersten durch eine Drehung des Stammes hinwegrückt. Hierbei müsste eigentlich die ursprünglich dorsale Stammseite sofort zur ventralen werden, indessen sondert sich das vorderste Stammstück, welches die Deckglocken trägt, unter Umbildung zu einer Art Platte einigermaassen vom Stamm der Nährzone ab, wobei die Knospen der letztern sowie die jüngste, vorhandene Knospe der einem stetigen Ersatz unterworfenen Deckglocken seitlich zu liegen kommen. Erst durch die Wanderung des Deckstücks wird die Umkehrung der Lageverhältnisse völlig zu Stande gebracht.

Bei den *Diphyes-* und *Abyla*-Arten (Fig. 34, 35 u. 36), welche keine gewaltige Nährzone gleich *Praya* besitzen, ist in der That das für *Praya* vorauszusetzende Verhalten durchgeführt, denn die jugendlichen Deckstücke vermögen keinen Einfluss auf die Haltung des Stammes auszuüben. Bei Entwicklung der grossen Schwimmglocke, welche wir als eine zweite Deckglocke, daran der Decktheil rückgebildet wurde (siehe Mittheilung III), auffassen müssen, gelangen die Anhangsgruppen auf die ventrale Stammseite, durch eine Torsion des Stammes auf der kurzen Strecke zwischen Deckglocke und Schwimmglocke.

Dass in der That die Ausbildung neuer grosser Locomotionsapparate am Vorderende des Stammes mit einer halben Drehung des Stammes Hand in Hand geht, beweisen uns jene Diphiden, bei welchen die Schwimmglocke unterdrückt wurde (*Muggiaeae* und *Ennea-*

gonum) und an denen die Anhangsgruppen die ursprünglich dorsale Lage bewahren. Fig. X ist in dieser Hinsicht sehr lehrreich. Wir sehen hinter der larvalen Deckglocke die bleibende, abweichend gestaltete, die echte *Diphyes*-Deckglocke auftreten und beobachten hier zwischen beiden die bei jedem Glockenersatz nothwendige Stamm-drehung. Jedoch die larvale Deckglocke wird abgestossen, die bleibende nimmt die Haltung der abgestossenen ein, und in Folge dessen, da auch keine Schwimmglocke auftritt, wird die ursprüngliche Lagerung der Anhangsgruppen wie bei *Sphaeronectes* gewahrt.

Fragen wir nun, welche Momente bestimmen denn eine dauernd gleichmässige Haltung der vordern Region des Calycophorenkörpers, so sind deren zwei anzuführen. Der Decktheil an den Deckglocken äussert durch die Wirkung seines Saftbehälters das Bestreben, sich dorsalwärts vom Glockentheil einzustellen; in der Ruhe wird also eine Calycophore mit grossem Saftbehälter in der Deckglocke sich senkrecht im Wasser einstellen. Dem wirkt entgegen bei der Locomotion die Thätigkeit des Glockentheiles. Denn um eine Fortbewegung in horizontaler Richtung zu ermöglichen, muss der Strom des aus dem Schwimmsack ausgestossenen Wassers möglichst gleichfalls horizontale Richtung haben, und in der That sehen wir die Schwimmsäcke von *Praya* sowie von sämmtlichen Diphyiden bei der Bewegung horizontal eingestellt. (Bei *Sphaeronectes* als schlechtem Schwimmer ist der Schwimmsack bei der Locomotion nur wenig schräg gegen das Loth geneigt.) Der Saftbehälter verliert dann bei *Praya* vollständig seinen Einfluss, und bei den Diphyiden, wo er nicht wie bei den Prayiden vor, sondern neben die Schwimmhöhle durch eine secundäre Verlagerung des Glockengefäßes zu liegen kommt, vermag er zwar eine dorsale Lage gegenüber dem Glockentheil zu behaupten, stellt seine Längsaxe aber auch horizontal ein. Daraus ergiebt sich für alle Calycophoren mit einer Deckglocke eine grosse Constanze in ihren Lagebeziehungen, und wir müssen noch untersuchen, wie sich die vielglockigen Formen, vor allem die Physophoren und die glockenlosen Cystophoren und Chondrophoren verhalten.

Wie wir bereits sahen, sind mit der Entwicklung von mehr als einer Deckglocke Drehungen vorn am Stamm verbunden, welche natürlich Einfluss auf die Lagebeziehungen der Anhangsgruppen haben. Am weitgehendsten zeigt sich dieser Einfluss bei dem Prayiden *Hippopodius*. Um jedoch dessen eigenartige Bauverhältnisse, die bis jetzt in einem wesentlichen Punkt durchaus verkannt worden sind, näher darzulegen, bedarf es einiger einleitenden Bemerkungen.

Wir sahen bei *Praya cymbiformis* und *plicata* den vordersten Stammabschnitt, welcher die beiden Deckglocken trägt, sich gegen den Stamm der Nährzone einigermaassen absetzen und sahen ferner die Knospe einer Ersatzdeckglocke unmittelbar vor den Gruppenknospen angelegt. In gleicher Weise schieben sich auch die Ersatzstücke der Diphyiden zwischen die bereits vorhandene Glocke und die jüngsten Knospen der Nährzone (Fig. 36, 37); wir haben also eine Knospungszone, die zum Theil Knospen — und zwar Deckglocken oder Glocken — nach vorn und zum Theil nach hinten zu — nämlich die Anhangsgruppen der Nährzone — liefert. Somit zerfällt bei allen Calycophoren, welche mehrere Glocken entwickeln, der Stamm in zwei Zonen, deren vordere, kürzere als Deckschwimmzone, deren hintere, viel längere, kurz als Nährzone zu bezeichnen ist. Beide Zonen wachsen dauernd in entgegengesetzter Richtung und erfahren ebenso dauernd Verkürzungen durch das Abstossen, einerseits von Deck- oder Schwimmglocken, andererseits von Anhangsgruppen (auch bei *Praya* durch Verkümmерung der letzten, ältesten Gruppen).

Bereits bei der Gattung *Praya* finden wir die Tendenz einer Anhäufung von Deckglocken über die Zweizahl hinaus. Man beobachtet gelegentlich Exemplare der beiden häufigsten Arten, *Pr. cymbiformis* und *plicata*, wo eine oder zwei der Reserveknospen schon zu beträchtlicher Grösse heranwuchsen, bevor die beiden Hauptdeckglocken abgestossen wurden; der Wechsel der Deckglocken erfolgt, wie besonders CHUN gezeigt hat, relativ so schnell, dass Exemplare mit überzähligen Deckglocken wohl verständlich sind. Bei einer *Praya dubia* (*Stephanophyes superba*) fand CHUN (91) 4 Deckglocken kreuzweis gestellt; bei einer andern *Praya* (*Desmophyes annectens* HCKL.), die wahrscheinlich mit der *Praya medusa* METSCH. zusammenfällt, beobachtete HAECKEL sogar deren 6, welche eine regelmässige, zweizeilige Deckschwimmzone bildeten. Weder bei CHUN noch bei HAECKEL erfahren wir Befriedigendes über die Anheftungsweise der Deckglocken am Stamm, indessen sind wir wohl im Stande, uns ungefähr ein Bild davon zu entwerfen. Bei dem vierglockigen Exemplar der *Praya dubia* handelt es sich zweifellos nur um eine Zufallsbildung, die bei einer besser schwimmenden Siphonophore überhaupt unmöglich wäre; die Ansatzstellen werden die ursprüngliche, enge Nachbarschaft bewahrt haben und die Drehungen des Stammes, entsprechend der Nebenanordnung der Deckglocken in einer Ebene, unvollständige sein. Viel wichtiger ist der HAECKEL'sche Befund, denn die regelmässige Anordnung der 6 Deckglocken zu einer zweireihigen Deckschwimmzone

lässt auf Constanz dieser Erscheinung, wenigstens an ältern Individuen der *Praya annectens*, wie wir einstweilen diese Form nennen wollen (siehe Näheres in Mittheilung IV), schliessen.

HAECKEL sagt p. 170 Folgendes über die Anheftungsweise der Deckglocken: „Each nectophore is attached to the common stem by means of a short pedicle, a vertical triangular lamella, which arises by a broad base from the upper third of the ventral groove, and is fixed at its apex to the uppermost part of the stem.“ Nach HAECKEL sitzen also die Deckglocken mit kurzen Stielen dem vordern Stammende an; er sagt aber weiter: „the ventral grooves of each two opposite nectophores . . . form together a cylindrical canal . . . this axial tube, tapering towards the apex, is the hydroecial canal, which encloses the superior part of the common stem; the contracted siphosome may be partly retracted into it.“ Demnach wird der lange Schutzcanal (hydroecium), welcher von den seitlichen Falten der Decktheile sämmtlicher 6 Deckglocken gebildet wird, vom Anfangsstück der Nährzone der ganzen Länge nach durchzogen; es müssten dem zu Folge die kurzen Stiele der hintern 4 Deckglocken zwischen den Anhangsgruppen dem Stamm der Nährzone (the common stem) sich anheften.

Eine derartige Anheftung nahm man zuerst auch für *Hippopodius* an, bis LEUCKART (54) nachwies, dass die Deckglocken einem eignen Stamm ansitzen (Fig. GG). Dass wir das Gleiche auch für *Praya annectens* annehmen müssen, dazu veranlasst uns ohne weiteres die Bemerkung HAECKEL's: „The contracted siphosome may be partly retracted into it (the hydroecial canal).“ Wie wäre eine theilweise Retraction der Nährzone in den Schutzcanal möglich, wenn die eng an einander gefalzten Deckglocken auf kurzen Stielen dem gemein-

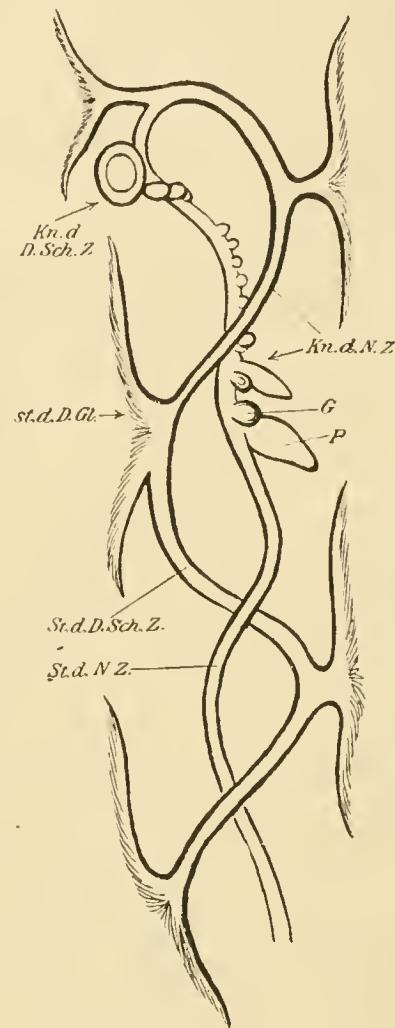


Fig. GG. *Hippopodius hippocampus*, Stamm in natürlicher Lage (nach HAECKEL 88) G Gonophor, P Polyp, st. d. D.Gl Stiel der Deckglocke, Kn. d. D. Sch. Z Knospen der Deckschwimmzone, Kn. d. N. Z Knospen der Nährzone, St. etc. Stamm etc.

samen Stamm ansässen? Die Anwesenheit eines eignen Stammes für die Deckglocken bei *Praya annectens* und *Hippopodius* ergiebt nun aber folgendes überraschendes Resultat. Bei beiden Formen liegt das Vorderende des Stammes nicht am Vorderende des Thieres, sondern gegen die Nährzone zurückgeschlagen, dort wo die älteste, grösste Deckglocke sich befindet. Am Vorderende des Thieres finden wir die jüngsten Deckglocken und die Knospen für weitere, neue und zugleich auch die Knospen der Nährzone; kurz wir finden jene schon oben bei andern Calycophoren gekennzeichnete Stelle, welche den Stamm in zwei Zonen scheidet, die sich nach entgegengesetzter Richtung hin entwickeln.

Dieser Befund ist von fundamentaler Bedeutung. Denn bis jetzt glaubte man immer die Physophoren von *Hippopodius*-ähnlichen Formen ableiten zu müssen, weil bei *Hippopodius* allein unter allen Calycophoren eine vielglockige Schwimmsäule, wie sie für alle Physophoren charakteristisch ist, vorhanden sein sollte. Nun liegen aber zwei höchst bedeutungsvolle Unterschiede vor. Zunächst besteht die sogenannte Schwimmzone von *Hippopodius* nicht gleich der der Physophoren — ganz abgesehen vom Mangel einer Schwimtblase — aus Schwimmglocken; zweitens liegen bei *Hippopodius* die Knospungsstellen beider Zonen unmittelbar oder wenigstens ganz dicht (CLAUS) neben einander und die ältesten Deckglocken befinden sich am Vorderende des Stammes; dagegen liegt bei den Physophoren die Knospungsstelle für die Schwimmzone dicht hinter der Blase, also am Vorderende des Stammes, und wird durch sämmtliche entwickelte Schwimmglocken von der Knospungsstelle der Nährzone getrennt.

Diese Abschweifung vom eigentlichen Thema will ich hier mit einem kurzen Hinweis beschliessen, von welcher Stelle wir wahrscheinlich die Physophoren abzuleiten haben. Eine Deckschwimmsäule ist nur für die Prayiden unter den Calycophoren charakteristisch. Sie ist Ausdruck der überaus innigen Beziehungen der beiden Stammzonen zu einander und erweist das Schutzbedürfniss der Nährzone bei so schlechten Schwimmern, wie es die Prayiden sind. *Hippopodius* ist gewissermaassen das Extrem dieser Entwicklungsrichtung, und wir sehen dieser Form ja auch die Deckstücke an der Nährzone vollständig fehlen. Viel grössere Unabhängigkeit gewinnt die Nährzone bei den Diphyiden, da wir hier die Tendenz zur vollständigen Rückbildung des Decktheils am zweiten grossen Locomotionsorgan sowie zur theilweise am ersten, vordersten wahrnehmen; ausserdem stellen sich Deckglocke und Schwimmglocke nicht neben, sondern hinter einander

ein. So ergiebt sich z. B. für *Diphyes quadrivalvis* ein Bild, das nicht allzu sehr von dem einer Physophore, etwa *Apolemia*, abweicht, wenn wir, wie unter B bereits erörtert wurde, die larvale Deckglocke der Calycophoren mit Blase und kappenförmigem Deckstück der Physophoren homologisiren dürfen. Die Deckglocke genannter *Diphyes* ist nur ein Ersatz für die ungeeignet gestaltete larvale, ein Ersatz, der natürlich bei der Schwimmblase der Physophoren nicht nothwendig wurde. Dann folgt eine Swimminglocke, die im Bau principiell vollständig mit denen der Physophoren übereinstimmt; ja bei *Diphyes quadrivalvis* finden wir sogar gelegentlich 2 oder 3, da hier ebenso wie bei *Praya* Neigung zur raschen Ausbildung von Ersatzglocken vorliegt. Nur betreffs der Verlegung der Knospungsstelle für die Schwimmzone ans Vorderende des Stammes, hinter die Deckglocke, ist eine bestimmte Neigung noch nicht wahrzunehmen; indessen war es mir aus Mangel an Material nicht möglich, zu einem sichern Urtheil zu kommen, und aus der Literatur war über diesen Punkt kein genügender Anhalt zu entnehmen.

Der Zweck dieses Excuses über den Bau von *Hippopodius* war, ein Verständniss für die Lagebeziehungen der Anhänge dieser Siphonophore zur Umgebung zu gewinnen. So müssen wir den obigen Angaben noch hinzufügen, dass auch im Zustand vollständiger Streckung der Stamm der Nährzone schraubig gedreht ist (Fig. GG). Für die Deckschwimmzone musste das von vornherein angenommen werden, da wir bereits sahen, dass alle Glocken, obgleich sie einseitig und einander eng benachbart am Stamm knospen, sich in entgegengesetzter Richtung einstellen, um am ausgiebigsten ihrer Function obliegen zu können. Nur bei schlechten Schwimmern (*Praya*, *Forskalea* und wohl auch *Angela*) treffen wir gelegentlich oder regelmässig eine andere Anordnung. Aber die innige Verbindung von Deckschwimmzone und Nährzone hat eine Verflechtung beider Stammstücke zur Folge, indem das vordere, dünnere Stück sich um das hintere aufs engste spiraling herumschlingt und hierdurch auch letzteres in seinem Verlauf beeinflusst. Es ergeben sich zwei Spiralen von gleicher Krümmungsrichtung, wenn wir die Verbindungsstelle beider Zonen als Ausgangspunkt für die Drehung annehmen, wie es, dem Wachsthum des Thieres entsprechend, geschehen muss. Dann windet sich die Nährzone in enger, flacher Spirale um eine angenommene, imaginäre Axe, und der dünne Stamm der Schwimmzone wiederum umschlingt, sich eng dem Stamm der Nährzone anlegend, diesen in einer weitern, viel stärker gekrümmten Spirale. Diese Art der Verbindung, so innig sie auch ist,

erscheint doch als die für eine möglichst freie Bewegung beider Stammstücke geeignetste, da bei entgegengesetzter Spiralwindung ein Ausweichen der an einander bei Contraction und Streckung der Nährzone vorüber gleitenden Anhänge nicht so gut vorzustellen ist.

Aus dem Gesagten ergiebt sich von selbst, dass eine Bestimmung von Dorsal und Ventral bei *Hippopodius* gar nicht möglich ist. Wir sehen denn auch einen fortwährenden Wechsel in der Haltung dieser gedrungenen, schwerfällig sich bewegenden Siphonophore. Dagegen ergeben sich bei den Physophoren, denen wir ja auf Grund der vorwiegend zweireihigen Anordnung der Schwimmglocken gleichfalls eine stark schraubig gewundene Schwimmzone zuschreiben müssen, bessere Anhalte als bei *Hippopodius* für die Bestimmung der Lagebeziehungen der Anhänge. Denn obgleich die Schwimmzone stets gewunden verlaufen muss, braucht Gleisches nicht für die Nährzone zu gelten, da sie sich ganz unabhängig von jener entwickelt. Die Anfangsstelle der Nährzone — oder mit gleichem Recht: das Ende der Schwimmzone — bildet den Mittelpunkt der Physophore, in dem beide Zonen zusammenstoßen; eine weitere morphologische Zusammengehörigkeit als diese Aneinanderknüpfung besteht nicht. Wenn wir daher an einer vollständig entfalteten, ruhig schwimmenden *Apolemia* die Deckstückgruppen sämmtlich dorsal den Stamm überdachen und Polypen, Taster, Fangfaden und Gonophorentauben gleichfalls von der dorsalen Stammseite herabhängen sehen, so haben wir diese Haltung als ursprüngliche aufzufassen. Neben *Apolemia* jedoch dürfte keine andere Physophore zur Bestimmung des Dorsal und Ventral gleich geeignet erscheinen.

Noch weniger geeignet sind alle Cystophoren und Chondrophoren. Sie nehmen niemals eine horizontale Lage ein, da ihnen die Schwimmglocken fehlen und die Nährzone senkrecht von der grossen Blase herabhängt. Wir können bei den Cystophoren nur auf Grund der Befunde an den Calycophoren, speciell an *Sphaeronectes*, die mit Anhängen versehene Stammseite als die dorsale, die anhangsfreie als die ventrale bezeichnen. Bei den Chondrophoren endlich werden die Bezeichnungen dorsal und ventral ganz bedeutungslos, da hier der Stamm ganz schwindet und die Anhänge der Nährzone sich rund um einen Mittelpunkt unter der grossen Blase anordnen.

Die Mannigfaltigkeit der Ursachen, welche eine verschiedenartige Haltung des Siphonophorenkörpers bedingen, ist nach dem Vorgetragenen eine anstaunenswerthe. Es dürfte darum vielleicht gefragt werden: Wenn die Haltung des Stammes so ungleich ist, wenn sie sogar bei den einfachen Calycophoren, selbst wenn diese sich im normalen Zu-

stand ruhiger Jagd befinden, so beträchtliche Unterschiede zeigt, dass man bei einigen Gattungen (*Sphaeronectes*, *Muggiaeae*, *Enneagonum*) die Anhänge dorsal dem Stamm angeheftet beobachtet, bei *Praya*, *Diphyes* und *Abyla* indessen ventral; wenn bei den Formen mit kurzem Stamm das Mehr oder Weniger von einer Deck- oder Schwimmglocke die Lage der Anhänge zu verändern vermag, bei den Formen mit langem Stamm indessen nicht; wenn wiederum bei *Praya* und *Apolemia*, trotzdem dass beide eine sehr grosse Nährzone aufweisen, die Lage der Anhänge eine entgegengesetzte ist — und andere Gründe mehr —: hat da Angesichts solcher Verschiedenheiten die Erforschung der ursprünglichen Verhältnisse und die Erkenntniss der Ursachen für Abweichungen davon eine grössere Bedeutung als eben, dass sie unsere Kenntnisse erweitert, dagegen lohnt es sich wohl, eine allerdings ziemlich willkürliche Annahme, dass nämlich die Anhänge ventral am Stamm entspringen, umzustossen, wenn für sie der Vorgang der früheren Autoren spricht und sie an praktischer Verwendbarkeit jene andere übertrifft, da wohl bei der grössern Zahl der in Frage kommenden Siphonophoren die Anhänge ventral am Stamm gelegen erscheinen? Unterliegt doch bei niedern Thieren oft die Haltung des Körpers selbst bei ein und derselben Art Schwankungen, so dass die Bezeichnungen dorsal und ventral hier nur für die anatomische Beschreibung Werth haben, nicht aber über die Haltung des Thieres Bestimmtes aussagen sollen, was ganz nebensächlich erscheinen muss. In solchem Falle scheint es doch wohl ziemlich überflüssig, eine altgewohnte Terminologie, die sich ja immerhin auch auf ein auffallendes Phänomen (Spiraldrehung bei Contraction des Stammes) stützt, zurückzuweisen zu Gunsten einer andern, die auch nur unter Verclausulirungen und Einschränkungen Geltung hat.

Ich zweifle nicht, dass solche Einwände — diese und andere — werden vorgebracht werden, und es scheint mir nöthig, sogleich hier dagegen Stellung zu nehmen. Ich muss betonen, dass ich es schon für einen eminenten Gewinn halte, wenn es überhaupt möglich ist, über eine strittige Frage durch unanfechtbare Gründe ein sicheres Urtheil zu gewinnen, selbst wenn nur Umwege zu ihm führen und es in der Praxis nicht ohne weiteres anwendbar ist. Dass dagegen eine willkürliche Annahme, selbst wenn sie durch lange Gewöhnung uns bequem wurde und wenn sie auch an praktischer Verwerthbarkeit jene andere übertrifft, dennoch sogleich fallen muss, so lange es bei naturwissenschaftlichen Untersuchungen als conditio sine qua non gilt, den Causalnexus verschiedener Erscheinungsweisen aufzuhellen, wobei das

Complicirte immer auf das Einfache zurückgeführt werden muss, oder, mit andern Worten, die Homogenität der Erscheinungen darzulegen. Diesem Grundsatz glaube ich aber in diesem Capitel gefolgt zu sein und glaube auch die wirklich ursprüngliche Anordnung der Anhänge am Siphonophorenstamm sowie die Ursachen für Abänderungen derselben bei den complicirtern Formen zur Genüge dargethan zu haben. Wir wissen nun, das die Knospungslinie am Stamm bei der unstreitig ursprünglichsten Siphonophore dorsal liegt; wir werden daher, im Gegensatz zur bis jetzt gebräuchlichen Bezeichnungsweise, auch bei allen andern Siphonophoren, die einen Stamm haben, von einer dorsalen Knospungslinie reden, auch wenn, dem realen Befund gemäss, die Anhänge ventral am Stamm liegen.

Ein kurzer Ueberblick über die gemachten Befunde dürfte vielleicht an dieser Stelle wünschenswerth sein. *Sphaeronectes*, die für uns als Ausgangspunkt diente, besitzt nur ein grosses Locomotionsorgan vorn am Stamm; mit dieser Einzahl der Deckglocken geht Hand in Hand die dorsale Lage der Stammgruppen. Für *Praya* gilt wie für *Hippopodius*, dass die Entwicklung eines besondern Trägers der Deckschwimmzone die Haltung des Stammes der Nährzone beeinflussen muss wegen des eigenartigen Verhältnisses beider Stammzonen zu einander. Dies offenbart sich am deutlichsten bei *Praya annectens* (*Desmophyes HAECHEL*), mit drei Deckglockenpaaren und bei *Hippopodius* mit seinen zahlreichen Deckglocken. Bei den zweiglockigen Prayen wird die dorsale Stammseite mit ihren Anhängen wegen der Torsion des Stammes bei Entwicklung der zweiten Deckglocke zur ventralen, und diese Lage wird an dem langen Stamm gesichert durch die Wanderung der Deckstücke auf die ursprünglich ventrale, secundär also dorsale Seite, welche sie durch ihr geringes specifisches Gewicht wie durch die Aufnahme eines Safttropfens im Saftbehälter dauernd zur obern machen. Häufen sich nun an der Deckschwimmzone mehrere Deckglocken an (*Praya annectens* und *Hippopodius*), so erfolgen neue Torsionen am Vorderende des Thieres, die wegen der Verflechtung der beiden Stammzonen mit einander, wie sie die nach rückwärts gewendete Wachsthumsrichtung der vordern Zone bedingt, auch die ursprünglich gerade Längserstreckung der Nährzone in eine spirale umändern. Das ist für *Hippopodius* wegen des Mangels an Deckstücken und der Kürze von dessen Nährzone ohne Einschränkung gültig; bei *Praya annectens* indessen wird der weitaus grösste Theil des grossen Stammes, der nicht in die Deckschwimmzone eingeschlossen ist, die für die andern Prayiden angegebene Haltung wahren, da die Deck-

stücke sich aus physikalischen Gründen über den andern Anhängen einstellen müssen. Alle Prayen zeigen daher eine gesetzmässige Haltung des Stammes, die der von *Sphaeronectes* allerdings gerade entgegengesetzt ist. *Hippopodius* dagegen lässt, wie schon gesagt, eine gleiche Gesetzmässigkeit vermissen.

Für die Diphyiden ist gleichfalls die Zahl der Deck- und Schwimm-glocken für die Stammhaltung maassgebend. Denn die Länge der Nährzone ist sehr gering, und die Deckstücke gewinnen am Stamm nicht ihre völlige Ausbildung, sondern erst an den abgestossenen Eudoxien, so dass höchstens die ältesten Stammgruppen einigermaassen von der Torsion vorn am Stamm, wie sie die Entwicklung neuer Deckglocken oder Glocken bedingt, unabhängig sein dürften. Eine Ausnahme wird nur die grosse *Diphyes quadrivalvis* machen, deren Gruppen sessil bleiben. Hier dürfte selbst bei einer Anhäufung von 3 oder 4 grossen Locomotionsapparaten am Stammvorderende, auch trotz des Mangels eines Saftbehälters in den Deckstücken, diesen letztern die secundär dorsale, den übrigen Anhängen die secundär ventrale Lage, wie bei *Praya*, gesichert sein. Am auffallendsten bekunden die einglockigen Diphyiden die Bedeutung der Glockenzahl für die Stammhaltung. Denn während bei *Diphyes appendiculata* z. B. und am aller auffälligsten bei *Abyla* (wo ja die Deckstücke auch nach ihrer Wanderung die gleiche Stammseite wie die andern Gruppenanhänge wahren) die ursprünglich dorsale Seite zur ventralen wurde, erhalten sich bei *Muggiaeae* und wohl auch bei *Enneagonum* die ursprünglichen, von *Sphaeronectes* bekannten Lageverhältnisse. — Von den Physophoren ist hier nur zu erwähnen, dass auch bei dieser Gruppe die ursprünglichste Gattung (*Apolemia*) die Stammgruppen dorsal am Stamm gelegen zeigt. (Das Weitere hierüber bringt Mittheilung III.)

Zum Schluss müssen wir noch auf die Ursache der spiralen Contraction des Siphonophorenstammes eingehen. Diese ist ganz allein in der Art der Vertheilung der Anhänge am Stamm zu suchen. Wo die Anhänge ihre ursprüngliche Lage an der Knospungslinie wahren, wie bei *Sphaeronectes*, contrahirt sich auch der Stamm nicht spiral, und selbst wenn die Deckstücke der letzten, ältesten Gruppen eine den übrigen Anhängen opponirte Stellung gewinnen sollten — was ich aus Mangel an Material weder verneinen noch bestätigen kann — dürfte das ohne Einfluss auf die Contraction sein. Bei *Praya* ergiebt sich aus der Wanderung der Deckstücke auf die ventrale Stammseite ein Anstoss zur spiralen Contraction, vor allem da die Wanderung am

Anfangstheil eines sehr langen Stammes stattfindet; auch für die Diphyiden kann das Uebergreifen des Deckstücks über die ventrale Seite den gleichen Einfluss haben. Wir sehen denn auch contrahirte Prayen, besonders *Praya plicata*, und auch die grosse *Diphyes quadivalvis* im contrahirten Zustand stark spiral gewunden; indessen lehrt eine genaue Betrachtung, dass die Spiralrichtung sich vielfach widerspricht, dass hier ein Theil der Nährsäule rechts, der andere links spiral, ein dritter gar nicht spiral contrahirt ist. Bei den kleinen Abylen und bei *Diphyes appendiculata* ist an contrahirten Exemplaren meist von Spiralwindung überhaupt nichts wahrzunehmen.

Bei *Hippopodius* wird selbstverständlich die auch am gestreckten Thier durch die eigenartige Verflechtung beider Zonen bedingte Spiraldrehung der Nährzone sich bei der Contraction noch steigern; bei *Apolemia* beobachten wir wieder eine höchst unregelmässige Lagerung der Gruppen an contrahirten Individuen. Auf das Verhalten der übrigen Siphonophoren kann ich in dieser Mittheilung nicht eingehen, da es zuvor einer genauen Darlegung ihres Baues bedarf.

Theil II.

Phylogenie der Siphonophoren.

Die Ergebnisse des ersten Theils lassen sich, wie folgt, kurz zusammenfassen. Unter A sahen wir, dass sämmtliche Anhänge des Siphonophorenstammes sich auf vier Typen zurückführen lassen, von denen einer medusoiden Bau — die Schwimmstücke —, dagegen die andern drei polypoiden Bau — Deck-, Fang- und Nährstücke — aufweisen. Der Stamm und sämmtliche Aeste desselben, welche die einzelnen Anhänge tragen, mussten als ein gemeinsames Sprossungsproduct aller Anhänge gedeutet werden. Abschnitt B zeigte die genannten Arten von Anhängen bereits an der jungen Larve, sowie sie aus der Planula hervorgeht, ausgebildet, und wir erkannten eine typische — allerdings secundär oft stark modifizierte — Siphonophorenlarve, an der vorn das Schwimmstück, hinten das Nährstück und zwischen beiden dorsalwärts — wie wir nun sagen dürfen — zunächst das Deckstück, darauf folgend das Fangstück angebracht ist. Abschnitt C belehrte über die Anordnung der Anhänge am ausgebildeten Thier. Die einfach gebauten, ursprünglichen Siphonophoren, die Calycophoren (die übrigen sind an dieser Stelle, weil von

den Calycophoren ableitbar, auszuschalten), lassen am Stamm zwei Zonen unterscheiden, die sich vom Verbindungspunkt, von der Knospungsstelle aus, nach entgegengesetzten Richtungen entwickeln. Die Deckschwimmzone, welche entweder nur eine oder mehrere Deckglocken oder eine vordere Deckglocke und eine hintere Schwimmglocke trägt, wächst nach vorn zu; die Nährzone, an der sich regelmässig die fast stets aus vier Theilen bestehenden Anhangsgruppen anordnen, wächst nach hinten aus. Die Deckschwimmzone erfährt, sobald die Zahl ihrer Anhänge 1 übersteigt, eine deutliche Spiraldrehung, derart, dass zwischen je zwei opponirten Anhängen der Stamm sich um 180° um seine Axe dreht; die Nährzone ist normaler Weise gestreckt, und nur durch Verlagerungen der Deckstücke wird eine allerdings unregelmässige Spiraldrehung des Stammes bei der Contraction angebahnt. Die Anhänge der vordern Zone entwickeln sich einzeln (eine Deckglocke als ein Anhang aufgefasst) dicht hinter einander an der dorsalen Stammseite; ebenso entstehen die Anhänge der hintern Zone dorsal, aber immer zu je vier in unmittelbarer Nachbarschaft aus zwei Knospen, deren vordere, später entstehende, Gonophor und Deckstück, deren hintere, zuerst entstehende, Fangfaden und Polyp liefert. Die Reihenfolge aller vier Anhänge gestaltet sich übereinstimmend mit der an der Larve beobachteten: Gonophor, Deckstück, Fangfaden, Polyp.

Auf Grund dieser Befunde sollen nun die bislang aufgestellten Theorien über die phylogenetische Entwicklung der Siphonophoren einer Kritik unterzogen werden, und zum Schluss beabsichtige ich, meine eigne Auffassung vorzutragen.

A. Fremde Theorien.

VOGT (54) erwähnt p. 129 LESUEUR (13) als Ersten, welcher durch die auffallende Aehnlichkeit der Siphonophorenteile mit Hydroïdpersonen zu einem Vergleich beider veranlasst wurde und von der Stocknatur einer *Apolemia uvaria* (bei ihm *Stephanomia uvaria*) sprach. Mir sind leider LESUEUR's Schriften nicht zugänglich gewesen. Die Ansicht fand keinen Beifall, denn LAMARCK (16), CUVIER (17) und ESCHSCHOLTZ (29), diese ausserordentlichen Systematiker, betrachteten die Siphonophoren als einfache Thiere. Die ausgezeichnete Definition des Letztern, der die Siphonophoren gleichwertig neben die Ctenophoren und Discophoren stellte und von dem auch der Name gegeben wurde, lautet: „Keine centrale Verdauungshöhle, sondern einzelne Saugröhren. Schwimmorgane sind entweder besondere Höhlen oder

mit Luft gefüllte Blasen, oft beide zugleich.“ Man kann nicht leicht kürzer und treffender die wesentlichen Eigenschaften des complicirten Baues hervorheben, ohne dabei durch Vergleich der Thiere mit andern Cölenteraten, etwa mit Hydroidstöcken (siehe CLAUS: Lehrbuch) sofort einseitig Stellung zu nehmen. ESCHSCHOLTZ legte hauptsächlich Gewicht auf den Eindruck, welchen die ganze Siphonophore macht, der ja allerdings zumeist nicht an eine Colonie, sondern an ein zwar vieltheiliges, aber mit allen seinen Theilen als geschlossene Einheit sich repräsentirendes Thier gemahnt. Eine *Sphaeronectes*, *Diphyes* und *Abyla*, weniger die Prayen und die grosse Menge der Physophoren, am meisten aber die Chondrophoren erscheinen, im Meer und in Bewegung gesehen, als reich ausgestattete Individualitäten, nicht als Thierstöcke; ein Vergleich mit Medusen, wie ihn ESCHSCHOLTZ im Auge hatte, liegt daher viel näher als mit den Colonien der Hydriodpolypen. Wir dürfen uns deshalb nicht wundern, dass immer und immer wieder der Gedanke, die Siphonophoren als einfache Thiere aufzufassen, in der Literatur wiederkehrt, trotzdem in überzeugender Weise die Personennatur einzelner Anhänge dargethan wurde. Es handelt sich um einen Gegenstreit subjectiv = lebhafter Empfindung und objectiv = nüchterner Betrachtung, von denen erstere die physiologische Einheitlichkeit des Siphonophorenorganismus auch aus der Morphologie begründen möchte, während unbeeinflusste, ruhige Untersuchung sich bei den factischen Befunden genügen lässt. Indessen ist der Eindruck, welchen wir bei Betrachtung des ganz frei sich bewegenden Thieres gewinnen und der zunächst nur dem physiologischen Verhalten Rechnung trägt, doch stärker begründet, als die Zergliederung und vergleichende Untersuchung es nahe legen, und es sollen im Schlusscapitel darauf bezügliche Gründe angeführt werden.

Aus ESCHSCHOLTZ' ausgezeichneter Arbeit sei hier noch die Diagnose der ersten der drei von ihm aufgestellten Gruppen erwähnt, da sie geeignet ist, die von mir in Theil I unter A ausgeführte Unterscheidung der Locomotionsapparate der Calycophoren in Deckglocken und Schwimmglocken zu stützen. Es heisst auf p. 122: „1) *Diphyidae*: Der weiche Leib ist mit seinem einen Ende an einen knorpeligen Körper angewachsen und besitzt ein zweites Thierstück mit einer Schwimmhöhle.“ Nun stellt ESCHSCHOLTZ unter die Diphyiden zwar auch die Eudoxien, bei denen ja der vordere „knorpelige“ Körper nichts als ein Deckstück ist; aber, obwohl er auch von der Anwesenheit einer Schwimmhöhle im vordern Körper bei den echten Diphyiden wusste, so verglich er diesen dennoch nicht wie die späteren

Forscher mit dem zweiten Thierstück, einer typischen Schwimmglocke, sondern unterschied ihn davon als „Saugröhrenstück“, weil er „stets eine Vertiefung oder eine Höhle hat, in welche er einen Theil des Schwimmhöhlenstücks (zweite Glocke) aufnimmt“ und weil „hier auch die Verdauungsorgane anzutreffen sind“ (p. 123). Er legte also besonderes Gewicht auf die Schutzleistung des ersten Thierstückes gegen die übrigen Stücke und erkannte somit richtig den wesentlichsten Unterschied der Calycophoren gegen die Physophoren, der in der Ausbildung einer Deckschwimmzone bei erstern, einer einfachen Schwimmzone bei letztern zu suchen ist. Dass die Diphyiden, als Vorläufer der Physophoren, den Calycophoren-Typus nicht ganz so rein darstellen wie die Prayiden, konnte ihm nicht bekannt sein, da er *Sphaeronectes* und *Hippopodius* gar nicht und von *Praya* nur eine isolirte Deckglocke nach Zeichnungen von QUOY u. GAIMARD kannte, die er noch dazu nicht zu deuten wusste.

Als der erste Nachfolger LESUEUR's ist MILNE-EDWARDS (41) zu erwähnen. Er konnte sich bei Untersuchung der *Forskalea contorta* (bei ihm *Stephanomia contorta*) p. 228—229 der Ansicht nicht enthalten, dass möglicher Weise die Anhänge als Polypen an einem gemeinsamen Stamm anzusehen seien, „que ces corps (Stephanomies) résultent d'un grand nombre d'individus, réunis à la manière des Polypes, sur une tige commune“, und er vergleicht daher die *Forskalea* mit andern „animaux agrégés“, z. B. mit den Pennatuliden. — In überzeugender Weise wurde die Gleichheit der Siphonophoretheile mit Hydroidindividuen aber erst von LEUCKART dargelegt. Während 1848 SIEBOLD noch in seinem Lehrbuch p. 55—56 unter den Acalephen, der zweiten Classe der Zoophyten, die erste Ordnung Siphonophora unter dem Einfluss von ESCHSCHOLTZ als Röhrenquallen, welche durch mehrfache Saugröhren Nahrung aufnehmen und sich meist durch knorpelige Schwimmhöhlen fortbewegen, charakterisiert, erklärten im gleichen Jahr LEUCKART und VOGT sie für Polypenstücke, letzterer jedoch mit allem Vorbehalt, da er noch 51, p. 138 es nicht als sicher festgestellt ansieht, ob die Siphonophoren einfache Thiere oder Stöcke sind. LEUCKART (51) dagegen führt den Vergleich mit den Hydroidstücken in ausführlichster Weise durch und kommt p. 206 schon so weit, die Siphonophoren als Colonien polymorpher Individuen zu bezeichnen.

Von dieser 1853 und 54 noch weiter ausgebauten Theorie, welche von den deutschen Forschern allgemein angenommen wurde und im weitern ausführlich dargelegt werden soll, unterscheidet sich wesentlich die von HUXLEY (49 und 59), welche in England und Amerika

die herrschende wurde, die Vorläuferin der Medusentheorie. Auch HUXLEY sieht im Siphonophorenorganismus eine Vielheit; da er aber die einzelnen Stücke desselben zumeist den Theilen einer Meduse vergleicht, also z. B. die Schwimmglocken der Scheibe, die Polypen dem Magen (der wiederum einem Hydroidpolypen entspricht), die Fangfäden den Randtentakeln, so kann bei ihm von einer Colonie gleichwerthiger Individuen nicht die Rede sein; die Siphonophore stellt vielmehr nach ihm eine Vereinigung von selbständigen Polypen und Medusen (Genitalglocken) und von Medusentheilen dar, welch letztere hervorgingen durch Wiederholung und weitgehende Verlagerung verschiedenartiger Organe, ohne dass jedoch für die Herausbildung derartiger complicirter Verhältnisse eine Erklärung versucht worden wäre. LOUIS AGASSIZ (62) schloss sich HUXLEY in der Deutung der Anhänge durchaus an, und ALEXANDER AGASSIZ (65) vervollständigte die HUXLEY'sche Auffassung noch in seinem Catalogue of the North-American Acalephae auf p. 212, indem er direct von der Zusammengehörigkeit einiger Siphonophoretheile zu medusoiden Individuen sprach. Er sagte: „I must preface by saying that the tentacles, the Polyp, and the scale are not so many independent individuals, but that these three together form one individual, the Medusa.“ Alle drei Forscher stellen die Siphonophoren nicht gleich den meisten deutschen Forschern als besondere Abtheilung auf, sondern reihen ihre Gruppen denen der Hydroïden gleichwertig an unter ausschliesslicher Berücksichtigung der von ihnen stark verkannten Morphologie. LOUIS AGASSIZ nennt den Titel Siphonophoren überhaupt nicht, sondern fügt den Ordnungen der Hydroïden noch folgende 4 an, die je nach dem Vorwiegen der mehr an eine Meduse gemahnenden Theile (Glocken) oder der polypenähnlichen (Magenschläuche, Taster, Fangfaden) abgegrenzt sind: 1) die *Porpitae*, wo an einem primären Polyp, der viele Tentakel trägt und seine Individualität wahrt (!), die Gemeinschaft, d. s. die Nebenpolypen sprossen; 2) *Physaliae* mit zu ungeheuren Dimensionen anwachsendem ersten Polyp (!), der seine Individualität verliert und zum Schwimmapparat der ganzen Gemeinschaft zahlreicher, an einer Seite hervorsprossender Nebenpolypen wird; 3) *Physophorae*, wo an einem langen, tentakeltragenden, am aboralen Ende mit einer Luftblase versehenen Polyp sterile, sessile Medusen und zwei Arten von Polypen sprossen; 4) *Diphyta*, deren Gemeinschaft aus zwei sterilen, magenlosen Medusen und von diesen aus sich entwickelnden Gruppen mit je einem Polyp und einer Geschlechtsglocke (*Eudoxia* oder *Cuboides*) besteht. — Ich habe diese Eintheilung hier nur angeführt, weil man sofort daraus erkennt, wie

willkürlich die Begriffe Individuum und Gemeinschaft gebraucht wurden, wie sehr eine äusserliche Aehnlichkeit zu unberechtigten Vergleichen und Deutungen Anlass gab; daher ist erst METSCHNIKOFF (71) als der eigentliche Begründer der Medusentheorie anzusehen.

LEUCKART wies in seinen Schriften aus den Jahren 1853 und 54 ausführlich und mit Sicherheit die Gleichwerthigkeit vieler Siphonophorentheile, so besonders der Glocken (mit Ausschluss der Blase), der Deckstücke und der Schläuche, mit den Medusen und Polypen der Hydroiden nach, um so mehr als er auch in Meduse und Polyp dieselbe Grundlage des Baues, die später von CLAUS weiter aufgedeckt wurde, erkannte. Als wichtigsten Beweisgrund, vor allem auch um den Vergleich einer frei schwimmenden Stammgruppe (Eudoxie) mit einer Meduse zu bekämpfen, betrachtete er neben den anatomischen Befunden die Entwicklung jedes Thierstücks aus einer besondern Knospe; ihm galt als Individuum alles, was aus einer besondern Anlage hervorgeht. Als zweites Kriterium für die Selbständigkeit von Glocken, Deckstücken und Schläuchen betonte er den Mangel eines Nachweises für Organdislocationen, welche von den Anhängern der Medusentheorie zumeist stillschweigend vorausgesetzt wurden. Obgleich nun LEUCKART, durch solche Gründe bewogen, in den Siphonophoren Stöcke von Polypomedusen sah und von ihnen sagt, dass „alles, was am Siphonophorenkörper sprosst und keimt, die morphologische Bedeutung eines Individuum besitze“, so nannte er doch, durch das von ihm nachgewiesene Princip der Arbeitstheilung bestärkt, in functioneller Beziehung diese Individuen Organe und die ganze Siphonophore ein Individuum. Er trug dem Eindruck voller Einheitlichkeit Rechnung (siehe oben), den z. B. eine pfeilschnell durch das Wasser schiessende *Diphyes* und noch mehr eine *Athorybia* oder gar eine *Velella* macht, und wurde durch ihn veranlasst, die Siphonophoren von den Hydroiden abzusondern und, gleich ESCHSCHOLTZ, sie als selbständige Ordnung¹⁾ aufzustellen. Sein Gedankengang darf etwa mit folgenden Worten wiedergegeben werden: Die freischwimmende Lebensweise führte bei den Siphonophoren, im Gegensatz zu den festsitzenden Hydroidstöcken (den Hydractinién

1) In neuester Zeit führt R. HERTWIG in seinem Lehrbuch der Zoologie die Siphonophoren insgesamt gleichwerthig neben den Ordnungen der Hydroiden, also neben den Hydrarien, den Hydrocorallinen, den Trachymedusen etc. auf. Bei der grossen Verschiedenheit der einzelnen Hauptgruppen der Siphonophoren ist eine derartige Einreihung letzterer ins System noch viel weniger haltbar als die der englisch-amerikanischen Forscher.

z. B.), zu einer vollkommenen Unterordnung der Arbeitsleistungen jedes Theiles unter die allgemeinen Interessen; alle Siphonophorenarten, so grosse Differenzen auch sonst zwischen ihnen vorliegen mögen, harmoniren in dieser Hinsicht unter einander, während bei keinem Hydroïdenstock eine gleiche Einheitlichkeit auch nur aunähernd erreicht wird.

HAECKEL's Deutungen seiner 1869 gemachten Befunde dienen einer Verschmelzung der Auffassungen LEUCKART's und der von HUXLEY und AGASSIZ, indem die Siphonophorenlarve als einzelne Meduse, das ausgebildete Thier aber als echter Hydroïdenstock hingestellt wurde. Wir begegnen wieder willkürlichen Deutungen der einzelnen Anhänge. Während das kappenförmige Deckstück dem Medusenschirm, der Polyp dem Magen, der Fangfaden den Randtentakeln verglichen und die Luftblase nur als Magentheil bezeichnet wurde, sollten alle später sprossenden Anhänge echte Hydroïdpersonen sein, die am Stamm, dem Larvenmagen, hervorknospen. — Wie unmöglich ein derartige Auffassung sei, wies METSCHNIKOFF (74) sogleich in der Einleitung seiner embryologischen Untersuchungen nach. Da die Theile des fertigen Thieres den Theilen der Larve entsprächen, so könnten sie bei Gleichstellung der Larve mit einer Meduse nicht selbst als Medusen aufgefasst werden. Er sagt drastisch, HAECKEL will das LEUCKART'sche Gebäude, den Vergleich der Siphonophore mit einem Hydroïdenstock beibehalten, ihm aber die natürliche Basis, welche in der Ableitung aus einer Polypenlarve gesehen werden muss, rauben und eine fremde, organisch nicht hergehörige dafür unterschieben. METSCHNIKOFF selbst sieht in der Larve gleichfalls eine Meduse, in allen Neubildungen aber nur Wiederholungen einzelner Organe, des Schirms oder des Magens oder der Tentakel, nicht aber der Larve gleichwerthige Personen, da keine einzige, ausser den Geschlechtsknospen, die völlige Ausbildung einer Meduse gewinne. In consequenter Durchführung dieser Ansicht erkannte er daher auch in einer Siphonophore nicht eine Individuenkette, sondern eine einzige, absonderlich gestaltete Meduse. Dem Vergleich der Larve mit einem Polypen, wie LEUCKART es will, widerstreite die gleichzeitige Anlage von Polyp und Schwimmblase, in welch letzterer er eine umgestülpte Medusenscheibe sieht, selbst bei der einfachsten Siphonophorenlarve, bei der von *Agalmopsis bijuga* (*Halistemma pictum*). Die Anlage des kappenförmigen Deckstücks der Agalma-Larve neben der Blase erklärt er als eine frühzeitige Verdoppelung des bei den Medusen einfachen Schirms.

Aus seiner russisch geschriebenen Arbeit von 71 führe ich nach

KOROTNEFF (84) p. 269 und LEUCKART's Jahresbericht 72 Einiges zur näheren Erläuterung seiner Theorie, welche die Siphonophoren von Sarsien-ähnlichen Medusen ableitet, an. Er beobachtete bei einer Meduse (*Dipurena*) am Magen einen vollständig entwickelten Tentakel und glaubt diese Anomalie bei den Siphonophoren verallgemeinert; sehr nahe verwandt scheint ihm die Jugendform der *Velella* (*Rataria*) mit *Eucope polygastrica*, die eine Anzahl accessorischer Magen, daran Medusen von abweichender Form knospen, treibt; die *Physophora* könne man einer *Sarsia* mit stielartig ausgewachsenem, von Medusenknospen bedecktem Magen vergleichen, deren Schirm als Luftsack umgeschlagen sei; in den sich ablösenden und frei schwimmenden Stammgruppen der Calycophoren, den Eudoxien, sieht er direct Medusen. — Zu letzterer Ansicht kam 1871 unabhängig auch P. E. MÜLLER, welcher die Eudoxienbildung von *Diphyes sieboldi* und *Abyla pentagona* studirte. Nach ihm sind die Eudoxien durchaus gleichwerthig einer knospenbildenden *Sarsia*, ohne dass er jedoch für die auffällige Verlagerung des Magenschlauchs von der Subumbrella der Schwimmglocke auf die Aussenseite des Schirms irgend einen Beweis erbracht hätte. Die vier Knospen einer Eudoxie für Glocke, Deckstück, Magen und Fangfaden erklärt er als eine einzige mit auseinandergelegten Anlagen. Auch die ganze *Diphyes* sei einer Meduse mit langem, knospentragendem Magen homolog, wobei die grossen Schwimmglocken als Neuanlagen, die Umgebung des Saftbehälters als Schirm bezeichnet werden. MÜLLER ist demnach der Einzige, welcher den Decktheil der Deckglocken mit einem bestimmten Organ vergleicht und von dem Schwimmtheil unterscheidet; dass ich indessen dem Vergleich nicht beistimmen kann, ergiebt sich aus meiner Deutung des Saftbehälterbezirks als Deckstück, also als selbständige Person.

LEUCKART äussert in den Jahresberichten 72 und 75 gegen die Ideen beider Forscher die gewichtigsten Einwände. Vor allem findet er 75, p. 457 u. a. in den METSCHNIKOFF'schen embryologischen Befunden keinen Beweis gegen seine Theorie des Polymorphismus, da ja bei *Agalmopsis bijuga* (*Stephanomia pictum*) die Larve sich nur in Polyp und Schwimmblase umbilde und letztere sehr viel eher als umgebildete Polypenfusseheibe denu als umgeschlagener Medusenschirm aufgefasst werden könne. Ein Umsehlagen des Schirms sei noch bei keiner Meduse beobachtet, dagegen fänden sich an den Fusseheiben mancher Polypen Drüsenzellen, die man wohl mit den luftabscheidenden in der Blase vergleichen dürfe. So wäre also die Siphonophorenlarve im einfachsten Falle ein Polyp, an dem nach und nach durch Kno-

spung die übrigen Individuen des Stocks entstehen; im gleichzeitigen Auftreten des kappenförmigen Deckstücks sowie des ersten Fangfadens neben dem Magenschlauch an der Larve sah LEUCKART nur eine cänogenetische Verschiebung der ersten Sprossungen auf das embryonale Stadium, wie ähnliches z. B. von BUSCH (51) für *Chrysaora* beschrieben wurde. Vom gleichen Gesichtspunkt aus hält er daher auch, der complicirten Larve wegen, die Calycophoren nicht für die Ausgangsformen der Siphonophoren, sondern für abgezweigte, besondern Verhältnissen angepasste Arten. Die einmal beobachtete anormale Tentakelverlagerung bei *Dipurena* vom Schirmrand an die Magenbasis könne mit viel geringerer Wahrscheinlichkeit als Ausgang für die auffallende Stellung des Fangfadens bei den Siphonophoren erachtet werden als die zerstreute Anordnung der Tentakel, wie sie bei den Claviden Regel ist (72). Wie unberechtigt sei es, weiterhin die oft so rückgebildeten Geschlechtsknospen als Medusen zu bezeichnen, dagegen nicht die nur des Magens entbehrenden, manchmal sogar mit Augenflecken und Tentakelrudimenten (*Praya medusa* METSCI.) ausgestatteten Schwimmiglocken (75). Wolle man wirklich Schwimmiglocke, Magenschlauch und Fangfaden beliebiger Siphonophoren oder ganze Eudoxien den Medusen gleichstellen, so bleibe durchaus unAufgeklärt, auf welche Weise der Magen von der Innenseite des Schirms auf die Aussenseite gelangte. Die Annahme MÜLLER's, dass die vier Eudoxienknospen einer auseinandergelegten Knospe entsprächen, sei völlig willkürlich, da aus solcher Teilknospe z. B. auch eine Geschlechtsknospe hervorgänge, die sonst ja allein einer Meduse gleichgestellt werde.

Diesen Ausführungen konnten die späteren Vertreter der Polymorphismustheorie nur wenig zufügen. CLAUS wies 78 METSCHNIKOFF nach, dass auch für seine Auffassung die Stocknatur der Siphonophoren und der Polymorphismus der einzelnen morphologischen Individuen erwiesen sei, „denn wenn die in Vergleich gestellten Gemmen am Magenstiel der *Sarsia* zu neuen Medusen sich gestalten, morphologisch also Anlagen von Individuen sind, so gilt Gleicher auch für die sprossenden Siphonophorenanhänge“. Diese würden in den Genitalglocken einer *Velella* z. B. die volle Medusenform erlangen, in den Mägen, Tastern, Glocken, Deckstücken aber reducire Medusen darstellen; für derlei Formverschiedenheiten böte der Polymorphismus der Hydractinien sowie die directe Ableitung der Meduse aus einem Polypen bei der Ephyrabildung an Scyphistomen Erklärung genug, so dass die Theile der Siphonophoren theils als polypoide und theils als medusoide

Individuen im Sinne LEUCKART's und alle selbst wieder als gleichwertig unter einander zu bezeichnen sind. Durch Nachweis dieser Homologien würde demnach METSCHNIKOFF's Theorie von der Verlagerung und Vervielfältigung der einzelnen Medusenorgane hinfällig.

So sehr erst CLAUS (63) LEUCKART's Kriterien beigestimmt hatte, so musste er doch später eines derselben zurückweisen, nach dem als Individuum alles das zu bezeichnen sei, was aus besonderer Anlage hervorgehe. Denn nach diesem Gesichtspunkt müsse der Nesselknopf am Fangfaden ebenso gut ein Individuum sein wie der Fangfaden selbst, weil beide in übereinstimmender Weise als gesonderte, schlauchförmige Vorstülpungen von Ektoderm und Entoderm sich darstellen. Man muss sich diesem Einwand durchaus anschliessen. Was giebt uns z. B. bei den Hydroidpolypen sichern Beweis für die Organnatur der Mundtentakel? Die Antwort ist: deren enge Beziehungen zum Polypenmund sowie ihre einfache Ausbildung; nicht herbeizuziehen aber ist die Art der Anlage, denn darin stimmen sie mit seitlich knospenden Polypen überein. Sehen wir nun die Tentakel über den Körper des Polypen sich verstreuen wie bei den Claviden und z. Th. ihre Beziehungen zum Mund verlieren, ausserdem zwischen den Tentakeln Polypen sprossen, so fällt auch das aus Lage und Verhalten geschöpfte Kriterium hinweg, und selbst das zweite, die Ausbildung betreffende, wird unstichhaltig, wenn gelegentlich zwischen den Tentakeln abweichende, mundlose Gebilde auftreten, von denen beim besten Willen sich nicht sicher angeben lässt, ob sie vergrösserte Tentakel oder rudimentäre Polypen sind. Die Werthbestimmung der Theile liegt bei den Hydroidstöcken noch sehr im Argen. Nach LEUCKART's Kriterium müsste auch, wie CLAUS treffend sagt, jeder Tentakel einer Meduse als Individuum aufgefasst werden. Wir thun daher gut, als Beweis für die Individualität der Siphonophorentheile nur die vergleichende Morphologie des ausgewachsenen Thieres heranzuziehen. Auch unsere Befunde an den Larven, hinsichtlich der Deutung der Larve selbst, gewinnen nur deshalb Beweiskraft, weil wir die Beziehungen der Larventheile zu denen des fertigen Thieres kennen.

Die unleugbaren Schwierigkeiten, welche aus der complicirten Beschaffenheit der Larven für die Polymorphismustheorie sich ergeben, sucht CLAUS (83) auf andere Weise als LEUCKART zu beseitigen. Er sagt zunächst p. 9: „Die Thatsache, dass auch bei den festsitzenden Hydroidstöckchen der Tubularidengruppe, insbesondere bei den Hydractiniden, ein ausgesprochener Polymorphismus auftritt, unterstützt die Auffassung LEUCKART's, bei deren Annahme freilich der phylogenetische Process,

durch welchen ein festsitzender Polypenstock zu einem frei beweglichen geworden ist, nicht so leicht abzuleiten sein dürfte, während der Umgestaltungsvorgang einer knospenden Meduse, wie der *Sarsia prolifera*, zu einer polymorphen Siphonophore erklärlicher erscheint. Indessen bereitet im letztern Falle wiederum die vorausgesetzte Dislocation bestimmter Medusentheile bedeutende Schwierigkeiten.“ Er nimmt nun p. 10 an, dass eine Polypenlarve — ähnlich vielleicht der von *Hydractinia* oder *Podocoryne* — an der Fixirung behindert wurde und dass dabei sich aus dem, am aboralen Pol angehäuften Zellenmaterial eine Knospungszone entwickelte, an der, ohne dass Stamm oder Stolonen entstanden, Polypen und Medusen hervorsprossen konnten. Die eine Knospe sollte zum Fangfaden, eine andere zum Geschlechtsthier u. s. w. sich ausgebildet haben, bis endlich die jetzt lebenden Calyco-phoren sich ergaben, aus denen wieder durch fortschreitende Differenzirung die übrigen Gruppen hervorgingen. Es würden somit die Siphonophorenlarven die Ausgangsform für die ganze Gruppe wiederholen und daher, gemäss HAECKEL's biogenetischem Grundgesetz, besondere Bedeutung für die Erkenntniss der paläontologischen Entwicklung der Siphonophoren gewinnen. Der complicirte Larvenbau würde nicht mehr auffallen und ebenso wenig die Locomotionsfähigkeit der ausgewachsenen Thiere, die bei Ableitung von festsitzenden Polypenstöcken kaum verständlich erscheint.

Die für die Calyco-phoren „charakteristische Entwicklungsweise, nach welcher am Larvenleib zuerst die Schwimmglocke, später Polyp und Fangfaden gebildet wird“, hält CLAUS nicht „für die ursprüngliche oder dieser zunächst stehende“. „Wollte man diesen Schluss ziehen“, so fährt er fort, „so würde die von uns versuchte Auffassung überhaupt unmöglich werden und eine abnorm gestaltete Meduse mit dislocirtem Magenschlauch und Fangfaden als Stammform der Siphonophoren zu betrachten sein. Vielmehr erscheint für die Ontogenie der Diphyiden die Annahme einer secundär eingetretenen Verschiebung in der zeitlichen Folge der Entwicklungsvorgänge um so weniger bedenklich, als wir innerhalb der Physophoridengruppe bei den nächst verwandten Gattungen eine so überraschende Verschiedenheit der sich entwickelnden Theile der Larve beobachten.“

Aber auch die von CLAUS vertretene Anschauung über die phylogenetische Ableitung der Siphonophoren löst die Schwierigkeiten nicht. Selbstverständlich ist die complicirte Siphonophorenlarve von der einfachen der Hydroidpolypen abzuleiten, wenn wir, wie es hier vertreten wird, die Siphonophoren selbst von den Hydroidpolypen ableiten.

Wir dürfen wohl auch mit CLAUS annehmen, dass durch Entwicklung einer Knospungszone am aboralen Pol der Hydroïdenlarve die eigen-thümlichen Verhältnisse der abgeleiteten Form angebahnt wurden. Diese nothwendige Beziehung beweist aber nicht das Geringste für die paläontologische Entwicklung der Siphonophoren. Wir hätten wohl ein Verständniss der Larve, nicht aber der fertigen Siphonophore gewonnen. Wie können wir phylogenetische Beziehungen zwischen einer *Praya* z. B. und ihrer Larve erkennen? Ich nenne mit Absicht eine *Praya* als eine der einfachsten Siphonophoren, und doch bedenke man, welcher Riesenunterschied zwischen dieser und einer Polypenlarve, an deren aboralem Ende sich eine Knospungszone ausbildet! Wer sich dessen bewusst ist, der muss vorbereitende Thierformen für die *Praya* selbst, nicht bloss für deren Larve fordern. LEUCKART erkannte solche in den festsitzenden Polypenstöcken, wenn er uns freilich auch nicht darüber Aufschluss gab, wie die Umbildung, Ablösung und Locomotion derselben sich ergeben haben mochte. METSCHNIKOFF und HAECKEL dachten an eine *Sarsia prolifera*, die allerdings bei oberflächlicher Be- trachtung manches mit einer Siphonophore gemein hat. CLAUS beraubt sich jeglicher solcher Stützen, denn, indem er die Siphonophoren aus Polypenlarven, die am Festsitzen verhindert wurden, hervorgehen lässt, giebt er eben an, dass die Organisation des Polypenstockes, zu dem die Larve gehörte, ohne Bedeutung für die Entwicklung der neuen Thierform war. Wir kennen nun zwar Thierformen, die von Larven abzuleiten sind, wie z. B. *Athorybia* von der *Stephanomia*-Larve, aber in diesem Fall bleibt eben die neue Form auf dem Larvenstadium stehen, die Larve wurde unter unwesentlichen Veränderungen geschlechtsreif; nicht aber entwickelt sich ein Drittes, das weder mit der Larve noch mit dem Mutterthier Uebereinstimmung zeigt. So wären die complicirtesten aller Thiere, die Siphonophoren, gewissermaassen neue Schöpfungen, was noch verwunderlicher erscheinen müsste, als wenn Polychäten wirklich aus *Trochophora*-ähnlichen Formen ihren Ursprung genommen hätten.

Doch schon die nähere Betrachtung der Siphonophorenlarven beweist sogar, dass wir in ihnen nicht das von CLAUS geschilderte Ausgangsstadium recapitulirt finden können. Alle Siphonophorenlarven verrathen eine weit complicirtere Organisation, als sie allein durch Auftreten einer Knospungszone am aboralen Pol beliebiger Polypenlarven bedingt wäre. Nach den in Theil I unter B gemachten Befunden ist es ganz ausgeschlossen, die Calycophorenentwicklung als eine secundär complicirte, der ursprünglichen fern stehende, wegen des Auftretens der Deck-

glocke, noch bevor der Polyp entsteht, aufzufassen, da dann überhaupt keine Siphonophorenlarve die ursprüngliche Entwicklungsweise zur Anschauung brächte. In keinem einzigen Fall ist die Siphonophorenlarve, selbst nur die kürzeste Zeit lang, ein Polyp, an dessen aboralem Ende es zur Ausbildung einer Knospungszone kommt; vielmehr zeigen uns Fälle wie die von *Stephanomia* und *Athorybia* aufs schlagendste, dass der Polyp selbst nichts weiter ist als eine Knospe am Planula-material, und dass dieses für alle Larventheile gleichmässig verwendet wird. Aber noch ein anderer gewichtiger Einwurf ist zu erheben. Die Knospungszone, die wir an jeder Siphonophore beobachten, liegt nie am Vorderende des Thieres, sondern stets an der Grenze der zwei Zonen, welche wir in Theil I unter C unterscheiden mussten. Gerade in dieser Hinsicht sind die einfachsten Siphonophoren, die Prayiden, maassgebend. Während alle Gruppen der Nährsäule sich von der Knospungszone aus nach rückwärts verschieben, rücken im Gegensatz hierzu die Knospen der Deckglocken nach vorwärts, und niemals finden wir eine Gruppenknospe zwischen die Deckglockenknospen oder, umgekehrt, eine solche zwischen die der hintern Gruppen eingereiht. Das offenbart sich aber bereits an der Larve. Nur die Larven von *Stephanomia*, *Agalma* und *Athorybia* bilden eine scheinbare Ausnahme, da hier am Stiel des kappenförmigen Deckstücks neue Deckstücke sprossen, die ja eigentlich nicht in die Schwimmzone hineingehören, sondern wie aus der Nährzone nach vorn verlagert erscheinen. Erinnern wir uns aber der phylogenetischen Ableitung des kappenförmigen Deckstücks vom Decktheil der larvalen Calycophorendeckglocke und betrachten wir die überzähligen Deckstücke als in gleicher Weise zu den später sich entwickelnden Schwimmglocken in Beziehung stehend wie das kappenförmige zur Blase, so ergiebt sich ein durchaus natürliches Verhalten.

Aus allem folgt eine ganz eigenartige Stellung der Siphonophorenlarve. Letztere wird nur dann verständlich, wenn wir — im Gegensatz zu allen genannten Forschern — die Beschaffenheit der Larve bei Erörterungen über die Phylogenie ganz ausser Acht lassen und in der Larve nicht mehr suchen als die Jugendform, die den Bauplan des ausgewachsenen Thieres bereits angedeutet zeigt, nicht aber des letztern paläontologische Entwicklung uns klar legt. Ueber diese wird unter B mehr gesagt werden. Die paläontologische Entwicklung der Larve selbst aber ergiebt sich ohne alle Schwierigkeit. Denn wie sich in der — wir wollen sagen — regellosen Colonic der Hydroidpolypen ein Individuum nach dem andern entwickelt und dem gemäss

auch die Planula erst zum Polypen wird, an dem ein neuer Polyp sprosst, so entstehen an der wohlgeordneten Siphonophorencolonie Gruppen von Individuen, die selbst Spiegelbilder des ganzen Thieres genannt werden dürfen, und ebenso entwickelt sich hier aus der Planula eine Individuengruppe, die auch bereits die Organisation der reifen Siphonophore verräth.

Die 1888 von HAECKEL aufgestellte Medusomtheorie fügt zu den 1869 entwickelten Ansichten nichts von principieller Bedeutung, was nicht schon von andern Autoren geäussert worden wäre. Unter Medusom versteht HAECKEL alle diejenigen Theile am Stamm der Siphonophoren, welche — nach ihm — gemeinschaftlich eine Meduse repräsentiren. Wir sahen bereits oben, dass schon A. AGASSIZ (65) in gleicher Weise bei der Beurtheilung des Siphonophorenkörpers vorging. Für die nothwendig vorausgesetzte Dislocation der Medusomtheile erbringt HAECKEL auch jetzt noch kein Beweismaterial. Ebenso wenig sicher begründet ist eine andere, die Entwicklungsgeschichte betreffende Annahme. Es sollen die Velelliden sich nicht, gleich den übrigen Siphonophoren, aus einer bilateral gebauten Larve entwickeln, sondern aus einer radiär-symmetrischen. Dieser Behauptung gegenüber machte schon CHUN (88) es wahrscheinlich, dass dem auch nur anscheinend radiär gebauten Stadium der *Rataria*, wo vier Fangfäden, doch einer grösser als die andern, sich rings um den primären Polypen gruppiren, ein bilaterales mit nur einem Fangfaden vorausgehe, und in der That haben uns ja die Befunde BEDOT's (94) ein solches kennen gelehrt (siehe Theil I unter B).

In ganz eigenartiger Weise haben neuerdings KORSCHELT u. HEIDER in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (90) versucht, die Entwicklung der Siphonophoren aus Hydroidstöckchen plausibel zu machen. Sie sagen p. 44: „Nehmen wir . . . an, dass ein Hydroidenstöckchen sich mit einer ausgebreiteten Basalplatte statt an einem festen Körper an der Wasseroberfläche festheftete — wie man dies gelegentlich an Scyphistomen beobachten kann — und die Fähigkeit gewann, in diesem Zustand unter günstigen Umständen weiter zu existiren, so ist durch diese Vorstellung der Uebergang von der festsitzenden zur freien Lebensweise durch ein Flottieren an der Wasseroberfläche vermittelt, eine Bewegungsform, die sich unter den Siphonophoren bei *Physalia* und *Velella* erhalten hat. Ja, wir brauchen uns bloss vorzustellen, dass der flächenhaft verbreiterte Basaltheil des Stammes, welcher die Anheftung an die Wasseroberfläche übernahm, sich kahnförmig einkrümmte und schliesslich seine

mit Perisarc überkleidete Basalfläche völlig einstülpte, um auf diese Weise die phylogenetische Entwicklung der Pneumatophore vorstellbar zu machen und diese Vorstellung durch die Erwägung zu unterstützen, dass ein solcher Entwicklungsgang Schritt für Schritt von gewissen Vortheilen für die Gesammtcolonie begleitet sein musste. Erst nach der Entwicklung dieses hydrostatischen Apparates wäre eine Los-trennung von der Wasseroberfläche und ein Hinabsteigen in grössere Tiefen ermöglicht gewesen. Die Pneumatophore wäre demnach jenes erste und ursprünglichste Organ, durch dessen Entwickluug die charakteristischen Eigenthümlichkeiten des Siphonophorenorganismus begründet wurden. Wir könnten durch solche Ueberlegung dazu geleitet werden, in jenen Formen mit erhaltenem apicalen Stigma (Rhizophysen, Physalien) die ursprünglichsten der jetzt lebenden Siphonophoren zu erkennen.“

Man sieht, eine Hypothese von weittragendster Bedeutung, welche die complicirtesten Siphonophoren für die einfachsten, die Calyco-phoren für secundär ausserordentlich stark modifieirte erklärt. Doch kann man ihr nur den Werth eines gelegentlichen, geistreichen Aperçus zuschreiben. Wollte man näher mit ihr rechten, so würde es die darauf verwendete Mühe nicht lohnen. Die angegriffene Partei würde dabei besser wegkommen als die angreifende. Denn da die aufgestellte Idee sich gar nicht auf positive Beweisgründe, sondern nur auf eine künstlich herbeigeholte Analogie stützt, so ist sie mit ernsten wissenschaftlichen Erwägungen gar nicht zu fassen, und jedes Eingeständniss unserer Schwächen, die wir, der sichern Erwerbung froh und deren Werth erkennend, nicht ver bergen würden, müsste den Gegner, dem nichts an unsren Erwerbungen, sondern allein an den Lücken darin liegt, immer wieder zu der billigen Bemerkung veranlassen: So lange ihr das und das nicht stricte beweisen könnt (z. B. die Ableitung der Blasen von Swimminglocken), so lange hat unsere Anschauung genau (!) so viel Wahrscheinlichkeit für sich wie die eure. Das würde ein aussichtsloser Kampf sein. Und bezeichnend ist für die Aufstellung solcher Hypothesen, dass ihre Vertreter um des bestechenden Gedankens willen die grössten Schwierigkeiten gering anschlagen und mit den leichtesten Mitteln alte, solide, bewährte Gebäude umstossen. Eine Behauptung KORSCHELT u. HEIDER's, die wichtigte, sei, um das zu erweisen, angeführt. Beiden Forschern scheint es einfacher, sich die Blase durch Umbildung aus einer Basalplatte entstanden zu denken als aus einer Swimminglocke. Wir brauchen nach ihnen uns nur vorzustellen, dass der Basaltheil des Hydroidenstockes kahnförmig sich

einkrümmte, und sofort war die Blase da. Diese ungesuchte Vorstellung soll ausserdem durch die Erwägung unterstützt werden, dass ein derartiger Entwicklungsgang Schritt für Schritt von Vortheil für den Stock gewesen ist. Warum Schritt für Schritt? Was konnte eine unvollständige Blase nützen? Welche Erwägung zeigt uns überhaupt den Nutzen der Blasenbildung? Am allerschwierigsten ist es doch für den Forscher stets, bei Untersuchungen über die Entstehung eines Organs festzustellen, ob mit der Bildung ein Nutzen verbunden war. Zumeist können wir nur eine Tendenz zur Entwicklung des Organs bei ursprünglicher Thierformen erkennen; so dürfte in dem Auftreten einfacher Schwimmlocken neben der vordern Deckglocke bei den Diphyiden die Tendenz zu einer besondern Verwerthung der Deckglocke — allerdings auch nur entfernt — angedeutet sein. Einen Nutzen können wir darin für die Siphonophoren nicht sehen, es wurde dadurch nur die Möglichkeit für Entstehung neuer Thierformen bei Einwirkung uns unbekannter äusserer Einflüsse gegeben. KORSCHELT u. HEIDER enthüllen uns auch nicht ihre Erwägungen, was sicher schwieriger gewesen wäre, als die Andeutung, dass solche Erwägungen möglich seien; sie begründen auch die Möglichkeit der Umbildung einer Basalplatte in eine Blase nicht im Geringsten. Welchen Nutzen haben dann aber genaue anatomische und embryologische Untersuchungen, wenn ihre übereinstimmenden Befunde, die die Verwandtschaft zweier Organe ergeben, gegen jede, ohne nähere Begründung vorgetragene Hypothese, als ungenügende sich erweisen sollen? Von Forschern, die ein Lehrbuch der vergleichenden Embryologie schreiben, sollte doch wirklich mehr Vertrauen in die Ergebnisse vergleichender Embryologie gesetzt werden.

Aber als Hauptschaden derartiger leichthin aufgestellter Hypothesen ist nicht die oberflächliche Beweisführung, deren man sich bedient, anzusehen, sondern dass überhaupt zufälligen Beobachtungen so grosser Werth eingeräumt wird, um daraufhin exacte wissenschaftliche Befunde in einem Lehrbuch in Zweifel zu ziehen. Weil eine Scyphomeduse gelegentlich an der Wasseroberfläche hängt, so könnte wohl auch ein Polypenstock mit der Basalplatte gleiche Haltung einnehmen und durch Gewöhnung allmählich zur *Physalia* werden. Trägt solche Naturwissenschaft unserm Causalitätsbedürfniss nur im Geringsten Rechnung? Kann man sich überhaupt mit solchen Annahmen genügen? Neben der Hypothese von KORSCHELT u. HEIDER, auch neben der von CLAUS lassen sich sicher noch eine Menge anderer ersinnen, die alle etwas Bestechendes haben, mit denen aber nichts an-

zufangen ist, da sie alle an Zufälligkeiten anknüpfen. Wirklich lohnen können doch nur Vermuthungen, die auf genauerer Kenntniss der in Frage stehenden Objecte selbst fussen und aus deren Baueigenthümlichkeiten die Entwicklungsrichtung zu erlauschen suchen.

B. Eigene Auffassung.

Im Nachfolgenden will ich versuchen, die in Theil I gewonnenen Befunde über die Organisation der einfachst gebauten Siphonophoren zur Erörterung der phylogenetischen Entwicklung dieser Thiergruppe zu verwerthen. Etwas Neues wird sich dabei in Hinsicht auf die Ursprungsstelle nicht ergeben, da ich in völliger Uebereinstimmung mit LEUCKART die Wurzel der Siphonophoren bei den Stöcken der Hydroidpolypen suche; nur zur Aufklärung über den Entwicklungs weg dürfte Einiges, bis jetzt wenig Beachtetes vorzutragen sein. Vor allem gilt es den Gesichtspunkt scharf zu fixiren, von dem wir uns bei den folgenden Ueberlegungen leiten lassen wollen.

Am dienlichsten erscheint es da, mit kurzem Rückblick auf die oben besprochenen Theorien die in diesen leitenden Gesichtspunkte festzustellen. LEUCKART, welcher zuerst den Vergleich der Siphonophoren mit Polypenstöcken eingehend durchführte, berücksichtigte ganz allein die ausgewachsenen Thiere. Vollauf beschäftigt mit deren eingehendem Studium, ebenso wie zur gleichen Zeit auch KÖLLIKER, GEGENBAUR und VOGT, konnte ihm weniger daran gelegen sein, die möglichen Zwischenstufen zwischen den bekannten Polypenstöcken und den einfachsten Siphonophoren, als welche er bereits die Calycothoren erkannte, anzudeuten, als zunächst seine Anschauung fest zu begründen und der alten ESCHSCHOLTZ'schen, nach welcher die Siphonophoren einfache Thiere waren, den Boden zu entziehen. Wie sehr ihm das gelang, muss um so mehr hervorgehoben werden, als eigentlich seinen Beweisen gegenüber die Anhänger der Medusentheorie weit weniger kritisch vorgingen. HAECKEL's erste Siphonophorenuntersuchungen betrafen in der Hauptsache die Entwicklungsgeschichte und bestimmten seine Auffassung, welche die Ableitung der Siphonophoren von Medusen vertrat. Mochte ihm hierfür auch die Lehre HUXLEY's und der beiden AGASSIZ willkommen sein, die alle drei auch die reifen Siphonophoren zu Medusen in Beziehung brachten, so stützte er sich zunächst doch auf die eigenen embryologischen Befunde, ihnen so grossen Werth beilegend, dass er seiner Arbeit als Motto das von ihm bereits früher aufgestellte biogenetische Grundgesetz vorschrieb: „Alle Erscheinungen, welche die individuelle

Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren begleiten, erklären sich lediglich aus der paläontologischen Entwicklung ihrer Vorfahren.“ Damit war aber eine neue Phase in der Siphonophorenforschung angetreten, nicht zu deren Gunsten. Denn indem jetzt die embryologischen Befunde für die Phylogenie am wichtigsten erschienen, vernachlässigte man geradezu die grossartigen anatomischen Befunde der Forscher aus den 50er Jahren und glaubte aus der Beschaffenheit der Larve alles übrige erschliessen zu können. METSCHNIKOFF darf als der Hauptvertreter dieser Richtung angesehen werden. So werthvoll seine embryologischen Befunde sind, so wenig berechtigt die Schlüsse, die er daraus zog. LEUCKART führte dagegen nochmals seine unanfechtbaren Ergebnisse zu Felde, indem er darlegte, an welchen Unmöglichkeiten ein Vergleich der Siphonophorenlarve mit Medusen scheitern müsse; aber umsonst. Denn noch 1888 vermochte HAECKEL die gleichen Ansichten, die er früher geäussert hatte, nur wenig abgeändert, wieder vorzutragen, ohne nur im Geringsten in eine eingehende Beweisführung einzutreten. Es scheint wirklich bei solchem Rückblick, als wenn die embryologischen Befunde — so verfehlt nebenbei ihre Deutung war — etwas fascinirendes für ihre Entdecker gehabt hätten, dass selbst die berechtigsten Vorstellungen dagegen unbeachtet verhallten. Aber selbst LEUCKART hatte dieser Richtung in etwas nachgegeben, als er die eigne Auffassung dadurch stützen zu müssen glaubte, dass er die Larve von *Agalmopsis bijuga* (*Halistema pictum* METSCH.) als die ursprünglichste Larvenform der Siphonophoren hinstellte und die der Calycophoren als abgeleitete erklärte. Wurde doch hierdurch die von ihm zuerst aufgestellte Entwicklungsreihe innerhalb der Ordnung durchaus umgestürzt und eine complicirte Physophore, weil ihre Larve durch secundäre Vereinfachung den Polypenlarven sich näherte, zum Ausgangspunkt für früher als einfacher erkannte Gruppen gestempelt.

Wieder einen neuen, aber, wir dürfen wohl sagen, unglücklichen Weg ging CLAUS. Auf Grund der LEUCKART'schen und eigener Befunde musste er den Vergleich der Larve mit Medusen unbedingt zurückweisen; er schloss sich auch nicht dem LEUCKART'schen Compromiss an, sondern erklärte weiterhin die Calycophoren für die einfachsten Siphonophoren, indem er im frühen Auftreten von Glocke und Fangfaden an der Larve nur cänogenetische Verschiebungen in der Entwicklung erkennen wollte. Aber da ihm die Anpassung von fest-sitzenden Polypenstöcken an die frei schwimmende Lebensweise kaum erklärbar schien, nahm er eine selbständige Entwicklung frei schwim-

mender Polypenlarven an und entschlug sich so selbst der geringen phylogenetischen Stütze, welche die Anhänger der Medusentheorie für ihre Ansicht hatten, indem sie die Vorfahren der Siphonophoren in den schwimmenden Medusencolonien einer *Sarsia prolifera* suchten. Anders vermag ich die CLAUS'sche Lehre nicht zu deuten (siehe unter A). Denn entweder entwickelten sich die am Festsitzen verhinderten Polypenlarven trotz dieser Verhinderung zu einem Polypenstock, der zu Grunde ging, weil er seinen natürlichen Existenzbedingungen entzogen war, oder die Larve entwickelte sich — was allerdings von vorn herein ganz unwahrscheinlich genannt werden muss — zu etwas ganz Neuem, zur Ursiphonophore. In diesem Fall war ohne Vorläufer eine neue Thierform ins Leben getreten, deren einfache Entstehung jedem, der den so complicirten Siphonophorenbau näher kennt, fast als Wunder erscheinen muss. — Weniger ans Wunderbare streift die Auffassung von KORSCHELT u. HEIDER, nach welcher ein ursprünglich festsitzender Polypenstock durch Anheftung der Basalplatte an die Wasseroberfläche zur Umbildung in eine *Physalia* sollte angeregt worden sein. Hier ist wenigstens der Ausgangspunkt festgehalten, den bereits LEUCKART als den einzige gebotenen erkannte, nur die Art, wie die Umbildung zur Siphonophore gedacht wird, ist als völlig willkürliche Annahme zu bezeichnen.

Die ursprüngliche Idee, die von LEUCKART, erscheint erst durch die neuern Untersuchungen von CHUN einigermaassen gefördert. Obgleich ich in dieser Arbeit zu wesentlich abweichenden Resultaten kam, ist doch nicht zu leugnen, dass der von CHUN eingeschlagene Weg, durch genauestes Studium nicht allein den Werth der Anhänge am Siphonophorenkörper, sondern besonders auch deren Anordnung festzustellen, die nähere Erkenntniss des paläontologischen Entwicklungsganges der Siphonophoren möglich macht. Was nützt es, mit zufälligen Vorgängen zu rechnen, die uns immer nur die Anregung zu Umbildungen, nicht aber die nothwendige Aufeinanderfolge derselben vorführen? Nur die intimste Kenntniss der Thatsachen lehrt, was als wesentlich im Entwicklungsgang dieser so eigenartigen Thiergruppe zu erachten st, und nur darauf gestützt können wir auf die Vorläufer derselben schliessen. Das Studium der Larven kommt dabei nur in so weit in Betracht, als es für das Verständniss der reifen Formen Mitbedingung ist. Dagegen in der Larvenentwicklung die paläontologische Entwicklung der Vorfahren recapitulirt zu sehen, heisst denn doch, die Stärke der Lebensbedingungen, welchen die betreffende Form unterliegt und die eben zu ihrer Entstehung führten, wesentlich unterschätzen. Die Larve

kann um so weniger an die Urahnen ihres eigenen Mutterthieres erinnern, als gerade sie, weil anpassungsfähiger als letzteres, relativ stärker von der Ausgangsform abändern dürfte. Die Eigenartigkeit der Siphonophorenlarve und die grossen Verschiedenheiten zwischen den Larven nur einer Gruppe, z. B. der Physophoren, scheinen hierfür die erheblichsten Documente abzugeben.

Es bleibt nach dem Gesagten für dieses Capitel nur die Erörterung übrig, wie wohl aus festsitzenden Polypenstöcken Siphonophoren entstanden sein möchten. Wir wollen diese Frage nach dem oben als richtig erkannten Gesichtspunkt zu beantworten versuchen. Zunächst ganz allgemein: Ist die Vorstellung wirklich so schwierig, dass Polypenstücke oder Theile derselben frei schwimmend wurden? Meiner Ansicht nach ist das nicht der Fall. Eine Anbahnung dazu ist bereits darin zu erkennen, dass neben festsitzenden Nährpersonen frei bewegliche Geschlechtspersonen, die Medusen vorhanden sind, die den ursprünglichsten Polypenformen, zu welchen wir, wie ich nicht zweifle, *Hydra* rechnen müssen, abgehen. Stellen wir uns nun vor, dass die Medusen, ohne Rückbildung zu erfahren, am Stamm haften blieben und durch ihre energische Thätigkeit Zweige der Stöcke losrissen und mit sich fortführten. In diesem Fall ergab sich eine frei schwimmende Polypencolonie, die, falls ihre Theile in vortheilhafter Weise angeordnet waren, wohl existenzfähig sein mochte. In der Anordnung der Theile haben wir ebenso sehr ein entscheidendes Moment für die freie Beweglichkeit zu sehen wie in der Anwesenheit für solch neue Lebensweise geschickter Theile. Doch dürfen wir in Hinsicht auf diese Voraussetzungen ziemlich bescheiden sein, wie uns jede *Sarsia gemmifera* (CHUN 95) beweist. Mit ihren gleichartigen Knospen am weit verlängerten Magenstiel stellt sie sich zur freien Bewegung nicht sonderlich viel begünstigter dar als ein dichotom verzweigter Ast eines Polypenstockes, an dem die Geschlechtspersonen, ohne Rückbildung zu erfahren, haften blieben. Denn nach CHUN's Abbildungen wächst jede Tochterknospe bei der Entwicklung von Enkelknospen am Magenstiel zu einem Zweig aus, der durch Ausbildung von Urenkelknospen sich wieder verzweigen würde. Bei den einfachsten Siphonophoren selbst finden wir da weit günstigere Verhältnisse. Wer daher die Siphonophoren zu den Sarsien in phylogenetische Beziehungen bringt, der hat, wie mir scheint, schon wegen dieser dichotomen Stammverzweigung grössere Schwierigkeiten zu überwinden als bei einer Ableitung von besonders geeignet erscheinenden Polypenstücken.

Und warum sollten sich deren, wenn sie auch jetzt noch nicht

bekannt sind, nicht noch auffinden lassen? Eine Calycophore zeigt die Summe ihrer vierlei Anhänge in durchaus gesetzmässiger Weise am Stamm angeordnet. Machen wir nun die einzige Voraussetzung, dass eine *Praya* sich mit der ventralen, anhangsfreien Stammseite dem Boden auflege und mittels drüsigen Ektoderms ihm verklebe, so haben wir einen Polypenstock, der sich einigermaassen mit den Clavidenstöcken vergleichen lässt. Wir haben uns an der *Clava* eine reichere Arbeitstheilung und eine gesetzmässigere Gruppierung der Personen, als sie in der That vorhanden ist, sich vollziehend zu denken. Natürlich könnte an Stelle der *Clava* auch jede andere Form mit einseitig am verbindenden Stamm oder Wurzelwerk angeordneten Personen herangezogen werden; finden wir doch die Tendenz zur Arbeitstheilung, die sich bei *Clava* auf die Herausbildung von nur zwei Arten von Anhängen — Polypen und Gonophoren — beschränkt, bei andern Familien viel stärker angedeutet. Doch bleibt das Deckstück den Polypenstöcken, wie es scheint, ganz fremd, und auch für die Anlage complicirter Fangstücke finden wir nur die ersten Spuren; indessen entdeckt man vielleicht noch Stöcke, die grössere Annäherung an die Siphonophoren zeigen.

Alle Schwierigkeiten bei einem Versuche, die phylogenetische Entwicklung der Siphonophoren darzulegen, fliessen darin zusammen, die den Calycophoren eigenthümliche Abstossung der Stammgruppen als frei schwimmende Eudoxien zu erklären. Dieses, den ursprünglichsten Arten eigene Verhalten verliert sich schon bei den höher differenzierten Calycophoren und fehlt den übrigen drei Unterordnungen durchaus; es erscheint demnach nicht wie eine Neuerwerbung der Siphonophoren, sondern dürfte; von den Vorfahren ererbt worden sein. Vielleicht haben wir in der Entwicklung von Eudoxien an Polypenstöcken überhaupt dasjenige Moment zu erkennen, welches zur Ausbildung der Siphonophoren Anstoss gab. Denn in ihm offenbart sich bereits das Bestreben, Säumen von Individuen frei beweglich zu machen. Eine Eudoxie ist ihrem physiologischen Werth nach — wenigstens so weit wir bis jetzt darüber unterrichtet sind — Träger der Geschlechtsstoffe. Eine ganze Stammgruppe löst sich bei den diöcischen Calycophoren ab, um die Stammgruppen andersgeschlechtiger Thiere aufzusuchen, und ist vermöge ihres complicirten Baues, wie es scheint, für lange Zeit zur Wanderung befähigt. Ja, die von der Eudoxic abgestossenen Gonophoren besitzen in den meisten Fällen eigene Schwimmfähigkeit und können so auch isolirt noch zur Verbreitung der Geschlechtsstoffe beitragen.

Dem gleichen Zweck wie die Eudoxie der Calycophoren dient bei

sehr vielen Hydroidstöcken der freibewegliche Gonophor, die Meduse, allein. Wer nun bloss an die grossen schönen Narco- und Trachymedusen denkt, dem dürfte der Ersatz solcher Gonophoren durch Eudoxien wenig vortheilhaft erscheinen; indessen kommen für unsren Vergleich nur die kleinen Lepto- und Anthomedusen in Betracht, da ja bei jenen Formen durch Unterdrückung der stockbildenden Nährthiere die Gonophoren an Leistungsfähigkeit gewinnen mussten. Eine Eudoxie zeigt nun gegenüber den Medusen einen Fortschritt und einen Rückschritt. Sie erscheint ausserordentlich complicirt als Stamm von vier Personen; dagegen ist jede der vier Personen im Vergleich zur Meduse vereinfacht, da sie nur einen Theil der Eigenschaften in sich vereinigt, die gemeinsam eine Meduse auszeichnen. Behalten wir diese theilweise Vervollkommnung und theilweise Vereinfachung im Auge, so wird sofort klar, dass, falls überhaupt Eudoxien den Hydroidstöcken nicht ganz fremd sind, sie nur bei Formen vorkommen werden, an denen eine weit vorgeschrittene Arbeitstheilung nachweisbar ist. Denn im Sinne einer Arbeitstheilung liegt die Uebertragung von Thätigkeiten, die ursprünglich von einer Person ausgeübt wurden, auf mehrere Personen zu Gunsten dieser Thätigkeiten. Wie sich der Polyp, die Urform der Hydroïden, zeitig von der Production der Geschlechtsstoffe befreite, so giebt er schliesslich auch die Function des Beutefanges auf, und ebenso wird die zuerst an den Gonophoren durch Ausbildung von Gallertmassen entwickelte Schutzleistung schliesslich besondern Individuen überwiesen. Folgern wir aber in solcher, wie mir scheint, nicht unberechtigter Weise, so werden wir sofort noch zu weitern Folgerungen gedrängt. Eine Fangperson und eine Schutzperson können der Nährperson — um deren Versorgung und Schutz es sich ja doch in erster Linie handelt — nur Nutzen bei unmittelbarer Benachbarung gewähren, da wir die Herausbildung sehr grosser, für viele Polypen genügender Schutz- und Fangapparate nicht als ursprünglichen Vorgang betrachten dürfen. Es erscheint weiterhin selbstverständlich, dass sich der gleichfalls schutzbedürftige Gonophor auch in unmittelbarer Nähe dem Schutzstück anlagern wird. So ergiebt sich also als ungezwungene Folge einer hochentwickelten Arbeitstheilung die innige, secundäre, gruppenweise Vereinigung aller der verschiedenartigen Personen, deren Eigenschaften primär in einer einzigen Person vereinigt waren; es entwickelten sich am Hydroïdenstock Individuengruppen, die, physiologisch, je einer Narco- oder Trachymeduse zu vergleichen sind.

An Gruppen von dem beschriebenen Bau dürfen wir noch folgende

Specialisirung in der Anordnung der Personen als zweckgemäße voraussetzen. Zweifellos verlangte die Abhängigkeit der Nährperson von der Fangperson die engste räumliche Annäherung; dagegen lag zur Geschlechtsperson keine gleich innige Beziehung vor, und wiederum die Deckperson musste sich allen dreien gegenüber gleich zugehörig und gleich selbständige erweisen. So war auch in dieser Hinsicht ein Verhalten angebahnt, das wir am Calycophorenstamm in so regelmässiger, consequenter Weise durchgeführt finden und das vor allem bedeutungsvoll erscheint, wenn, wie wir annehmen wollen, die Gruppen sich abzulösen und frei umher zu schwimmen vermochten.

Der im Obigen geschilderte hoch differenzierte Polypenstock bestand, um es kurz zu recapituliren, aus Gruppen zu je vier Personen, die in gewissen Abständen der dorsalen Seite eines mehr oder weniger regelmässig gestalteten Stammes aufsassen. Von diesem Entwicklungsstadium bis zur einfachsten Calycophore, *Sphaeronectes*, ist aber noch ein weiter Schritt, nicht bloss in Hinsicht auf das physiologische, sondern auch auf das morphologische Verhalten. Denn wenn wir auch für die einzelnen Gruppen gedachten Stockes den Gewinn freier Locomotion behaupten dürfen, so ist doch an Beweglichkeit des ganzen Stockes oder einer beliebigen Summe von Gruppen kaum zu denken. Um diese zu ermöglichen, bedurfte es der Herausbildung selbständiger grosser Bewegungs- und Schutzapparate, welche eine Menge von Personen zu beherrschen vermochten. Wir berühren hier einen Punkt, dem bis jetzt nur sehr geringe Beachtung geschenkt wurde und der uns zu einer kleinen Abschweifung nötigt.

Welche morphologische Bedeutung ist den Anhängen der Deckschwimmzone der Calycophoren zuzuschreiben? Haben wir in ihnen Stammgruppen zu sehen, an denen Polyp und Fangfaden zu Gunsten einer besonders mächtigen Entwicklung von Gonophor und Deckstück unterdrückt wurden, oder repräsentieren sie phylogenetisch Bildungen eigener Art? Ich möchte die letztere Ansicht aus folgenden Gründen vertreten. Zunächst sehen wir zwischen Deckstück und Glocke die engen räumlichen Beziehungen, welche sie an den Gruppen der Nährzone nur kurze Zeit erkennen lassen, dauernd gewahrt — doch könnte das immerhin ein secundäres Verhalten sein. Zweitens erweist sich der Locomotionsteil der Deckglocken niemals als Gonophor, sondern stets nur als einfache Schwimmglocke — indessen sahen wir auch an den Gruppen einiger Calycophoren die erste Gonophorenknospe sich zu einer einfachen Schwimmglocke umwandeln (z. B. *Praya plicata* [*diphyes* KÖLL.]) und als solche sich dauernd erhalten. Der dritte

Grund ist meiner Ansicht nach aber entscheidend. Gerade am Vorderende des Stammes, wo die riesigen Deckglocken sich anheften, finden wir die Gruppen der Nährzone in embryonalem Zustand, und erst in einiger Entfernung nach rückwärts gewinnen sie vollkommene Ausbildung, ja bei allen Arten, die Eudoxien abstossen, kommen sie am Stamm überhaupt nicht zur völligen Reife. Als vierter Grund ist anzuführen, dass die Entwicklung der Deckglocken in entgegengesetzter Richtung zu der an der Nährzone nachweisbaren sich vollzieht, so dass also auch die einfachsten Siphonophoren deutlich in zwei Zonen zerlegt erscheinen, die in morphologischer und physiologischer Hinsicht sich vollkommen von einander unterscheiden. Allein *Apolemia* zeigt durch das Auftreten von Tastern in der Schwimmzone eine Annäherung an die Verhältnisse der Nährzone, doch gestatten uns die Befunde an den einfacher gebauten Calycophoren, dieses Verhalten als ein abgeleitetes zu bezeichnen.

Nothwendige Voraussetzung für die Entwicklung der Hydroïdenstücke zu Siphonophoren bleibt, wie bereits gesagt, das Auftreten grosser Bewegungs- und Schutzapparate. Damit erledigt sich auch die interessante Frage, warum bei den einfachen Calycophoren Doppelpersonen gleich den Deckglocken vorhanden sind, die den Physophoren abgehen, die Calycophoren also complicirter gebaut erscheinen lassen. Warum mangeln den Physophoren die Decktheile an den Glocken der Schwimmzone? Die Antwort ergiebt sich aus der überreichenen Ausbildung von Deckstücken an der Nährzone, welche diese vom Schutz der vordern Zone unabhängig machen. Bei den Calycophoren kommt auf je drei Personen nur ein Deckstück, die Nährzone ist hier also viel schutzbedürftiger, und wir sehen auch in den Fällen, wo von den Deckglocken nur ein ganz unvollkommener Schutz wegen riesigen Wachsthums des Stammes geboten werden kann (*Praya cymbiformis*, *plicata*, *dubia*, *Diphyes quadrivalvis*), die Deckstücke an Umfang beträchtlich gewinnen und in umfassenderer Weise, als es sonst an den Stammgruppen, so lange sie am Stamm verharren, beobachtet wird, den übrigen Anhängen Schutz gewähren. — Wenn übrigens die Ableitung des Segels der *Velella* vom kappenförmigen Deckstück der Physophorenlarve richtig ist, so zeigt sich auch diese höchstentwickelte Siphonophore mit einer Deckschwimmzone ausgestattet, die der der Calycophoren durchaus homolog ist.

Die im Obigen dargelegten Betrachtungen über fortschreitende Differenzirung bei den Hydroïdenstücken, die zur Entwicklung der

Siphonophoren führen möchte, sollten selbstverständlich nur ein durchaus skizzenhaftes Bild des Entwicklungsganges bieten. Es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass Zweige von Hydroïdenstöckchen, deren Personen in geschilderter Weise differenzirt und angeordnet sind und welche grosse Deckglocken entwickeln, zur Ablösung und Locomotion befähigt erscheinen. Speciellere Angaben können vor der Hand bei unserer unvollständigen Kenntniss der Siphonophoren sowohl wie der Hydroïdenstöcke nicht gemacht werden. Ob aber nicht eine eingehende Untersuchung letzterer Thiergruppe grössere Anhaltspunkte für die hier aufgestellten Vermuthungen liefern dürfte, als es bis jetzt den Anschein hat? Denn ich verhehle mir durchaus nicht, wie sehr meine Erörterungen in der Luft schweben, da bei den uns bekannten Polypenstöcken weder nur entfernt eine gleich tief einschneidende Arbeitsteilung noch eine Gruppierung der Personen, wie sie hier von den Vorläufern der Siphonophoren gefordert wird, nachgewiesen wurde. Nur in der Tendenz der Arbeitsteilung bei den Polypenstöcken sowie in der sehr wahrscheinlicher Weise hohen phylogenetischen Bedeutung der Eudoxienbildung waren wichtige Stützen zu erkennen.

Nun zum Schluss noch einige Worte über die Bedeutung der Siphonophorenanhänge als Personen oder Organe. Im physiologischen Sinne unterliegt es keinem Zweifel, dass jeder Anhang als Organ zu bezeichnen ist; aber auch in Hinsicht auf die Morphologie lässt sich manches für die Berechtigung solcher Bezeichnung vorbringen. Die Siphonophorenlarve ist, wie wir sahen (Theil I unter B), keine Meduse, aber auch kein Polyp mit aboraler Knospungszone, sondern vielmehr ein höchst regelmässig gebauter Polypenstock, der bereits im Bau deutlich die Grundzüge der Organisation des ausgewachsenen Thieres verräth. Wir stehen hier vor einer sehr bedeutungsvollen Thatsache. Obgleich die ersten aus der Planula hervorgehenden Entwicklungsstadien Vielheiten von Hydroïdpersonen darstellen, zeigen sie doch diese in engster Weise zu einer Einheit zusammengruppirt, so dass Polyp, Glocke etc. mehr als Organe denn als Individuen erscheinen. Alle Theile entstehen an der Planula an bestimmten Stellen, welch gesetzmässige Anordnung für sämmtliche Siphonophoren gilt. Man wird an die Entwicklungsvorgänge bei manchen Metazoeniern gemahnt, wo bestimmte Partien des Eies bestimmte Theile des ausgebildeten Körpers aus sich hervorgehen lassen. Natürlich ist dieser Vergleich nur cum grano salis zu verstehen, denn die Theile der Siphonophorenlarve bewahren zumeist eine grosse Selbständigkeit; nur bei den Chondrophoren — von denen noch zu sprechen sein wird

— dürften die Verhältnisse etwas anders, dem Vergleich entsprechender, liegen. Ich wollte nur gebührend hervorheben, dass bei allen Siphonophoren das Planulamaterial direct in mehrere Theile, welche Personenwerth haben, sich zerlegt, nicht bloss eine einzelne Person, entweder Meduse oder Polyp, aus sich entstehen lässt.

Wir müssen doppelt vorsichtig sein, die Larventheile Organe zu benennen, so eng auch ihre physiologische und morphologische Zusammengehörigkeit ist, da es sich nicht um Organe von gleichem, sondern von höherem morphologischem Werth als bei den andern Metazoen handeln würde. Vor der Hand thun wir darum wohl gut, möglichst die Bezeichnungen Organ wie Person für ihre Theile zu vermeiden und einfach von Anhängen, so wenig bezeichnend das Wort auch ist, zu reden.

Mit Sicherheit lässt sich nur behaupten, dass innerhalb der Gruppe der Siphonophoren die Tendenz herrscht, eine neue, höhere Einheit aus einer Colonie von Metazoenpersonen zu entwickeln. Schon bei den Calycophoren ist die morphologische Abhängigkeit der einzelnen Anhänge von einander eine grosse, wie die engen Beziehungen beider Stammzonen zu einander beweisen. Erst die Anordnung der Anhänge in zwei Zonen macht den Polypenstock zur Siphonophore, und gerade dieses Moment giebt auch den Ausschlag für die Auffassung der Larve. Man darf die Larve nicht durchaus einer Stammgruppe vergleichen, an welcher nach und nach neue Gruppen sprossen, die in ihrer Gesamtheit die Siphonophore ergeben. Das würde der Fall sein, wenn dauernd zwischen den vier Anhängen der Larve enge Beziehungen gewahrt blieben, wie es eben an einer Stammgruppe der Fall ist, oder wenn bei der bedeutenden Entwicklung der larvalen Deckglocke, die wir mit Glocke + Deckstück jeder Eudoxie vergleichen müssen, der larvale Fangfaden und Polyp zu Grunde gängen. Damit erwiese sich die larvale Deckglocke als Rudiment einer Stammgruppe, und zugleich würden wir in der ganzen Siphonophore eine Colonie von vierzähligen Individuengruppen erblicken müssen. Aber die Befunde widersprechen dem, zugleich Zeugniss für eine weit individuellere Ausbildung der ganzen Siphonophore ablegend. Polyp und Fangfaden sondern sich sogleich an der Larve aufs Schärfste von der Deckglocke, indem neben und vor ihnen Deckstück und Gonophor sich entwickeln, genau wie es bei jeder andern Stammgruppe der Fall ist. Weitere Beweise für die zweizonige Beschaffenheit wurden bereits oben gegeben. Die larvale Deckglocke repräsentirt also bereits die eine, vordere Zone der Calycophoren; Polyp, Fangfaden, nebst dem nachträglich sprossenden Deckstück und

Gonophor die andere, hintere Zone. — In fortschreitendem Entwicklungsgang differenziren sich nun die Siphonophoren höher und höher. Bei den Physophoren kommt es durch Stammverkürzung zu Formen wie *Physophora* und *Angela*, deren Anhänge immer mehr räumlich sich nähern; bei *Angela* findet sogar (siehe Mittheilung III) bereits eine directe Verschmelzung von Anhängen statt. Die Cystophoren sehen wir gleichfalls in Formen mit verkürztem Stamm gipfeln, der hier sogar direct in die Blase einbezogen ist. Am höchsten differenzirt erweisen sich aber die Chondrophoren. Wie wir in Mittheilung III sehen werden, fehlt hier der Stamm vollständig, sämmtliche Polypen sind, ca. zur Hälfte ihres Körpers, derart verschmolzen (Centralkörper), dass der auf die einzelnen entfallende Anteil nicht zu bestimmen ist; die Blase tritt durch eigenthümliche Umbildung des Lufttrichters in engste Beziehung zu den Polypen, so dass auch hier vielleicht der verschiedenwerthige Anteil im Ektoderm nicht festgestellt werden kann. Am interessantesten stellen sich aber die Verhältnisse an Kamm und Randsaum dar, wenn die Theil I unter B aufgestellte Hypothese sich bewahrheiten sollte, dass in beiden, die ohne Grenze in einander übergehen, eine grössere Summe aufs innigste verschmolzener Deckstücke zu erkennen ist. Da schliesslich auch Kamm und Randsaum von der Blase nicht scharf geschieden sind, so würden nur noch die freien Theile der Polypen und die Fangfaden an einen Thierstock gemahnen, im Uebrigen aber die Individualisirung des ganzen Organismus durchgeführt erscheinen. Die Chondrophoren würden dem zu Folge, wenn wir die Protozoen als Personen erster, die Metazoen mit Ausschluss der Chondrophoren als solche zweiter Stufe betrachten, als Personen dritter Stufe aufzufassen sein.

Literaturverzeichniss.

- AGASSIZ, ALEX., 1865, North American Acalephae, in: *Illustr. Cat. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, No. 2.
- AGASSIZ, LOUIS, 1862, Contributions to the Natural History of the U. S. of America. Boston 1857—62, V. 4.
- BEDOT, M., 1894, Note sur une larve de Velella, in: *Rev. Suisse Zool.*, V. 2.
- BUSCH, W., 1851, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbelloser Seethiere.
- CHUN, C., 1882, Ueber die cyclische Entwicklung der Siphonophoren, in: *SB. Akad. Berlin*, V. 26.
- 1887, Zur Morphologie der Siphonophoren, in: *Zool. Anz.*, V. 10, p. 511 u. p. 557.
 - 1888, Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise, in: *SB. Akad. Berlin*, V. 49.
 - 1891, Die canarischen Siphonophoren. I. Stephanophyes superba und die Familie der Stephanophyiden, in: *Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt*, V. 16.
 - 1892, Die canarischen Siphonophoren. II. Die Monophyiden, *ibid.* V. 18.
 - 1895, Atlantis. I. Die Knospungsgesetze der proliferirenden Medusen, in: *Bibl. Zool.*, Heft 19, Lief. 1.
- CLAUS, C., 1863, Neue Beobachtungen über die Structur und Entwicklung der Siphonophoren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 12.
- 1878, Ueber Halistemma tergestinum, nebst Bemerkungen über den feinern Bau der Physophoriden, in: *Arb. Zool. Inst. Wien*, V. 1.
 - 1883, Ueber das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden etc., *ibid.* V. 5, Heft 1.
 - 1889, Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren und deren phylogenetische Ableitung. Eine Kritik von E. HAECKEL's sog. Medusomtheorie. *Ibid.* V. 8.
- CUVIER, G., 1817, *Le règne animal*, V. 3.
- EDWARDS, MILNE H., 1841, Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacées des côtes de la France, in: *Ann. Sc. Nat. Zool.*, (2) V. 16.
- ESCHSCHOLTZ, J. FR., 1829, System der Acalephen.
- FEWKES, W., 1885, On the development of Agalma, in: *Bull. Mus. Harvard*, V. 11.
- GEGENBAUR, C., 1853, Beiträge zur näheren Kenntniss der Siphonophoren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 5.
- HAECKEL, E., 1869, Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren, Utrecht.

- HAECKEL, E., 1879, Das System der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen, in: *Denkschr. Ges. Jena.*
- 1888, Report on the Siphonophorae, collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—76.
- HUXLEY, TH. H., 1849, On the anatomy and affinities of the Medusae, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London.*
- 1859, The Oceanic Hydrozoa, *Ray Soc.*
- KOROTNEFF, A., 1884, Zur Histologie der Siphonophoren, in: *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, V. 5.
- KORSCHELT und HEIDER, 1890, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere.
- KOWALEWSKY, A., 1868, in: *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen*, p. 156.
- LAMARCK, 1816, *Animaux sans vertèbres.*
- LESUEUR, 1813, Mémoire sur quelques nouvelles espèces de Mollusques et Radiaires, in: *J. Physique*, V. 77.
- LEUCKART, R., 1848, Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere.
- 1851, Ueber den Bau der Physalien und Siphonophoren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 3.
- 1853, Die Siphonophoren, eine zoologische Untersuchung.
- 1854, Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza, in: *Arch. Naturg.*, Jahrg. 20, V. 1.
- 1872, Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niedern Thiere während der Jahre 1870—71, *ibid. Jahrg. 38.*
- 1875, Dasselbe, während der Jahre 1872—75, *ibid. Jahrg 41*, V. 2.
- LO BIANCO, 1890, Metodi usati nella Stazione Zoologica per la conservazione degli animali marini, in: *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, V. 9.
- METSCHNIKOFF, E., 1870, Beiträge zur Kenntniss der Siphonophoren und Medusen, in: *Verh. Ges. Naturkunde Moskau*, V. 8.
- 1874, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 24.
- MÜLLER, P. E., 1871, Iagttigelser over nogle Siphonophorer, in: *Naturhist. Tidskr.*, V. 7.
- SCHNEIDER, K. C., 1892, Einige histologische Befunde an Cölenteraten. in: *Jen. Zeitschr.*, V. 27.
- 1895, Mittheilungen über Siphonophoren. I. Nesselzellen, in: *Zool. Anz.*, V. 19.
- VOGT, C., 1848, *Ocean und Mittelmeer.*
- 1851, Zoologische Briefe, V. 1.
- 1854, Sur les Siphonophores de la mer de Nice.

Erklärung der Abbildungen.

A b k ü r z u n g e n , w e l c h e f ü r a l l e F i g u r e n g e l t e n .

<i>G</i>	Gonophor	<i>s. D</i>	secundäres Deckstück
<i>Gl</i>	Schwimmglocke	<i>F</i>	Fangfaden
<i>Gl. t</i>	Glockentheil	<i>P</i>	Polyp
<i>D. Gl</i>	Deckglocke	<i>T</i>	Taster
<i>Bl.</i>	Blase	<i>St</i>	Stamm
<i>D</i>	Deckstück	<i>Kn</i>	Knospe
<i>k. D</i>	kappenförmiges Deckstück		

<i>schw. s</i>	Schwimmsack	<i>en. c. d. Gl. t</i>	Entodermcanal d. Glockentheils
<i>st. c</i>	Stielcanal	<i>n. g. d. st. c</i>	Nebengefäße des Stielcanals
<i>Gl. g</i>	Glockengefäß	<i>m. l</i>	Muskellamelle

<i>g</i>	Gallerte	<i>l. fl</i>	laterale Fläche
<i>sch. h</i>	Schutzhülle	<i>pr. fl</i>	proximale "
<i>en. c</i>	Entodermcanal	<i>d. fl</i>	dorsale "
<i>por</i>	Porus	<i>pr. v. k</i>	proximale ventrale)
<i>s. tr</i>	Safttropfen	<i>prim. pr. v. k</i>	primäre pr. v.
<i>s. b</i>	Saftbehälter	<i>sec. pr. v. k</i>	secundäre pr. v.
<i>pr</i>	proximaler	<i>pr. d. k</i>	pr. dorsale
<i>di</i>	distaler	<i>r. pr. k</i>	rechte pr.
<i>r</i>	rechter	<i>l. pr. k</i>	linke pr.
<i>l</i>	linker	<i>r. d. k</i>	rechte dorsale
<i>träg. d. D</i>	Träger des Deck- stücks	<i>r. di. k</i>	rechte distale
		<i>r. v. k</i>	rechte ventrale

Kante

<i>n. kn</i>	Nesselknopf	<i>n. k</i>	Nesselkapsel
--------------	-------------	-------------	--------------

<i>ec. w</i>	Ektodermwulst	<i>l. str</i>	Leberstreifen
<i>s. kl</i>	Secretklumpen		

T a f e l 43.

Fig. 1. *Agalma rubrum*, junges Thier: Deckstück. Der Entodermcanal endet blind geschlossen am distalen Deckstückende unter einem Ring von Nesselkapseln.

Fig. 2. *Agalma elegans*, Larve. Von der ventralen Seite gesehen. Die Deckstücke (das primäre kappenförmige [k. D.] und die secundären, blattförmigen [s. D], in denen der Entodermcanal distal ausmündet) sitzen einem gemeinschaftlichen Träger (*tr.d.D*) an, welcher hinter der Blase, in unmittelbarer Nachbarschaft des Fangfadens (*F*) entspringt. Ebenda entwickelt sich der erste Taster (*T*). Der Polyp (*P*) ist stark contrahirt. Das vierte secundäre Deckstück ist abgelöst.

Fig. 3. Dieselbe Larve von der rechten Seite gesehen.

Fig. 4. Dieselbe Larve in kleinerem Maasstab von der dorsalen Seite gesehen, um die Form des kappenförmigen Deckstücks zu zeigen.

Fig. 5. *Praya plicata*, Deckstück. Der Saftbehälter mündet durch einen feinen Canal distal in eine Grube, deren Epithel verdickt ist, aus. Der eigentliche Stielcanal fehlt, dagegen sind die 5 Nebengefässen (*n.g.d.st.c*), welche an der Oberfläche der Gallerte verlaufen und höchstens am distalen Ende in diese eindringen, dargestellt.

Fig. 6. *Sphaeronectes gracilis*, von links gesehen. Entwicklung der Stammgruppen.

Fig. 7. *Abyla pentagona*, Stammgruppe, von links gesehen. Ektodermwulst des Polypen (*P*) entfernt, um die Anheftung des Fangfadens (*F*) an der Stelle, wo der Polyp durch die ringförmige Klappe (*r.f*) vom Stiel getrennt ist, darzustellen. Gonophor nach vorn umgeschlagen.

Fig. 8. *Forskalea sp.*, Jugendstadium.

Fig. 9. *Sphaeronectes gracilis*, Vereinigungsstelle von Deckglocke und Stamm, von rechts gesehen. Von der Deckglocke nur Saftbehälter (*s.b*) und das Entodermgefäß des Glockentheils (*en.c.d.Gl.t*), vom Stamm das Anfangsstück mit den ersten Knospen für Fangfaden + Polyp. Der Saftbehälter hat eine ungewöhnliche Form.

Fig. 10. Desgl., letzte Stammgruppe, von links gesehen.

Tafel 44.

Fig. 11. *Praya cymbiformis*, junge Stammgruppe, von links gesehen. Ektodermwulst des Polypen (*P*) entfernt, um die Ansatzstelle des Fangfadens (*F*) zu zeigen.

Fig. 12. Desgl., etwas ältere Stammgruppe, von hinten gesehen. Der blattartig zusammengedrückte Gonophor liegt links vor, das Deckstück hinter dem Polyp. Der Stamm ist entfernt worden.

Fig. 13. Desgl., wenig ältere Stammgruppe als die in Fig. 12 dargestellte, von hinten gesehen. Lage der Anhänge unverändert, die Nebengefäße des Stielcanals (der sammt dem Stamm entfernt wurde) mehr entwickelt, die begleitenden Muskellamellen deutlich.

Fig. 14. Desgl., noch ältere Stammgruppe, von hinten gesehen. Das Deckstück ist um mehr als 90° nach rechts verlagert. Die beiden linken Deckstückklappen legen sich, der eine vor, der andere hinter Polyp und Fangfaden, in welcher Lage sie verharren. Der Stamm ist

nicht entfernt, um die Anheftung der Anhänge zu zeigen. Am Stielcanal des Gonophors erkennt man die beiden seitlichen Nebengefäße. Die Ansatzstelle des Gonophors ist links vor, die des Deckstücks rechts hinter dem Polypen.

Fig. 15. *Abyla pentagona*, junge Stammgruppe, von links gesehen.

Fig. 16. Desgl., Polyp und Fangfaden einer wenig ältern Gruppe, von vorn gesehen.

Fig. 17. Desgl., Polyp und Fangfaden einer wenig ältern Gruppe, von der Ansatzstelle am Stamm aus gesehen.

Fig. 18. Desgl., wenig ältere Stammgruppe, von links gesehen.

Fig. 19. *Diphyes appendiculata*, junge Stammgruppe, von links gesehen. Das blattförmige Deckstück überwächst ventralwärts den Stamm.

Fig. 20—22. *Abyla pentagona*, Stammgruppen zunehmenden Alters, von links gesehen. Gonophor und Deckstück sondern sich gegen einander ab.

Fig. 23 u. 24. Desgl., Stammgruppen zunehmenden Alters, von rechts gesehen. Das Deckstück wandert von der linken auf die rechte Seite und legt sich vorn über Polyp und Fangfaden.

Tafel 45.

Fig. 25. *Abyla pentagona*, ältere Stammgruppe, von rechts gesehen.

Fig. 26. Desgl., ältere Stammgruppe, von hinten gesehen, um die Lage des Deckstücks (*D*) zum Stamm (*St*) darzustellen.

Fig. 27. Desgl., letzte Stammgruppe, von links gesehen. Sie ist in die gleiche Lage wie die andern Gruppen (ausgenommen Fig. 26) gebracht, während sie in natürlicher Haltung die Verlängerung des Stammes bildet.

Fig. 28. Desgl., fertige, abgelöste Eudoxie, von rechts gesehen. Der Gonophor wurde entfernt, um die Lagebeziehungen der andern Anhänge zu einander deutlich darzustellen.

Fig. 29. *Diphyes appendiculata*, ältere Stammgruppe als in Fig. 19, von der dorsalen Seite aus gesehen. Das Deckstück hat den Stamm von links aus ventralwärts ganz umwachsen.

Fig. 30. Desgl., fertige, abgelöste Eudoxie, von links gesehen.

Fig. 31. *Diphyes quadrivalvis*, Stammgruppe, von links gesehen. Der Gonophor (*G*) ist nach vorn umgeschlagen; der Stiel für Polyp (*P*) und Fangfaden (*F*) etwas gedreht, so dass der Fangfaden nach hinten sieht; das blattförmige Deckstück ist bis auf die muskulöse Ansatzkrause (*m. l.*) und den Entodermcanal (*en. c. d. D*) entfernt.

Fig. 32. *Praya cymbiformis*, Vorderende des Stammes, von links gesehen. Von den beiden Deckglocken sind nur der Saftbehälter (*s. b.*) und die Gefäße (*Gl. g.*) der beiden Glockentheile sowie die muskulösen Ansatzlamellen (*m. l.*) gezeichnet.

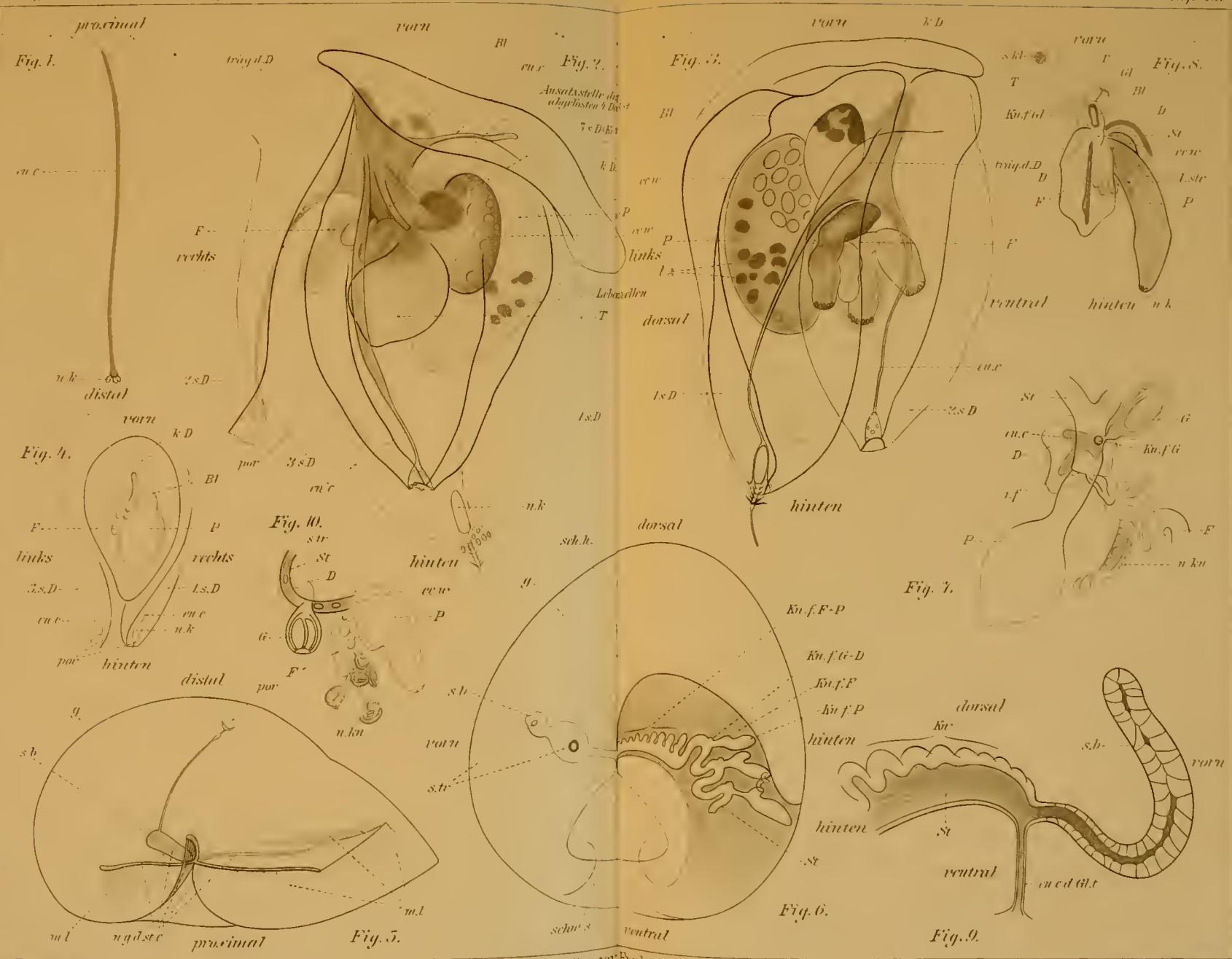
Fig. 33. *Praya plicata*, dasselbe.

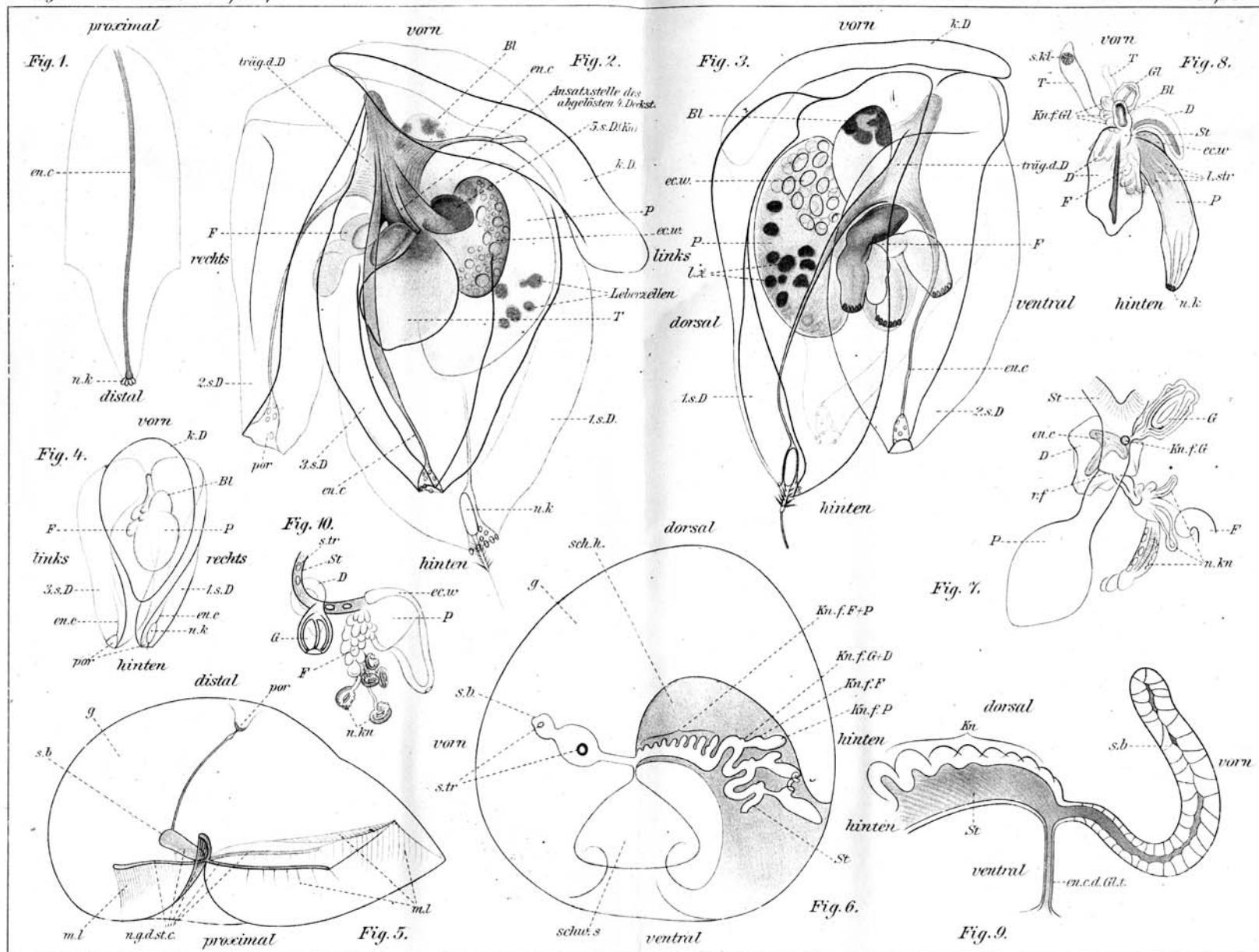
Fig. 34. *Diphyes appendiculata*, Vorderende des Stammes, von rechts gesehen. Von der vordern Deckglocke (*D. Gl*) nur der Saftbehälter (*s. b*) und das Gefäss des Glockentheils (*Gl. g*), von der hintern Schwimmglocke (*Gl*) nur das Stielgefäß (*st. c*) dargestellt.

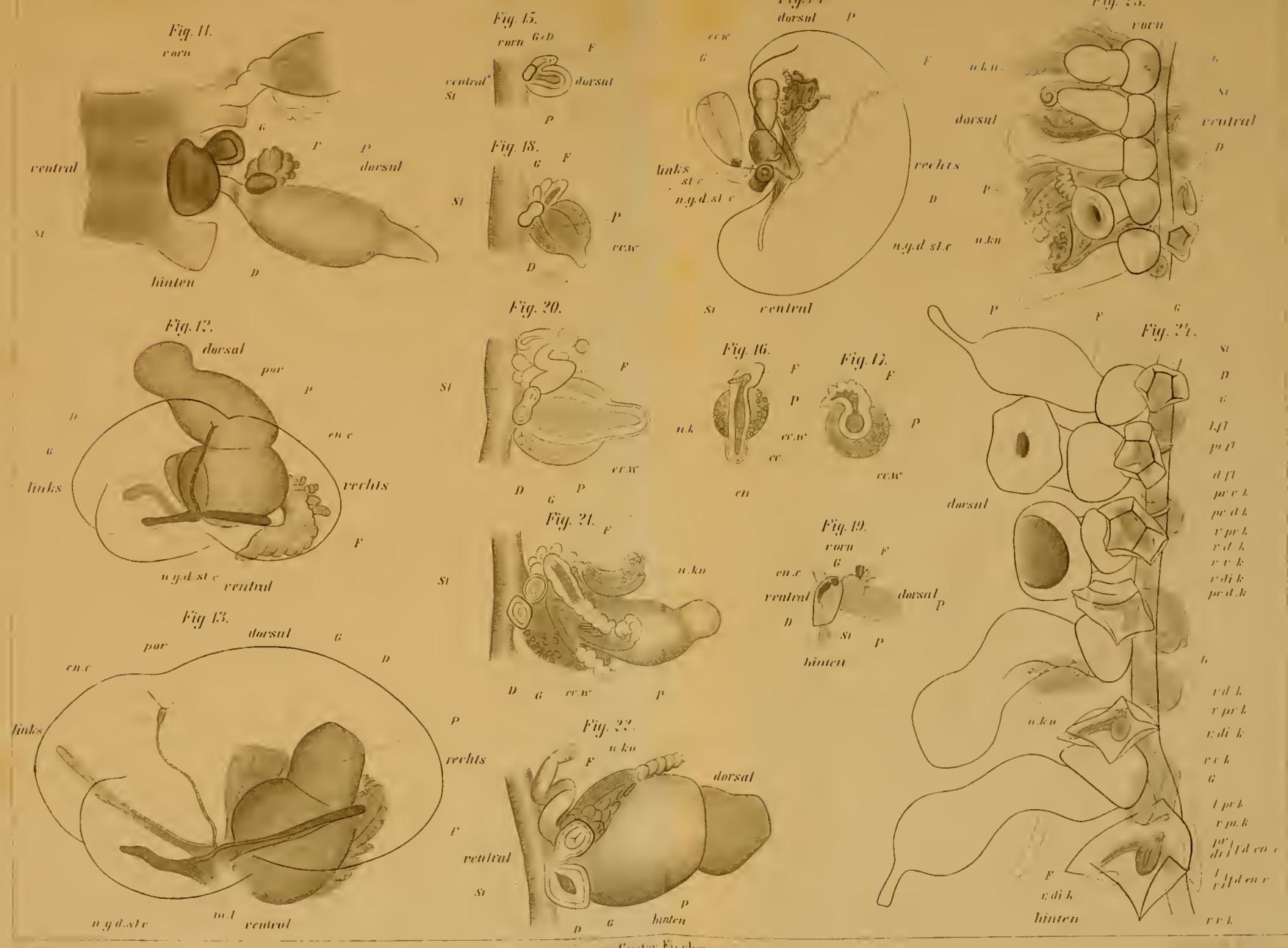
Fig. 35. *Abyla pentagona*, von links gesehen. Ganzes Thier gezeichnet, um die Lagebeziehungen der Anhänge darzustellen.

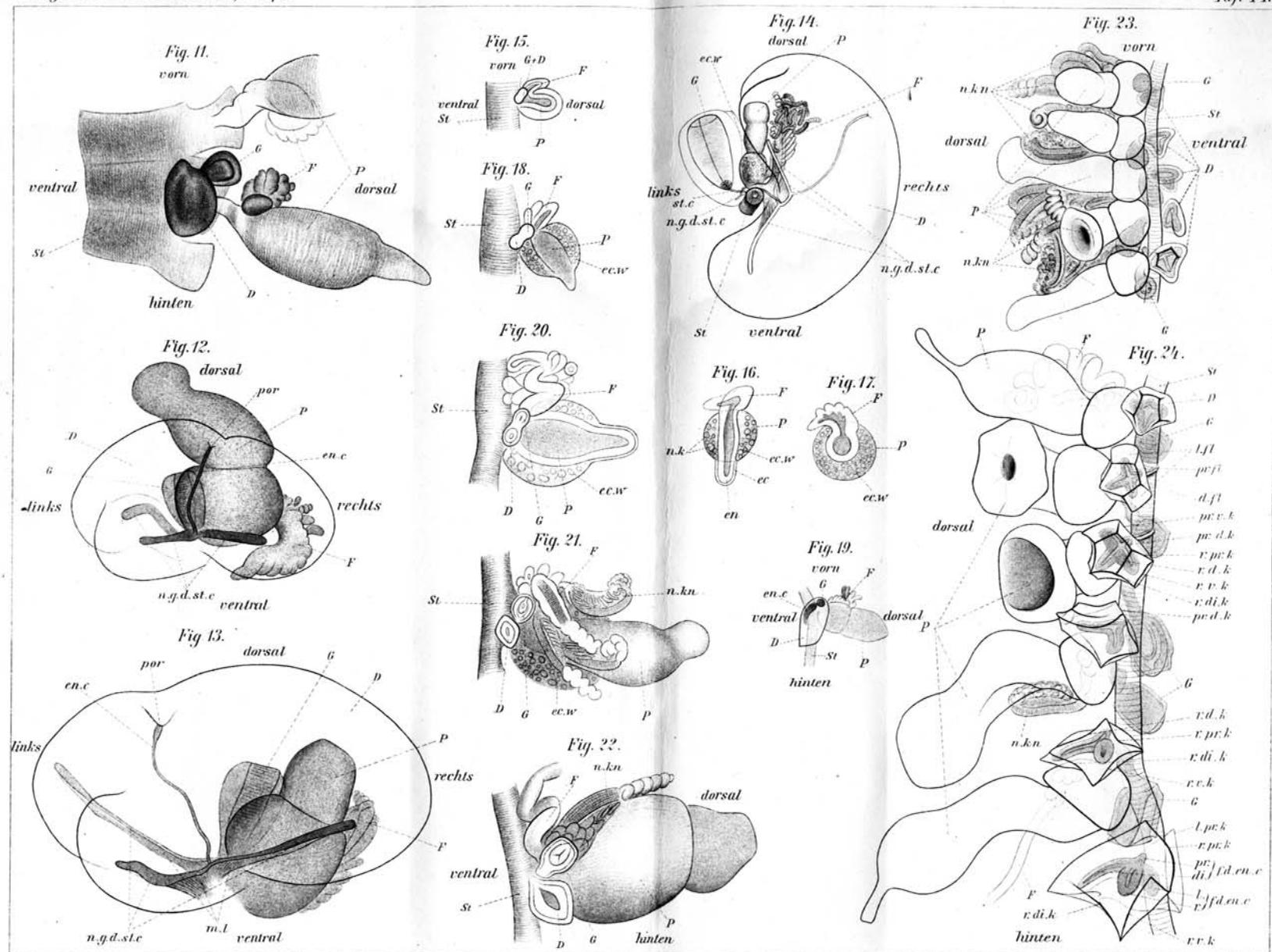
Fig. 36. Desgl., Vorderende des Stammes, von rechts gesehen, in etwas grösserem Maasstab (vgl. Fig. 34).

Fig. 37. *Diphyes quadrivalvis*, Vorderende des Stammes, von links gesehen (vgl. Fig. 34).









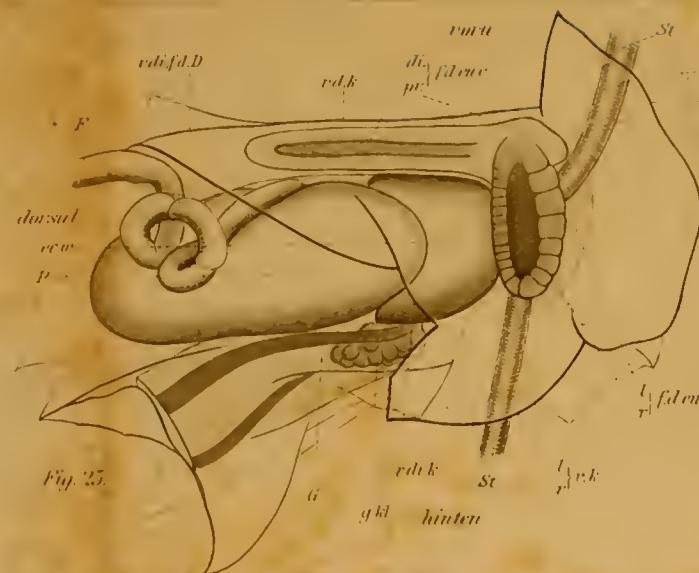


Fig. 2

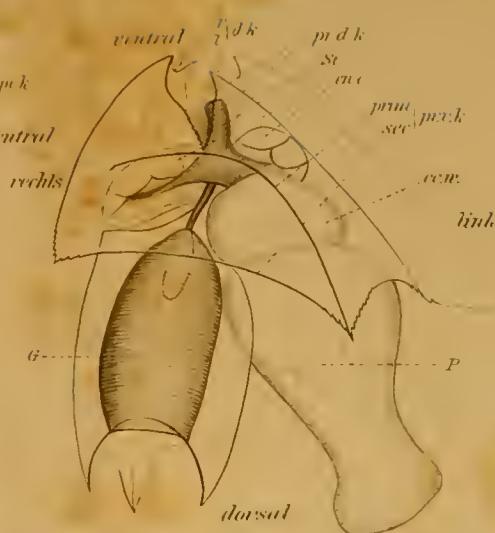


Fig. 2

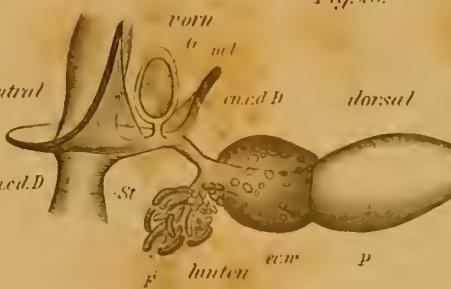


Fig. 31.

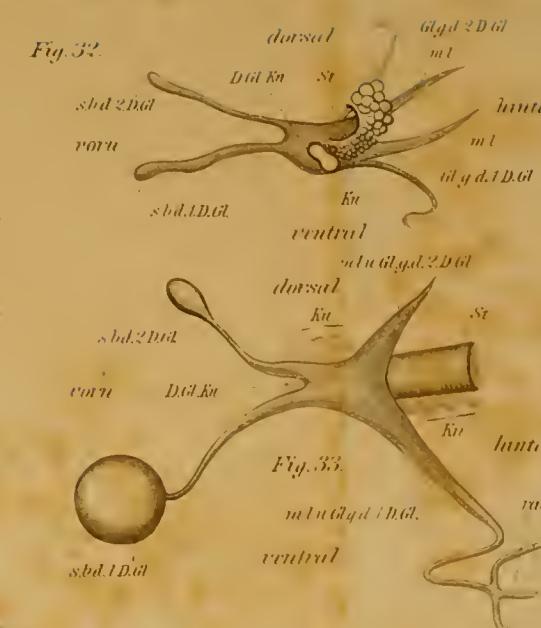


Fig. 3

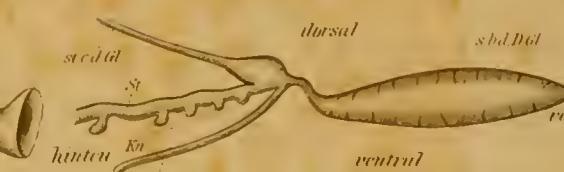


Fig. 34.

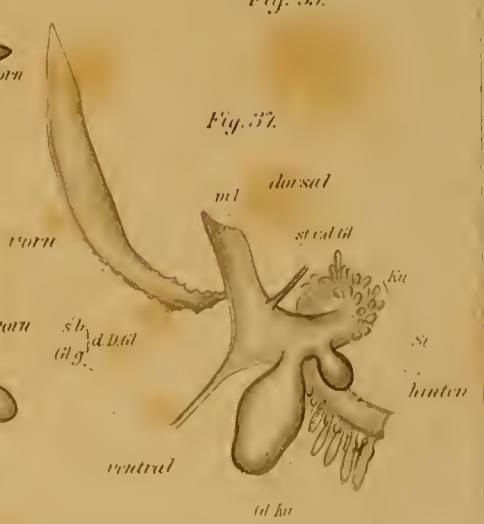


Fig. 5

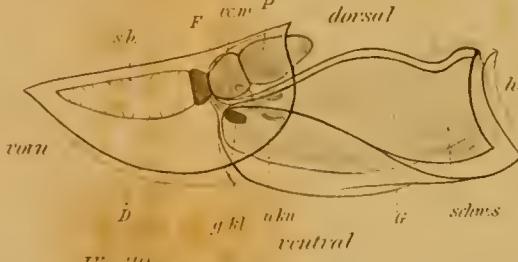


Fig. 30.

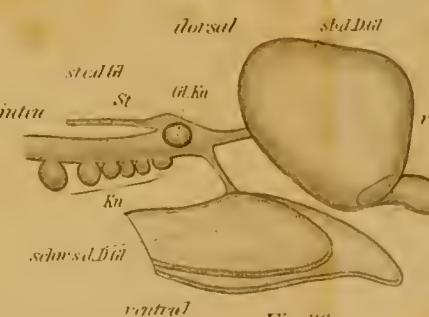


Fig.

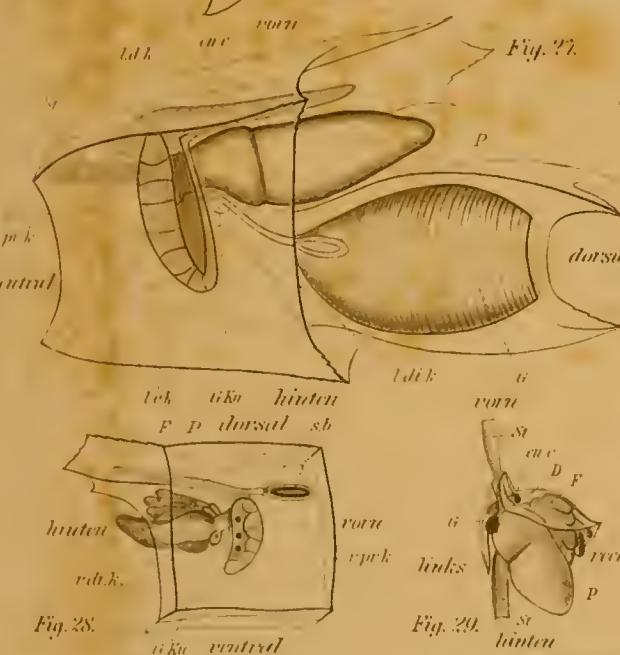
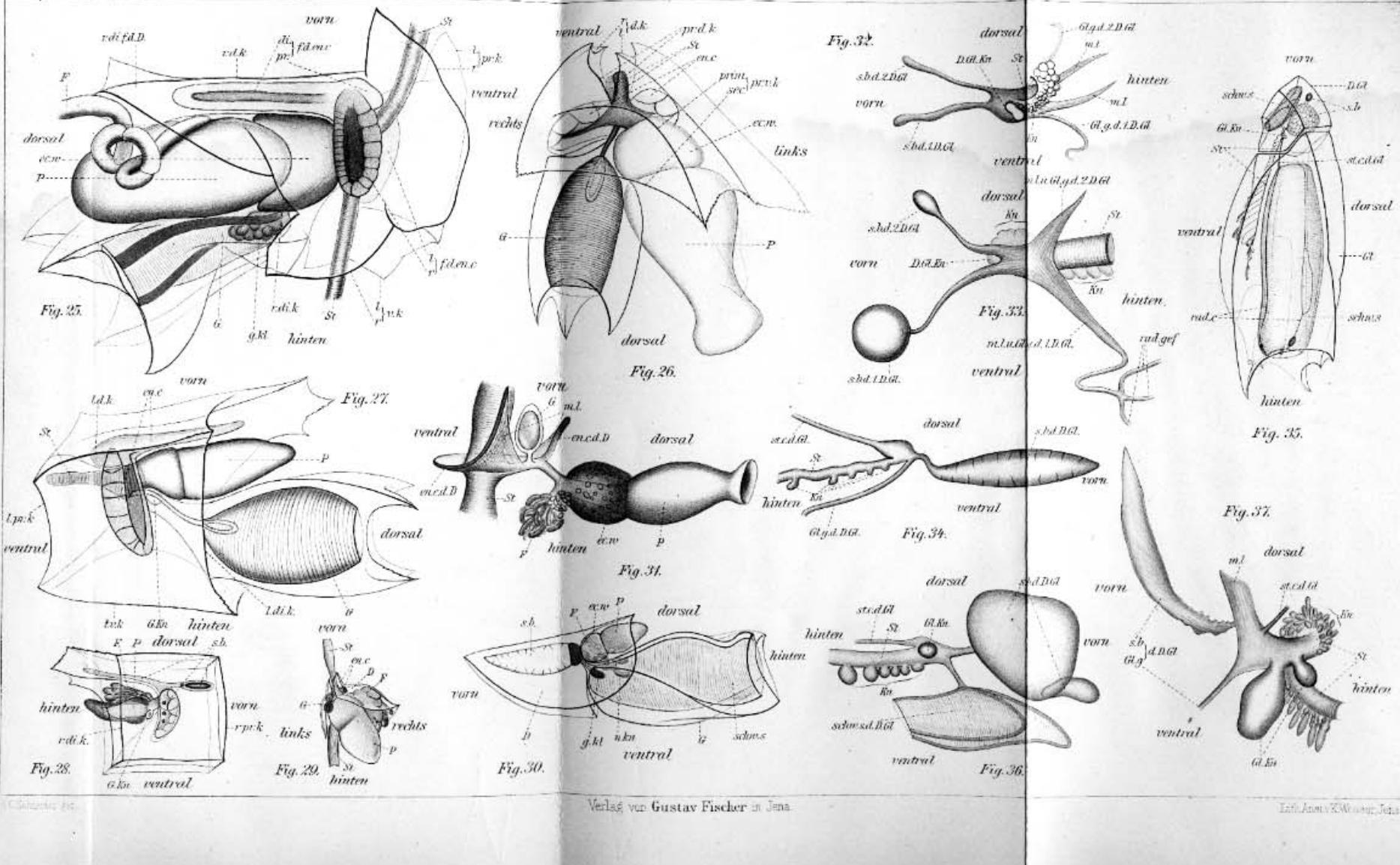


Fig. 28.



Fig. 29.



Schneider, K.C. 1896a.

Information about siphonophores.

II. Layout of the organization of the siphonophores.

Jena zoologischen Jahrbüchern, 571-664.

The first report on siphonophore, which I (95)¹) published in the Zoological Anzeiger ("on nematocysts") and which was more of a preliminary report, will be followed - as I hope - shortly - by three more, which all four publish together, to me, contrary to the original plan, no longer seems expedient. Each individual communication will be based on the results of the previous one, but the individual families should not be dealt with one after the other; to work through more general questions on the hand of all the material and literature offered to me as exhaustively as possible. Some repetitions that cannot be avoided cannot be compared to the inadequacies of a publication in another way or even in comparison with the difficulty of publishing all the information as a closed work I hope, on the other hand, to always be able to offer a sharply defined image based on the broad basis that only monographs normally allow.

The present report will deal with the most elementary questions, which have been neglected the most up to now, and will attempt to develop a layout for the organization of the siphonophores with the help of developmental findings and anatomical and simplest forms, mainly the calycophores. It seems possible to solve the still controversial question of the phylogenetic derivation of the siphonophores with some certainty in this way. In the third report the kinship relationships of the various siphonophore groups are discussed; the species described so far; the fifth finally gives results on the finer construction of the appendages.

I received the material for my investigations at Naples in the period from June 1894 to the end of March 1895. Unfortunately, the yield of siphonophores during this period was quantitatively small, but I became acquainted with almost all the species occurring in the Gulf and was able to do study both living material and obtain some very unexpected results from very well preserved. Embryological studies were unfortunately ruled out the lack of sexually mature animals, I fished only a few larvae of different ages during the visit. In order to preserve whole animals in their natural form, I used the methods given by Lo Bianco (90); however, paralysis of the animals using cocaine proved to be the most beneficial for obtaining good histological material. Using the pipette, I carefully introduced one percent cocaine solution (cocaine in seawater) into the vessel with the mature animal, which was in the smallest possible amount of water, until the animal was altered. The reactions to the poison were very different, even changing with one and the same species. I have never been able to paralyze an *Agalma* or *Agalmopsis* without all or most of the nectophores being knocked off when the cocaine was first influenced by sudden excessive contraction; on the other hand, the rear section of the body, which is characterized by the presence of the gastric tubes as a "nourishing zone", was less sensitive and, after brief exposure to the narcotic, allowed the appendages to be separated from the trunk without the latter having contracted. Also the extremely sensitive *Forskalia* - Species were easy to paralyze with cocaine, more difficult the clumsy, attached *Apolemias*, very easily with the delicate calycophores such as *Diphyes* and *Abyla*. The precondition for a favourable result was almost always the full development of the animal before the cocaine was added to the sea water, since half or very strongly contracted animals turned out to be much more irritable. The animals were not allowed to be anesthetized for too long, and especially the tiny *Sphaeronectes* and the prayids so rich in jelly soon died in them, so that they were unusable for histological examinations. The most difficult to treat was *Hippopodius*.

¹ The number under which the references in the text are cited is the abbreviated year.

Weak osmic acid or Flemming's liquid proved to be most suitable for fixation. For maceration purposes, I always used osmium acetic acid according to the recipe I had previously given (93). For 22 parts of sea water came 2 parts of one percent osmic acid and 1 part of glacial acetic acid; a slight browning indicated the appropriate time for removal from the acid mixture; dyeing was carried out with Pikro- or Beale's carmine, kept in pure glycerin, to which a little salicylic acid sodium had been added.

The long stay in Naples was made possible for me by granting the Saxon job from the Kgl. Saxon Ministry of Culture and Public Education, as well as through the Munificence of Kgl. Saxon Ministry of the Royal House, which granted me an ample scholarship from the King Johann Foundation. I take the liberty to express my sincere thanks to both Kgl. Ministries. I would also like to sincerely thank the station officials for the support I have received in my work, especially Mr. Lo Bianco, who, despite the unfavourable weather, provides me with Hess, and also later, through the tireless fishermen, especially through the skilful Alfonso sent me preserved material to Germany. Finally, I cannot thank enough, Prof. Leuckart, secret secretary, for the kind assignment of a job at the Institute in Leipzig in the summer semester of 1895, and for the liberal manner in which he made the relevant works from his library available to me, and also Prof. Spengel to express my sincere and devoted thanks for so many stimulating thoughts.

Introduction

After Leuckart and other German researchers in the 50s and 60s had put forward convincing evidence for the phylogenetic derivation of the siphonophores from the hydroid polyps, so that this view, derived from anatomical findings, was generally accepted in Germany, it made itself known after it became known the history of development soon saw a strong countercurrent. The structure of the various larval forms could only be traced back to the scheme of a polyp with compulsion, and it was also necessary to use the secondary simplified larva of a highly developed species (*Agalmopsis bijugata* Delle Chiaje = *Halistemma pictum* Metschn.) As the original form, while the more richly developed larvae of the undoubtedly more simply built calycophores are to be regarded as derived forms. The embryological findings of Haeckel (69) and Metschnikoff (72) showed an extremely early appearance of several appendages on the planula - which the opponents called "premature" - whereby the larva was very similar in appearance to medusa. Metschnikoff took the view that siphonophores should not be regarded as a free-swimming hydroid polyp stock, but as a medusa with a complex structure in the manner of the *Sarsia prolifera*. Huxley had already (49 and 59) deduced similar findings from anatomical findings and consequently attached the siphonophore groups directly to those of the hydromedusae; the two Agassiz papers (62 and 65) had followed him, but it was only through Metschnikoff's work that the "Medusa theory" received its most essential support. This support was so good that even Claus, who at first was a representative of Leuckart's view and then tried to mediate between it and Metschnikoff's, for a certain case (see under C in Part I) the derivation of siphonophores from aberrant medusae as necessary.

In what follows, the close relation of the siphonophores to the hydroid polyps, as it was first presented in more detail by Leuckart, is confirmed in more detail, and at the same time the correspondence between the larvae and medusa, recently asserted by Haeckel (88), is rejected. On the other hand, it will turn out that the siphonophore larvae, in whatever formation they appear, cannot be compared in any way with the polyp larvae, but rather represent a very special type. In the first part of this work I give first a brief survey of the appendages that make up the siphonophore organism, then a detailed discussion of the larval forms, and of the manner in which the appendages are arranged on the trunk of the adult animal. In the second section, the conclusions for the phylogenetic derivation of the siphonophores will be drawn.

Part I.

The attachments on the siphonophore body.

A. Appendages of adult siphonophores.

This section serves as a first orientation and is to be regarded as a preliminary communication of the detailed work announced in the foreword as the fifth communication. The new conceptions contained in it alongside the familiar ones can therefore only be substantiated in this work to the extent that they draw their support from the history of development; at least I will briefly cite other points of evidence that are particularly striking and substantiate them with a few figures. It also seems to me to be necessary, before a discussion of the subject can be started, to send a brief overview of the system to be presented in detail in the fourth communication. I have endeavoured to carefully examine all the available species descriptions and representations, as far as they were accessible to me, and to compile the valuable characteristics for the species diagnoses from the abundance of information, following the findings I made. This work, which was rather difficult given the strong individual power of variation of the siphonophores, yielded characteristic pictures of the different species, in that, in addition to a typical general habit, constructed from the total sum of the decisive properties, the fluctuation of one or the other could be neglected; the necessity of an important restriction in the number of species established especially in the last decade was found. In addition to Haeckel's Challenger Report (88), the mentioned low number of genera and species should come as a surprise; in referring to the 4th communication, I only note here that a great deal of freedom and arbitrariness were necessary in order to find 240 species of siphonophore. I have only brought together 50 that really seem to deserve the designation "good species"; the dubious are provisionally listed with those with whom they are most closely related. In order to avoid ambiguity in this extensive change in the system, I add in the text to the valid name, the legitimacy of which is to be proven in communication 4, the common name or the one under which the author in question introduced the species.

The order of the Siphonophorae Eschsch. forms the second division of the class of the hydroids. It is divided into 4 sub-orders: 1) Calycophorae² Lckt., 2) Physophorae Eschsch., 3) Cystophorae³ K. C. Schneider, 4) Chondrophorae Cham, et Eysenhardt. The following families belong to the calycophores: 1) Prayidae Köll. p, p. K. C. Schneider with the genera: *Sphaeronectes* Huxley, *Praya* Ggbr., *Mitrophyes* Hckl., *Hippopodius* Q. et G., 2) Diphyidae Eschsch. with: *Diphyes* Cuv., *Muggiae Busch*, *Abyla* Q. et G., *Enneagonum* Q. et G. The physophores include: 3) Apolemidae Less, with: *Apolemia* Eschsch., 4) Agalmidae Brdt. with: *Anthemodes* Hckl., *Stephanomia* Per. et Les., *Athorybia* Eschsch., *Agalma* Eschsch., *Agalmopsis* Sars, *Nectalia* Hckl., 5) Physophoridae Eschsch., with: *Physophora* Forsk., *Circalia* Hckl., *Angela* Less., 6) Forskalidae Hckl. with *Forskalia* Köll. The cystophores include: 7) Physalidae Brdt., P, p, K. C. Schneider, with *Rhizophysa* Per., *Pterophysa* Fewkes, *Epibulia* Brdt., *Physalia* Lmck. The chondrophores include: 8) Vellellidae Eschsch. with: *Vellella* Lmck. and *Porpita* Lmck.

Four types of attachments can be observed on the siphonophore body: 1) nectophores, 2) bracts, 3) tentacles, 4) gastrozooids. Each species comes before us in manifold forms, but its essence can always be determined with certainty. We are also able to derive all the appendages of

² The name Calycophoridae given by Leuckart (54) was changed to Calycophorae, since the ending "idea" is to be used exclusively for the names of families according to § 28 of the "Rules for the scientific naming of animals", published by the German Zoological Society.

³ The name was chosen after the Cystonectae established by Haeckel (88). It seemed appropriate to make all four names of the subordinates the same. The Pneumatophoridae chosen by Chun (82), as Claus pointed out in 83, contains no distinguishing feature against the physophores and chondrophores, all of which, like the cystophores, are real pneumatophores, and therefore cannot be used.

hydromedusas and hydropolyps, as was first attempted at length by Leuckart; In spite of the repeated work on this subject, this investigation (see details in the 5th communication) will nevertheless bring some new ideas to light.

1) Swimming pieces: These include 3 groups of appendages: the gonophores, the swimming bells and the swim bladders. Under gonophores I summarize, according to your sense of the word, all medusa-like attachments which develop sexual substances on the gastrozooid or on the rudiment of the same. We can again distinguish among the gonophores: medusas, as they are, for example, to replace *Velella* and *Porpita* and gain great independence; sexual bells, which are particularly characteristic of the calycophores and can come very close to the medusas through the occasional development of tentacle rudiments and sensory bodies on the edge of the opening (*Praya medusa* Metschn.); and finally sporosacs of various forms, as they are also known from the hydroid stocks.

The relation of the swimming bells to the gonophores, especially to the sexual bells, is very close. We see in some species of calycophores, e.g. *Praya plicata* Q. et G. (*Praya diphyes* Koll.) That bud of the trunk groups, which in the initially related form *Praya cymbiformis* becomes the first genital bell, develops into a swimming bell and as such remains on the group while the subsequent buds develop into sporosacs and are gradually rejected when they reach maturity. Typical swimming bells are also the large bells at the back of *Diphyes* and *Abyla* as well as the bells of the swimming zone in the physophores. In contrast, the gelatinous large locomotory organs of the Prayids and the bells in front of the Diphyids are to be interpreted quite differently, but this can only be dealt with when we come to discuss the bracts.

The affinity of the bladders [pneumatophores] to the swimming bells is most definitely shown by embryology, and we shall therefore have to deal with it in greater detail in the next section. But anatomical correspondences are not lacking either (see Fig. A). As with many sporosacs, the wide umbrella opening closes completely or almost completely, the velum disappears and the endodermal radial canals lose their regular arrangement and formation. In the vicinity of the subumbrellar ectoderm nucleus, which in swimming bells is equipped with pearl-shaped circular muscles, we find a wide endoderm space divided by a different number of longitudinal septa, which proximally does not narrow into a narrow pedicular canal, as is the case with bells, but rather passes directly into the lumen of the stem. In addition to these insignificant differences, there are more important ones that affect the ectoderm core, the subumbrella. This was transformed into an air sac, in that the proximal part became the glandular, air-separating, so-called "air funnel", while the larger distal part was lined with a multilayered cuticular formation which, as a so-called "air bottle", absorbs the air secreted by the funnel. In this transformation of the subumbrella into a glandular proximal and a distal part equipped with a strong cuticle lies the essential difference between the bladder and the bell, which, however, becomes less important if we consider the origin of the bladder (see part B) and at the same time it is due take into account - which has not yet happened from any side - that despite the peculiar changes in the epithelium, the circular muscle layer, this striking characteristic of the bell subumbrella, is preserved. Just as the sporosacs exist in very different structures, so the structure of the bladders also changes in the most varied ways. Three types are to be distinguished, which are divided into the three sub-orders of the physophores, cystophores, and chondrophores. In the former, the distal opening disappears completely, whereas in the physophore family a canal-like opening of the funnel appears at the beginning of the trunk, which in *Angela* even protrudes as a peculiar appendage (Haeckel's aurophore) in combination with the air funnel (Fig. Y). We will see in communication 3 what great importance this outlet has for biology and systematics. - The peculiarity of the cystophore bladder lies, except in the distal opening, in the strange formation of the air funnel, which either drives out root-shaped runners [hypocystic villi] at the proximal end to enlarge the ectoderm that separates air (*Rhizophysa*, *Pterophysa*) or transforms into a simple plate (*Physalia*), while at the same time the air bottle is lost. In the case of the chondrophores, on the other hand, the air bottle thickens conspicuously and becomes much more compact; the funnel also seems to be greatly modified, in that it consists of

many delicate, branching tubes, which spread from the base of the chambers into the ectoderm of the central body (see Communication 3) and the polyps, lined inside by a chitinous cuticle and in the open, proximal end are closed by a glandular cell plug that protrudes freely into the lumen. Physiologically only these ends of the tubes are to be equated with the air funnel of the other bladders, but the stretch lined with chitin is to be assigned to the bottle itself. According to Chun's (88), as if the funnel was entirely absent, as if direct breathing of atmospheric air through the distal air, not in the singular but, e.g. in *Porpita*, large numbers of spiracles and as if the tubes penetrating the central body, such as the trachea of insects and spiders, served to diffuse air in the tissue, I have to counter my findings according to my findings (see communication 3).

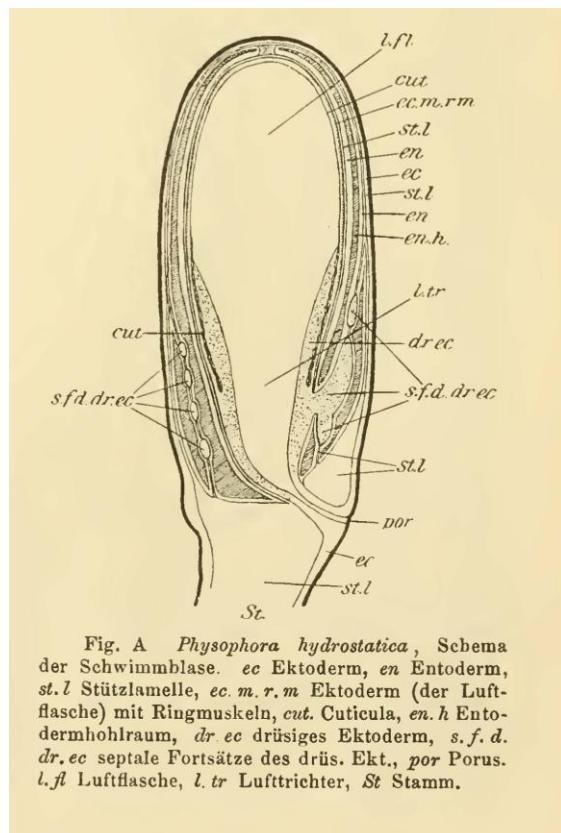


Fig. A *Physophora hydrostatica*, Schema der Schwimmblase. *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *st. l* Stützlamelle, *ec. m. r. m* Ektoderm (der Luftpflasche) mit Ringmuskeln, *cut.* Cuticula, *en. h* Entodermhohlraum, *dr. ec* drüsiges Ektoderm, *s. f. d. dr. ec* septale Fortsätze des drüs. Ekt., *por* Porus. *l.fl* Luftpflasche, *l. tr* Lufttrichter, *St* Stamm.

Fig. A *Physophora hydrostatica*, scheme of the pneumatophore, *ec* ectoderm, *en* endoderm, *st. l* support lamella, *ec. m. r. m* ectoderm (the air bottle) with ring muscles, *cut.* C. cuticle, *en. h* entoderm cavity, *dr. ec* glandular ectoderm, see p. f.d. *dr. ec* septal extensions of the glandular. Ectoderm, *Por* Porus. *l.fl* air bottle, *l. tr* air funnel, *St* stem.

2) Bracts: The bracts are, as Leuckart (53) already assumed, to be regarded as modified polyps. This view is in contrast to the now generally widespread one, which derives the cover pieces from medusa and, in a strange ignorance of literature, relies on Leuckart. Evidence for the view represented here is the emergence of many bracts as polyp-like structures and furthermore, that what has never been observed in its full meaning anywhere, in various cases the entoderm canal connects with the ectoderm and in one case it opens permanently. Figs. C and Figs. 1-3 show the primary larval bract of *Physophora* and the secondary larval bract of both *Agalma* species. The mouth opening is particularly noticeable on the bracts of *Agalma elegans*; in the first application of the bract it is still absent, as is the case with young polyps, but the jelly is also absent, and only the spikes in the outer epithelium, which already appear early, distinguish them from polyps. This becomes all the more insignificant when we consider that typical gastrozooids in *Pterophsysa* also

have lateral protuberances, although their nature has not been precisely explored. The most important example, however, is the calycophore *Praya*, one of the most original siphonophores. The thick gelatinous mass of the bracts (Fig. 4) is continuously traversed by a fine canal, which is only swollen in its proximal part and opens out distally. Nowhere is this canal mentioned, only Vogt (54) indicates it on his fig. 1, Plate 17, at. But the bracts of *Praya*, which are currently being considered as evidence of the close relationship of the bracts with medusa, are also interesting in other respects. When young they show 3 (Fig. 12), later 5 (Fig. 4) so-called mantle canals, which extend from the point of insertion of the bracts on the trunk and related to the radial canals of the bells. A detailed investigation now shows that these canals do not belong to the bract at all, but rather, as side branches of the supply vessel in the strongly widened muscular stalk, spread in its substance, namely directly on the surface of the bract jelly. Both young and developed bracts show this with certainty; only secondarily do the canals enter the jelly a short distance. These so-called "mantle canals", which should rather be called "secondary vessels of the pedicular canal", are all the less to be related to the radial canals than they are also found on bells, always where a lamellar formation of the stem takes place (Fig. 14). In the *Praya* bract we have nothing else in front of us than a gastrozooid, the endoderm canal of which is strongly reduced in the lumen and is permanently lined with young indifferent epithelium, except in the proximal section which serves as a juice container, the ectoderm of which is far from the supporting lamella due to strong gelatinous development removed and reshaped into delicate squamous epithelium. In all these properties there is no meaningful difference from typical polyps; rather, we find these modifications in the same direction occasionally indicated.

The only example, which would speak for the descent of the bracts from bells, is provided by *Athoria larvalis* Hckl. (88, p. 202, tab. 21), because here at the distal end of the long bracts is a small nectosac actually created by ectodermal inversion, which is enclosed by 4 radial canals and a connecting ring canal. Meanwhile, *Athoria* is closely related to *Athorybia*, which lacks the nectosacs on the bracts and which in turn represents the primary form as sexually mature physophore larva (see under B), cannot be derived from *Athoria*. The nectosac of the bracts of the latter is to be regarded as a new acquisition, which only drastically confirms the long-established close relationship between medusa and polyp.

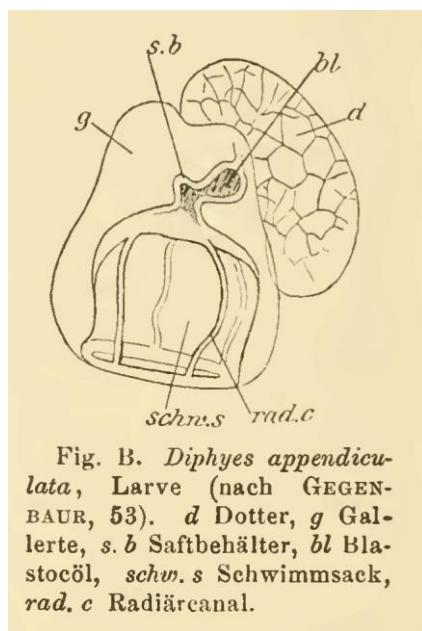


Fig. B. *Diphyes appendiculata*, larva (after Gegenbaür, 63). d yolk, g mesogloea, s. b juice container, bl blastocrene oil, schv. s swimming bell, rad. c Radial canal.

A relation of medusa to polyp in the great locomotion organs of the prayids comes about in a completely different way. As the history of the development of the calycophores teaches us and will be discussed in detail later, when the first bell is placed close to it, a blind endoderm canal appears (Fig. B), which develops into a somatocyst and is richly surrounded by jelly. The finished organ of locomotion of the prayids thus divides into two, though closely joined, parts, of which that which, in the single-belled *Sphaeronectes* (Fig. 5), contains the nectosac in the ventral half, and the other, in which the juice container is found, occupies the dorsal half. The somatocyst and pedicular canal of the bell part meet at the point of attachment of the trunk. For several reasons it is now impossible to regard the juice container with all of its gelatinous surroundings as a mere appendix to the bell part. In *Hippopodius*, for example, the jelly part far outweighs the bell part, with *Mitrophyes* Hckl. (*Amphicaryon* Chun) even the latter disappears completely or almost completely, so that we believe we are seeing a shield-shaped bract. In fact it is nothing else but the prayid and diphyid bracts, like the dorsal part of the great organs of locomotion, consist of a somatocyst and surrounding jelly, and are therefore completely equivalent in structure to the latter. Already from this we might infer a union of bell and bract at the stem tip of the calycophores, the meaning of which will be discussed later; but the conclusive proof seems to me to be given by the comparison of the calycophore larva with that of the physophores (at least for *Stephanomia* [*Crystallodes* Hckl.], *Athorybia*, *Agalma elegans* [Sarsii Lckt.] and *Physophora*), which will be carried out in the next chapter. I can therefore no longer describe the strange, two-organ bells of the prayids as simple bells, but instead call them, according to their double character, "bract swimming bells" or simply "bract bells", since the term "bell" always means a typical swimming bell. How much the protective performance in addition to the movement performance of the bract bells, this will also be explained later; it should only be mentioned here that my division of the calycophores into prayids and splits is based in part on the nature of the large locomotion organs at the front end of the stem, in that the prayids only bract bells (1 to many), with the diphyids there is a real swimming bell next to a front bract bell, which the latter can, however, regress (*Muggiaeae*, *Enneagonum*).

Likewise, it should only be mentioned briefly that the *Vellella* ridge can most probably be interpreted as a modified bract, and perhaps also the edge of both genera of chondrophores as a sum of modified bracts.

3) Tentacles: I was able to gain less certainty than with the derivation of the bladders and the bract using the tentacles. The original and still most widespread view believes that the only thread we find always or almost always associated with a polyp or palpon as belonging directly to it, on the assumption that of the numerous ones, mostly approaching the mouth, occasionally (clavids) but also scattered tentacles of the hydroid polyps, only one, in a basal position, has been preserved. The close relationship between polyp and tentacle is undeniable, but nevertheless I would like to agree with the view first put forward by Claus (88) that the siphonophore tentacle is not a polyp organ, but a modified polyp itself. First of all, it must be emphasized that there is no valid reason to be gained against this interpretation from the morphology, since in *Apolemia* we find modified polyps which, despite their normal association with a typical *Apolemia* tentacle, themselves assume the character of defensive and attacking organs. These are the short, red-coloured, strown with nematocysts, honeycomb-cell polyps in the endoderm, of which 1 to 3 or 4 occur in each stem group. Furthermore, we find the tentacles of the chondrophores to be extraordinarily polypoid, especially similar to buttons. On the other hand, there is again the fact that simple hydroid tentacles, e.g. of *Pteronema darwini* Hckl., can certainly win the formation of siphonophore tentacles. I therefore place little emphasis on the results of comparative morphology, but rely solely on those of anatomy and embryology. In the first place I must deny the direct affiliation of the tentacle to the gastrozooid. As the findings on all the siphonophores with the exception of the aberrantly built chondrophores and *Physalia* (*Angela*, which probably also shows deviating relationships, I could not investigate) teach, both sit together in a stem branching off from the trunk, which up to now has been entirely generally interpreted as a polyp stalk. We must not add

the stalks directly to the various organs, even if they are in the closest genetic connection with them; Rather, these formations, in whatever form they may appear, as well as the trunk itself, belong to all appendages together and represent secondary shoots, which convey the connection of the appendages, but are quite insignificant for their morphological and physiological significance, yes in many cases individual appendages, in several cases even the whole animal. Thus in the adult animals the various stalks show a common structure which corresponds to that of the trunk, but they never acquire any meaning for the appendages other than that they form their supporting apparatus. This is most evident in the case of *Forskalea*, where on one and the same stalk, which has the same properties as the stem, besides a polyp and a tentacle, there are also a number of bracts. At the same time we see clearly the equivalence of the claims which all these attachments have on the stalk, and the tentacle appears only as the attachment closest to the polyp.

The stalk on which the polyp sits delimits the lumen of its endodermic canal from that of the polyp by an annular valve ⁴⁾). The tentacle arises at this point, and its supporting lamella is directly related to the lamella that supports the flap. The tentacle never moves away from this point (Fig. 6). Such constancy of the positional relationships, which corresponds to a fundamental independence of the tentacle from the polyp, seems to me very difficult to explain if the tentacle is to be derived from the mouth tentacles of the hydroid polyps; the close proximity of the two appendages, on the other hand, can very easily be explained as a secondary one, since the appendage that supplies the prey to the polyp must necessarily not be far from it..

As we shall soon see, the history of development also teaches a great independence of the tentacle against the polyp, and in the young stem groups of the adult animals both develop with a similar independence and togetherness as is the case for the gonophore and the bract (see under C, 3).

I would like to briefly point out the peculiar conditions at *Physalia*. Here the tentacle is always spatially separated from the polyp, but only apparently, since the polyp has split into two halves that are distant from each other, one of which, however, clings to the tentacle in the usual way. The appendages, interpreted as polyps, consist only of the proboscis and part of the stomach; the basal section, which in general in the siphonophores in the ectoderm represents a place where nematocysts form, from which in many cases the tentacle is supplied with bullets, is attached to the tentacle as a so-called tentacle vesicle, and the cause of this peculiar behaviour emerges most simply from the observation that the tentacle draws its projectiles from tentacle vesicles. It is also noticeable that the mouthless so-called "genital palpons" of the gonophore clusters, which are nothing more than typical polyps, as all possible transitions show, are initially not accompanied by tentacles and often still do not show any in their vicinity even after the formation of a mouth. Most of the time, however, a tentacle and tentacle vesicles develop next to them, and it is very possible that it was torn off in cases where it seems to be missing, just as on the other hand the polyp next to the catching thread is often no longer at all or only a tiny stump is detectable.

The indicated relationships in the gonophore clusters, which are to be elaborated further in Communication 11 and covered with sketches, are all the more interesting as they are present in *Rhizophysa* and *Epibulium* (probably also in *Pterophysa*) as in *Physalia*. They show that the three genera are so closely related that it seems impractical to refer to less important features, such as, for example, the shortening of the stem and enlargement of the bladder - both of which occur incidentally in the progressive development from *Rhizophysa* via *Epibulium* to *Physalia* - to divide the cystophores into several families.

4) Nutritional pieces: There can be no doubt about the derivation of nutritional pieces from hydroid polyps. A distinction must be made between: a) the true polyps or gastrozooids (simply called polyps), which take up and process the prey, and b) the palpons, which take up no prey and, it seems, only take part in the digestive process by separating excretions. As this characteristic

⁴⁾ In *Forskalea* there is no flap, perhaps because of the enormous development of the stem lamella it is superfluous.

suggests, the name palpon does not actually express the essential difference between the latter appendages and the gastrozooids, because in reality the polyps also function as sensors, and in many polyps, but not in all palpons, typical sensory cells can be found in the ectoderm of the distal end. However, I keep the name because it is generally naturalized and not easy to replace with a better one.

Very different formations can be summarized under palpons. The latest research has refuted that the palpons are generally mouthless; yes, if one wants to distinguish with Haeckel the palpons that occasionally open at the front as cystons or anal bladders from those that are always closed at the front as real buttons or palpons, only a few of the structures that were originally intended as typical palpons remain, yes, the question is whether only one of the palpon shapes is permanently closed at the front. This is most probable for the *Physophora* palpons, which do not seem to be excretorily active; however, these structures take on the function of bracts as well as the real palpons. A brief overview is given of the other, otherwise known, palpons. The calycoptophores completely lack them, because the mouthless polypoids described by Chun (88) in *Praya dubia* (*Stephanophyes superba* Chun) are not to be described as palpons, but as rudimentary gastrozooids, remnants of stem groups (for more details, see next communication). Likewise, they are absent in the chondrophores, and the observation of palpons in *Epibulium* (Haeckel 88) among cystophores seems to me to require confirmation, in view of the other close relations of *Epibulium* to *Rhizophysa* and *Physalia*. On the other hand, none of the physophores miss them. According to Haeckel (88), *Apolemia* should have both palpons and cystons; The cystons, however, are the peculiar polyps, already mentioned above in connection with the tentacles, which have been transformed into vessels of nematocysts, the vesicular endoderm of which is not excretory; and the excretory palpons, by gradual remodelling in the endoderm during growth, show so considerable approximations to the polyps that I do not hesitate to assume a direct development to them. In any case, this would not apply to all palpons, and the other restriction would also have to apply that polyps also develop directly.

For *Anthemodes*, *Agalma*, *Agalmopsis*, and *Nectalia* it has been shown in part, and in part hardly to be doubted, that the palpons, in which endoderm balls of excreta are produced, can eject them; for *Stephanomia* (*Crystallodes* Hckl.) and *Athorybia* it remains doubtful as it is for all physophorids. Also for *Forskalea* I could not prove a temporary opening of the front end for the purpose of expelling excreta. Haeckel claims it, but his statements are based on a complete misunderstanding of the facts. The *Forskalea* palpon is characterized by the deposition of a yellow-red secret in the endoderm of the anterior end (Fig. 7); when the animal is stimulated this is ejected, bursting the lateral body wall, at least to frighten enemies with it. Haeckel mistakenly understands the secretion as excretion and just as mistakenly asserts that it is expelled through a distal, temporarily opening mouth.

According to what has been said, a separation of the buttons into palpons and cystons is not to be carried out. I define the palpons as merely excretory polyps, which in some cases are particularly suitable for the tactile function, in others, on the other hand, for protection and perhaps also, for locomotion. In none of these three properties is there a fundamental difference from the true polyps, for we may very probably ascribe the last two to the peculiar wing-like broadened polyps of *Pterophysa*.

B. Construction of the larvae.

The larvae of the siphonophores appear at first glance to be of very different types. Our knowledge of them is still very incomplete, but one might not be wrong if one ascribes a certain larval form to each of the four sub-orders, which, however different they may be - e.g. in the case of the physophores - compared with the larvae of the other main groups can be easily recognized. Unfortunately, due to a lack of material, I was unable to carry out embryological examinations

myself and only fished a small number of already developed larvae from the surface. But I hope, with detailed consideration of the literature, to be able to prove that the four larval forms correspond to one another in structure and that we can derive a larva that is typical for the entire order of the siphonophores.

Gegenbaur, as the first observer of the youngest larval stages, described (53, p. 332-334) on the planula of *Diphyes turgida* Ggbr. (by him first called *D. Sieboldi* Koll.) the construction of a swimming bell, which he regarded as the second and rear end of the adult animal because the endoderm canal approaches the top of the nectosac, not as in the first and previously near the entrance canal opens (see Fig. B). Since his material soon died, he could not have known that the first, *Sphaeronectes*-like bell corresponds to neither of the two later, ridge-bearing bells, but is dropped when the latter occurs. According to Gegenbaur, the stem with its appendages should develop from a few buds, while the somatocyst would originate from the rest of the large-cell larvae body. Claus (63, p. 555), however, convinced himself from an only slightly older stage of youth that the large-cell residue has nothing to do with the somatocyst, but is consumed when the cormidial groups bud. He was also the first to grasp the resulting bell, because the somatocyst, just like the adult animal, is attached to the stalk of the swimming bell.

In A. Agassiz (65) we find the first description of the development of a physophore, the *Agalmopsis bijuga* Delle Chiaje (in Agassiz *Nanomia cara*), the larva of which differs significantly from that of *Diphyes*. It shows (Fig. W) a posterior polyp and an anterior pneumatophore, about the formation of which we learn nothing; at the border point of both bud, tentacles, the cnidobands of which show the plump pear shape characteristic of the young *Agalmopsis*, reveal further polyps, palpons and bracts; The swimming bells develop relatively late. The formation of the stem was not followed.

Kovalevsky (68) also had the larva of an *Agalmopsis bijuga* in front of him, although he considered it to be that of *Agalma rubrum* Vogt. He only observed the placement of the first tentacle between the bladder and the gastrozooid; he mistakenly considered the cavity of the pneumatophore to be a constricted part of the endoderm cavity.

Haeckel did not get more detailed investigations until 1869 with *Physophora*, *Stephanomia* (with him *Crystallodes*) and *Athorybia*. First of all, in all species (text figures C-E), a large, cap-shaped bract forms at the thick (front) larval end, which is later shed; next to it is the pneumatophore, the interior of which Haeckel, like Kovalevsky, derived from the blastocöl. The first gastrozooid appears at the rear end of the larvae, and the tentacle with the larval cnidobands is pushed between it and the bladder.

There are individual differences that need to be discussed in more detail. The endoderm canal of the cap-shaped bract ends blindly in the jelly in *Stephanomia* and *Athorybia*, but in *Physophora* (Fig. C) it reaches the surface with sudden thinning, as already stated above. In *Physophora* the yolk material of the planula comes to lie directly in the larval body, in that the posterior part of the planula becomes a polyp, as in *Agalmopsis bijuga* and *Diphyes*; in *Athorybia* and *Stephanomia*, on the other hand, it forms (Fig. D and E) a hernial-sac-shaped appendix, which remains opposite to the larval side on which the tentacle and the bract develop. The gastrozooid appears like the tentacle as a bud, namely next to and behind it, so that the yolk gains great independence as a result. Haeckel deduces from this peculiar behaviour that in both species the primary polyp can be recognized in the yolk sac, which is regressed; hence the first polyp that remains is in truth the second. - One cannot subscribe to this view in any way. As we shall see with *Agalma elegans*, here too the yolk - or, what is the same thing, the embryonic endoderm of the planula - is preserved for a very long time in the form of a powerful, lateral thickening of the larval body, which is only used up when new appendages are formed. In *Stephanomia* this behaviour is increased by the external isolation of the yolk; however, to recognize a rudimentary polyp in the yolk seems to be entirely unfounded.

The development of the larvae of *Stephanomia* and *Physophora* is, as far as Haeckel was able to follow, quite different. In addition to the point of origin of the cap-shaped bract and the tentacle of *Physophora*, only bells and palpons (Fig. F & G) buds, in *Stephanomia*, however, the bract stem (Fig. H) gradually drives a number of new bracts that matched the cap-shaped one inside that their endoderm canal ends blindly, but differ greatly in shape. They envelop the pneumatophore and the other parts on all sides, and thus acquire the greatest resemblance, except in shape, also in arrangement with the bracts of the full-grown *Athorybia*. This resemblance is all the more striking, as on the fully grown *Stephanomia* the bracts are shaped differently and are distributed independently of one another over the trunk; in the larva, however, as in *Athorybia*, they sit on a common carrier which (see also Fig. 3 and 4 of *Agalma elegans*) is extensively muscular and a movement of the bracts and thereby again enables a, albeit slight, locomotion of the whole animal. There is therefore no doubt that during the development of the stem the bract carrier together with the bracts, as well as the primary cap-shaped bract, is dropped, and furthermore the necessity arises from this to consider *Athorybia* as a sexually mature larval form.

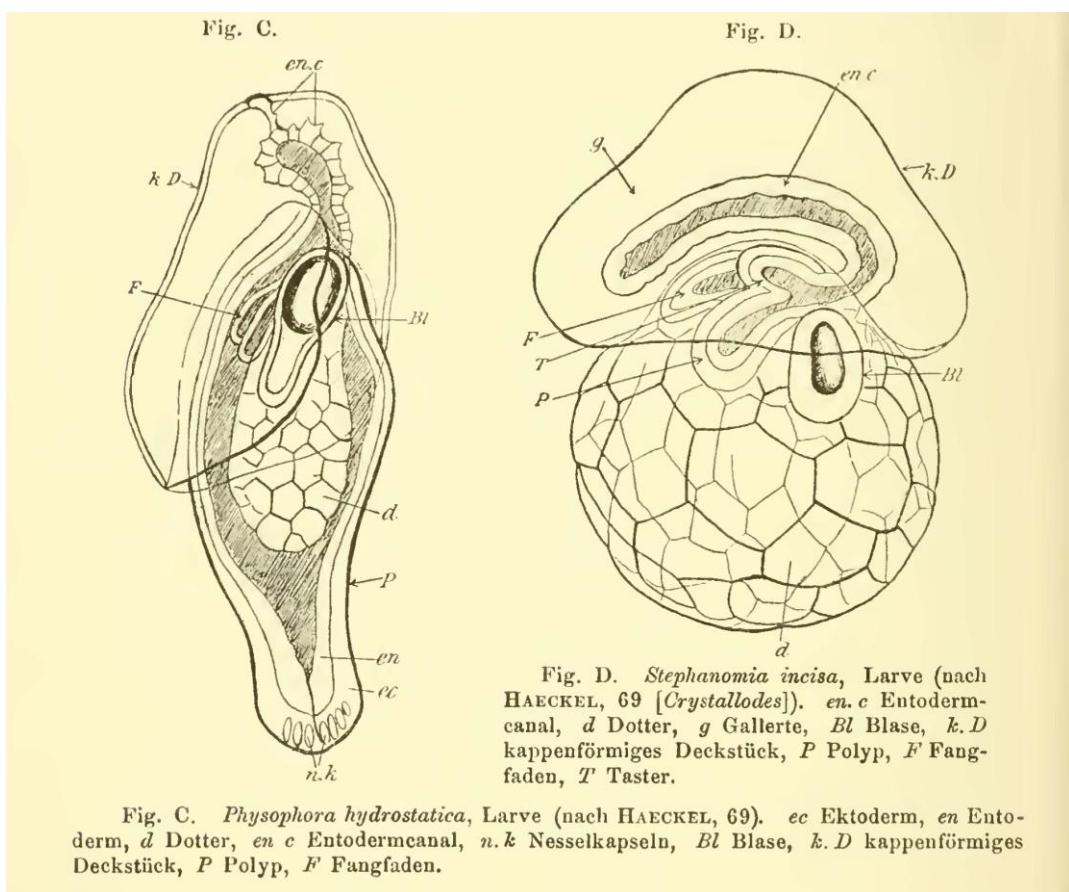


Fig. C. *Physophora hydrostatica*, larva (after Haeckel, 69). *ec* ectoderm, *en* endoderm, *d* yolk, *en c* endodermal canal, *bl* bladder, *h. D* cap-shaped b, *P* polyp, *F* tentacle.

Fig. D. *Stephanomia incisa*, larva (after Haeckel, 69 [*Crystallodes*]). *en. c* entoderm canal, *d* yolk, *g* mesogloea, *bl* bladder, *k.D* cap-shaped bract, *P* polyp, *F* tentacle, *T* button.

For both *Physophora* and *Stephanomia*, Haeckel was only able to make observations about the development of the anterior part of the stem which bears it. The swimming bells, which only bud in a group next to each other, are arranged in a row (Fig. J), while the larval body is elongated at the same time. A spiral turn (see under C) cannot be observed in the young stem.

In his excellent embryological investigations, Metschnikoff (74) was able to correct Haeckel's statement that the cavity of the nucleus of the pneumatophore is derived from the endoderm cavity. The core of the bladder, which, as we have seen, is the air-forming and air-retaining organ of the bladder, is created like the nectosac (subumbrella) of the swimming bells by an invagination of the ectoderm on the planula. This agreement, which is most important for the interpretation of the pneumatophore as a modified bell, is opposed by some, though only apparent, differences, which are naturally used by the opponents of our conception to combat it. A detailed appraisal of Metschnikoff's findings should inform us about these circumstances.

Metschnikoff observed the first development of the calycophores *Diphyes quadrivalvis* (with him *Epibulia aurantiaca*) and *Hippopodius hippopus* (with him *Hipp. gleba*) and the physophores *Agalma elegans* (with him *Ag. Sarsii*), *Agalma rubrum* (with him *Halistemma rubrum*) and *Agalmopsis bijuga* (with him *Stephanomia pictum*). *Diphyes quadrivalvis* coincides in its development with *Diphyes turgida* (see above in Gegenbaur, 53). While the endoderm on one long side of the egg-shaped planula (Fig. K) is very low, on the opposite side it appears extraordinarily thickened, so that the blastocöl resembles a narrow gap which runs through only two-thirds of the length of the body of the planula. The first developmental processes take place on the side with the low endodermic epithelium. In the front third, the ectoderm is turned up against the gap in the form of what Metschnikoff (p. 42) seemed to be a "round and closed" body which soon becomes hollow and, as already noted, becomes a nectosac. The endoderm around this ectoderm invagination quickly separates itself (Fig. L-N) into the four radial canals and the ring canal, and at the same time the anterior part of the blastocöl also develops into a short, independent blind sac which is soon surrounded by ample jelly. Both systems bind together against the yolk-rich plasma body as a so-called "larval swimming bell". During this time, in the rear part of the planula, which supplies the polyps, there are still no structural changes ahead of them.

With *Hippopodius* (Fig. U. P) we see essentially the same thing, only here in the juice container area so abundant jelly develops that the whole anterior planular body is included in the area of the so-called swimming bell, i.e. not like an appendix to the yolk.

For more information on the further development of both larval forms, see Chun below; It should only be noted here that with the gradual disappearance of the yolk the somatocyst appears as the foremost part of the larva, to which the bell, which adjusts itself downward, is most closely connected (Fig. Q). The catch thread lies sideways at the base of the polyp; the other attachments develop between him and the bell.

In the physophore larvae, Metschnikoff found greater differences in shape than Haeckel, and in a striking manner in very closely related species. The larva of *Agalma elegans* closely follows those of *Stephanomia* and *Athorybia* (Fig. R-U). First, the short, wide canal of the cap-shaped bract bulges out from the small, slit-shaped blastocöl of the almost spherical larva and is soon surrounded by a rich jelly. Right next to it, the ectoderm turns into the initially solid bladder nucleus, which initially does not come to rest on the front end of the larva. While in the calycophores the swimming bell in communion with the somatocyst area constricts against the rest of the larval body, which is rich in yolk, in *Agalma* (and in all the species observed by Haeckel) the bladder remains enclosed in the larval body. The inner cavity, lined by the ectoderm, in which air is already developing, is only surrounded by the inner endoderm lamella, which has been turned inside at the same time; the outer endoderm lamella of the finished pneumatophore is still strongly thickened by the yolk and is still in contact with the ectoderm of the larva. The pneumatophore and gastrozooid do not differ externally against one another until they continue to grow, when, in addition to the cap-shaped bract, in the manner described in *Athorybia* and *Stephanomia*, new bracts have developed (Fig. U).

I cannot ascribe any significance to these differences in the development of the pneumatophore and the bell, for they seem to me most simply to result from the different determination of the two parts, which are so closely related phylogenetically. The bladder passively

keeps the larva hovering in the same position through the content of gas; it seems quite indifferent whether it gains a free position in relation to the other parts or not. The bell, on the other hand, takes care of the locomotion of the whole thing through active movements and must therefore assume an independent position. These causes may also explain a much more serious difference at first glance in both the calycophore larvae and in the physophore larvae described so far, an abundant jelly-covered entoderm propulsion apparently occupies the front pole of the larva. In the case of the calycophore larvae, the bell now follows backwards, on this - on the same longitudinal side - the tentacle and, as the rearmost part of the larvae, the polyp (Fig. L and M). In the larvae of the physophores, on the other hand, the bladder and tentacle (Fig. T) are not on one long side, but on different sides of the attachment point of the bract, while the gastrozooid develops at the rear. This arrangement is soon changed somewhat in the case of the physophore larvae, since, according to Fig. U, the bladder gains the foremost position, while the bract and the tentacle come to lie on one side; in the case of the calycophores the bell remains in the lateral position, the somatocyst in the front position, and the tentacle remains as close as possible to the bell (Fig. N).

Later on, we shall observe an originally anterior position of the bell in young stem groups in relation to the bract, and we may therefore rightly consider the deviating position on the calycophores larva from the requirements placed on the bell, which explain the opening of the swimming cavity to be adjusted forwards for mechanical reasons is forbidden. In order to be able to function, the bell on the stem groups also quickly moves into a position which corresponds to that observed on the larva. Thus, when comparing the calycophores and physophores larvae, there remains only the difference that in the former the tentacle appears adjacent to the bell (Fig. M), while in the latter the attachment piece of the bract separates the tentacle and the pneumatophore very clearly. This difference may, however, be deduced from the very different distribution of the yolk, which in turn has its cause in the different modes of movement of the two larval forms.

In the case of the physophore larvae, the yolk can be preserved in the vicinity of the pneumatophore (Fig. T and V), in the case of the larvae of the calycophores, however, an equally close relationship with the bell would impair its efficiency. The yolk here is therefore separated from the bell and opposite it (Fig. M) - opposite to the position that the yolk sac assumes in *Stephanomia* (see Haeckel above, Fig. H) - and thereby displaces the tentacle from its how we shall later be able to say with greater justification, the original position which, for mechanical reasons, is preserved in the physophores. This explains all peculiarities of both larvae species, which at first glance appear so differently, as secondary acquired ones, which do not prevent a comparison. This explains all the peculiarities of both, at first glance, so differently presented larvae species that are acquired as secondary and do not stand in the way of a comparison.

It goes without saying that the so-called larval swimming bell of the calycophores is equated with the bladder + cap-shaped bract of the physophore larva, and all the more so since the latter differs in its shape (Fig. 4) from the permanent bracts of both *Stephanomia* as well as *Athorybia* and *Agalma* and with those of the prayids. This resemblance of the relevant larval bract of *Physophora* with the bracts of the stem groups of *Praya* is particularly striking (cf. to understand the cap-shaped bract as a coenogenetic new acquisition of the physophores, which contradicts the fact that not all physophore larvae are equipped with it, and that the most highly developed ones are missing. It thus appears as a holdover from earlier stages of development, which is now only temporarily or no longer of importance, while it used to be of great importance for the adult animal. This point, which will also make understandable the so intimate fusion of the larval area of the somatocyst with the floating bell, can only be dealt with later in Part II. In future, however, anticipating the final argument, I will no longer speak of a larval "swimming bell with a juice container attachment", but of a larval "bract bell".

The foregoing considerations greatly facilitate our understanding of the larvae of *Agalma rubrum* (Fig. V) and *Agalmopsis bijuga* (Fig. W). Both of them lack the primary bract, and there is just as little development of other bracts attached to a common carrier, which are only of

importance for the larva, as is the case with *Physophora*, but the permanent bracts develop little by little as the growth progresses. For this reason the larval form of *Agalmopsis* following the planula stage appears simplified compared to most of the physophore larvae known to us up to now (except for *Angela*) but we have already seen that it is a secondary simplification. In *Agalma rubrum* there is a complication due to the extraordinarily early development of swimming bells, which is therefore particularly interesting - as Metschnikoff on p. 59 - because it shows the perfect correspondence in the structure of bell and pneumatophore surprisingly clearly.

Another observation of Metschnikoff's on *Diphyes quadrivalvis*, which he cited only in passing and in fig. 13 and 14, tab. 7 (see Fig. Q). At the time when the second cover bell (see below under Chun) is applied, a bract bud develops next to the tentacle, so that we now see the posterior larval part transformed into the first stem group of the mature animal. For, according to Chun's findings on *Muggiaeae*, the bract bud is also connected to a gonophore bud; accordingly the arrangement of the first stem group takes place essentially in accordance with the arrangement of other stem groups, as can be observed at any time at the front end of the stem behind the bract bell. We shall consider the importance of this fact under C.

Fewkes was able (85) to confirm the statements made by Metschnikoff about *Agalma elegans* (named in the same way by Fewkes).

Chun (82) was the first to succeed in observing the postembryonic development of a calycophore, the *Muggiaeae kochi*. The larval bract bell, which in shape and construction is extremely similar to the permanent cover bell of the prayids, will soon be replaced by a differently designed, a real *Diphyes* bract bell. The following findings result (Fig. X). The larva is clearly divided into two sections, the rear of which consists of the first stem group (see above), the front of which consists of the larval nectophore bell and the neighbouring system of a second; both sections are connected by the first stem, on which the budding of new attachments takes place. Only through the budding of more and more bract bells *Praya medusa* and *Hippopodius*, see under C) and further stem groups, the stem itself enlarges; it is therefore nothing more than a descendant of all parts of the young siphonophores, just as all newly emerging appendages only find their origin through excessive growth of the already existing ones. This vigorous growth caused by an abundant supply of food does not result in the budding of the siphonophores on the individual appendages themselves, since their functions would partly be hindered and partly appear incapable of doing so on account of a far-reaching and deeply organizational division of labour. The budding is therefore limited to a somewhat indifferent stratum, to the connecting pieces of the appendages with each other, which have only secondary importance for them, and so the stem together with all the branching stalks of the individual appendages appears to be comparable to the stolon of the solitary salps germ tissue, which takes over the asexual reproduction of the association members. Its shape, as well as its capacity for contractility and elasticity, are to be understood as secondary acquired properties and are subject to the most considerable fluctuations among the abundance of siphonophore forms.

If we look at the stem in this way and not as an originally independent organ (see below in Haeckel, 88), we cannot recognize any characteristic of the system that is very significant in terms of its constitution; for as it is the product of all appendages, it appears directly dependent on the development of these. - This point of view will later give rise to many new views for the assessment of the relationships of the siphonophores.

The second result, which we obtain from Chun's findings, concerns the arrangement of the appendages at the front end of the young stem and will therefore only be discussed in detail under C.

I do not need to go into Chun's error regarding the interpretation of the *Muggiaeae* larva as a special generation, since Claus has already (83) refuted the view and Chun himself (92) has given it up.

After the detailed explanations given above about the development of the calycophores and physophores, I can now briefly summarize the additional observations and new views I have collected later. Claus (83) took an important step when, on the basis of Metschnikoff's findings on the close relationship of the pneumatophore with bells, he directly compared the physophore pneumatophore with the larval swimming bell of the diphyids, which is later dropped. We must now restrict Claus's comparison to the fact that only the pneumatophore and bell part of the larval calycophore bract bell come into consideration; In other respects, however, there is nothing in the least to be objectionable to the comparison, which greatly promoted the understanding of the siphonophore organism. Strangely enough, Chun (87) carries the same comparison at the end of his precise reports on various swim bladders, p. 532-33, again as an independent observation, without mentioning Claus' name. It says here: "All siphonophores have a heteromorphic medusoid attachment at the beginning of the stem, which in the calycophorids develops into a swimming bell with an oil container (!) and is later dropped, while in the other siphonophores it persists in the form of pneumatophores." this interpretation was, after all, essentially not new, and it is here that Claus's priority should be given its right.

In the Challenger Report, Haeckel (88) describes the development of a *Muggiaeae* species (in his case *Cybonectes* Huxleyi) which differs in no way from the development of *Muggiaeae kochi* (see above in Chun, 82). He also found some indeterminable physophore larvae from the family of *Stephanomia*, *Athorybia* and *Agalma elegans*. What is important is the finding of a larva belonging to *Angela* (Fig. Y). It appears extraordinarily simple due to the lack of larval cover pieces - but the primary, cap-shaped bract, as it is e.g. the nearby *Physophora* larva has already been rejected -; the tentacle is also very simple; a complication, however, arises from the presence of the aurophore (Haeckel) behind the bladder. However, if we take into account that the aurophore is nothing other than the air funnel protruding to the outside (see under A and in more detail in Communication III), then we have a larva in front of us, which is essentially the same as that of *Agalmopsis bijuga* (Fig..

Chun observed (88) a *Hippopodius* larva (Fig. Z) which, older than the oldest stage of development bred by Metschnikoff (74), shows the construction of a second bract bell of the horseshoe shape characteristic of *Hippopodius*. What is interesting about this observation is that even with the Prayids, the original siphonophores, the larval bract bell is replaced by a differently shaped one. We may conclude from this that the behaviour of *Praya* is the same, although the shape of their bract bells does not differ as much from that of the larval ones as in *Hippopodius* or even in the Diphyids. With *Sphaeronectes*, however, the substitute question must be answered in the negative. Chun describes 92, p. 67 a *Sphaeronectes* equipped with only one stem group (Fig. AA), whose bract bell essentially shows the construction of the permanent *Sphaeronectes* bract bell. Due to the youthfulness of the animal, we may leave the existing bract bell as the larval and find ourselves confirmed in this view by the consideration (Claus, 83) that a replacement for mechanical reasons should be impossible or at least very improbable, since there is no room for the development of a new bract bell in the narrow, tube-shaped hydroecium of the bract part.

Finally the larva of a *Forskalea* should be mentioned, which I observed in Naples (Fig. 8). It is not, to be sure, as young as it would be desirable to compare it with the other physophore larvae, but at least it permits the establishment of some important data. First of all, belonging to the genus *Forskalea* in general, I deduced this from the presence of a yellowish-red secretion mass in the distal end of the oldest palpon, which is only observed with *Forskalea* palpons and the significance of which has already been reported above under A, and secondly from the conspicuous red-brown colour of the liver bulges of the single gastrozoid which was united in the surrounding endoderm tissue by a delicate, sulphur-yellow touch, as both also, according to my experience, only occur so distinctly in *Forskalea* species. The colour of the distal end of the pneumatophore should not be used for the determination, as it roughly corresponds to all physophores. The shape of the bracts and cnidobands is reminiscent of that of *Agalmopsis bijuga*, but we know that the *Forskalea* bracts only gradually acquire their characteristic wedge shape as they grow up, but initially very similar to

those of the *Agalma* and *Agalmopsis* species; furthermore - through Chun 88 - that the larval cnidobands of *Forskalea* closely cling to those of *Agalmopsis* (*Halistemma*). No clue for the determination can be obtained from the swimming bell buds. I believe, according to what has been said, that I can really see that of a *Forskalea* species in the larva found.

It was not possible to decide whether a cap-shaped bract was available and had already been dropped off again; what is certain, however, is that no larval bract wreath like *Stephanomia*, *Athorybia* and *Agalma elegans* is formed. The young bracts bud separately from each other, as we must also assume from *Agalmopsis bijuga* and *Agalma rubrum*. The *Forskalea* larvae would essentially join those of the two last-named species.

Very few findings are available on the development of the cystophores and chondrophores. Huxley first observed (59) larvae of *Physalia*, which, however, were already separated into bladder, tentacle and polyp (see Fig. BB according to Haeckel). Accordingly, they show a great resemblance to the larvae of *Agalmopsis* and *Angela*, but we must by no means infer from this that these forms are related, since most likely the cystophore larvae were never equipped with a primary bract, as we had to deduce for the physophore larvae. In addition, there are such considerable structural differences in the construction of the pneumatophore, the tentacle and gastrozooids, and the further development is so different that one cannot speak of a closer association of the cystophore larvae with those of the physophores than with those of the calycophores. At this point I fail to go into the post-larval development of *Physalia*, since this will be easier to understand when the whole, so peculiar group of cystophores has been discussed (see the following communication).

Haeckel adds (88) to the same finding about *Physalia* information on the development of the *Epibulium* (in Haeckel *Cystalia monogastrica*) which, with regard to larval formation, agrees with that observed with *Physalia*. Fig. CC and DD show us juvenile forms which also resemble those of *Agalmopsis* in the presence of pneumatophore, tentacle and polyp and in their arrangement; their further development can only be thought of in Communication III.

I must think in a little more detail of the development of the chondrophores, although here too not all points have been established with certainty. Since sexually mature *Chrysomitra* (the medusa-like gonophores of *Velella* and *Porpita*) have never been found, information about the youngest larval stages is also lacking here, and it must be regarded as a stroke of luck that Bedot (94) found a larva of *Velella Spirans* that was found in the stage that seems to correspond to that of *Physalia* and *Epibulium* just described. The larva consisted (Fig. EE) of a single-chambered bladder and of the first tentacle and polyps, and also showed remarkable peculiarities. Bedot falls into a few errors in the interpretation, as I have learned from my own findings in a *Rataria* (Fig. FF) which is only a little old. At the upper pole of the "very well preserved" larva, which was somewhat compressed here at the side, he found the opening of a canal, indistinctly drawn through a thick pad of endoderm to the air cavity, whereby the thought is aroused in him that the larva has become detached from a mother-animal. Beside the air sac there is ample homogeneous mass with individual, isolated cells, which he explains as being the structure of the chitinous wall and as originating from the endoderm. His conclusion is: "Quoiqu'il en soit, que nous venons de décrire ne présente, dans son organization, aucun caractère qui vienne appuyer l'hypothèse généralement acceptée de la formation du pneumatophore par invagination de l'ectoderme."

On the other hand, I can most definitely represent the formation of the air chamber wall of the ectoderm, since in my material (Fig. FF) the thin, clear cell layer in the circumference of the air cavity opens out sideways below the already created ridge, this characteristic *Velella* organ, and into the outer one ectoderm continues. The formation of the chitinous chamber wall takes place on the inner surface of this cell layer, the attachment of the secondary chambers to the thickened basal part; the homogeneous, cellular mass observed by Bedot has just as little to do with the ventricular formation as the upper accumulation of endoderm represents a stalk; rather, the former is the endoderm of the edge that develops sideways around it, and the latter, which in my *rataria* lacks a canal and is shaped like a chamber (on old forms in transverse strands), belongs to the late ridge. If

in fact a canal should cross the ridge in the youngest larvae, it could only be regarded as part of the endodermal cavity and would correspond to the canal of the cap-shaped bract. But even if it is missing, as I would like to assume, we have very probably seen a bract called a homologue in the strong growth of the larval body of a *Rataria* above next to the bladder, which would thus be permanently transformed into a sail by *Velella*. In a corresponding way, perhaps the endoderm-containing fringe, which Haeckel (88) quite unjustifiably regards as a number of fused, suitably redesigned bracts, in accordance with Lieb's medusome theory, the velum of the hydromedusa.

To the reasons which the study of the mature animal offers us for this assumption (see Communication III), the following comparison should be added, but only as a hypothesis. According to Fig. FF, the most intimate connection of the endoderm exists between the crest and the rim, on the other hand there is a gap (or only trace connections) between the endoderm mentioned and that of the polyp and tentacle. It seems as if, by the invagination of the ectodermal nucleus of the bladder, the inner larval space had been divided into two sharply separated parts, which incidentally also differ from one another in their structural condition. In principle we find the same thing, in my opinion, but in the typical physophore larvae (Fig. H and U; Figs. 2 and 3). Clearly separated from the posterior larval body - albeit also from the bladder - is an attachment piece for all the larval bracts, through the mediation of which alone their endoderm spaces with that of the rest of the larval body to the mature animal are lost to all physophores equipped with them, except *Athorybia*. If we now assume that the permanent preservation of the whole, uniform complex of bracts is connected with an even more intimate union of the individual bracts with one another and with the bladder, we can, without special effort, create a siphonophore of the shape of *Velella* - as far as the previous larval body arrives - think emerged.

As little as the homology presented here appears to be unsure, it is able to promote our understanding of the relationships of the siphonophore groups. From no other point of view have I been able to approach the so aberrant and undisputedly most highly differentiated group of chondrophores to the other siphonophores. There are indeed some similarities in the organization to *Angela*, but also much more important differences; but even if later investigations should confirm the relationship to the typical physophore larvae, a direct comparison with one or that other physophore form is not necessarily to be assumed as possible. Because, as we shall see, *Velella* and *Porpita* differ a lot from all previously known physophores. Nevertheless, as will only be briefly indicated here, a direction of development peculiar to the physophores appears in the chondrophores to be increased to the highest, perhaps even completed; namely, the tendency, while suppressing the stem, to connect all the appendages in the most intimate way. Furthermore, the understanding of the strange *Athorybia* should also be promoted by the comparison presented, since, according to it, the chondrophores should also be understood as sexually mature physophore larvae, which, however, differ further in an independent manner. (See details in Communication III.)

Finally, if we take a look at the above-described findings on the larvae of the siphonophores, the following results. Corresponding to the four sub-orders, about the mutual relationship of which the next communication will give detailed information, four larval forms appear, which, however, seem to be essentially the same. Above all, it should be emphasized that there is absolutely no polyp stage in the development of the siphonophores. At no age does the siphonophore represent itself as a simple polyp, as it seemed up to now an indispensable prerequisite for the phylogenetic derivation of the same from hydroid polyps. A comparison of any of the larvae with individual medusas is also excluded. In all the cases observed, we found that the yolk-rich plasma body was broken up into several pieces of equal value to the individual hydroid, of which at least 3, mostly 4, could always be detected. There is never a lack of an anterior bell (or bladder), a posterior polyp, and a tentacle developing laterally at the border of both appendages. The bell (or bladder) is most likely to differ from these three appendages; the tentacle can become clear at the same time, but its occurrence can also be delayed; the polyp occasionally gains its characteristic structure late, since

the gradually disappearing yolk has the longest close relationship with it, as the actual nutrient organ of the larva. In the majority of cases, a fourth appendix is added to the three appendices mentioned, in very different forms, in which we must recognize a homologue of the bracts of the finished animal. It can - as with some physophore larvae - become clear before the bladder is established.

If the interpretation of the velellan crest as a modified primary bract is correct, only a few physophores and all cystophore larvae⁵) are missing a bract. As will be explained in detail in Communication III, it is quite unlikely that the cystophores were ever equipped with bracts; but the considerations in the same place suggest a direct derivation of the cystophores from the diphyids, if not exactly from forms known up to now, and we may have a branch of the cystophores from forms similar to those with which the physophores are to be connected to accept. From the calycophore larvae, the physophore larva would have arisen in one case by modifying the bract bell into a bladder and a cap-shaped bract, and in the other case by modifying the bell part into a bladder, while the cystophore larvae would have arisen with the formation of the bract. In any case, one thing seems certain that all other forms of larvae can be derived from the calycophore larva; and even if we do not see the ursiphonophore in it, just as little as the ursiphonophore in *Sphaeronectes*, we can construct a scheme of the siphonophore larva made up of four different parts, namely, bell, bract, tentacle, and polyp.

The conclusions to be drawn from this finding can only be discussed in Part II.

C. Arrangement of the attachments on the stem of the developed Siphonophore.

In the last section, the dependence of the stem in its emergence on the development of new attachments on the larval body was emphasized and it was interpreted as a product of all attachments. However, if we look at the mature animal, the appendages appear conversely as descendants of the stem, especially in the budding zone, where the development of new groups can be observed at all times. One, therefore, speaks of a bud line on the stem. For all siphonophores, with the exception of the chondrophores, the secondary behaviour of which will be discussed in the next report, all attachment groups or individual attachments are arranged in a row; the stem appears as the basis on which the complex organism builds up in the most regular way. It is now unnecessary to examine how the appendages are arranged along this line of budding and whether the line of budding occupies the dorsal or ventral side of the stem. Some other questions will automatically follow the fundamental questions asked.

1) Dorsal and ventral Stem.

To determine the dorsal and ventral, only the adult animal is to be consulted, as the dependence on the yolk and other coenogenetic complications affect the position of the body on the larva, as the comparison of the calycophore larvae with that of the physophores makes clear. But even among the adult animals, not all of them seem suitable for answering our question. This will be immediately understandable when you take a closer look at the literature. Chun says (92) regarding the dorsal and ventral on p. 124 in the note: "The median line of the trunk, on which the individual appendages bud, is regarded as the ventral line according to the unanimous approach of all previous observers." Let us now look back in the literature, where this procedure is first explained in more detail, see above We find the following explanation in Claus (63) p. 540: "... The same also applies to the groups of individual on the stem below the nectosome, which arise in *Apolemia* from short bulges, of which one can be convinced from the naked stem that they fall into

⁵ The crest of the *Physalia* is to be interpreted in a completely different way than the *Velella* crest.

a longitudinal line. When the spiral is rotated, it remains on the convex side, which we can therefore refer to as the front or ventral." - That is all that is given to justify it.

Haeckel is even shorter in 1869. He says on p. 14: "It now appears most natural for several reasons, just as with the developed siphonophore stem, as in the case of the primary polypite, from which it originates, to designate the side of the same as the ventral or abdominal side on which the buds of the late secondary polypite, the buds of the nectophores, etc protrude." We do not receive any information about the reasons that determined Haeckel, nor does he mention Claus's words in any word. There are various objections to the latter.

First of all, it must be described as inadmissible to select a state of appearance that is only temporary and, when stimulated, comes about through violent action of the stem muscles to determine the positional relationships. The spiral rotation is not peculiar to the siphonophore stem in every state of the animal. There are a few species that make exceptions, e.g. *Forskalia* species, *Physophora*, *Angela* and *Physalia*; but all of these are among the most complex siphonophores, and against their selection the second concern would be that when making a decision that is valid for all siphonophores, we should above all use the simpler forms, which show primary relationships. *Apolemia*, which Claus used in his discussions, is undoubtedly the simplest physophore, and it could indeed serve to solve the question of the dorsal and ventral, as will be shown below; but it is easier and safer to choose even more primitive forms, and as such, as the precursors of the physophores as well as the cystonects and chondrophores; the calycophores are singular. It is sufficient to refer to the derivation of the pneumatophore from the bell portion of the larval calycophoran bract-bell, which has been demonstrated under A and B, in order to consider the primary position of the calycophores as certain.

Calycophores calmly floating in the water (with the exception of *Hippopodius*) show a completely stretched or at most barely noticeably twisted trunk. There is another moment to consider. When the calycophore, such as a *Praya* or *Diphyes*, swims calmly - and in this behaviour you can almost always find it in the sea - its longitudinal axis is horizontal. The same applies to almost all physophores and must be described as the normal behaviour for all siphonophores equipped with nectophores, because the pneumatophore with its gas content or the oil drops in the diphid bell, which cause a vertical rise in the water, can only contribute to the locomotion when the much more powerful nectophores are at rest. The larger the stem, the less natural the effects of the pneumatophore and somatocyst; therefore we also see resting individuals of *Praya*, *Diphyes quadrivalvis*, *Apolemia*, *Agalma*, *Forskalia* and others, floating horizontally in the water, at most vertically erect in the beginning, while the small *Diphyes* and *Abyla*, as well as young physophores, hang vertically from the pneumatophore or oil drop. So since the largest number of siphonophores, and precisely those that are decisive for the assessment of the siphonophores organization - because the cystonects and chondrophores represent secondary strongly modified forms - show a horizontal stance during the normal state of quiet hunting, in which each attachment takes action; so we are first able to make certain decisions about what to call the front and back of the siphonophore stem. The foremost part in the calycophores is the first or the only bract-bell, in the physophores etc. the pneumatophore; the last part is the last polyp at the opposite end of the stem. The front can occasionally go up and the back down; but we will be careful not to confuse ventral and dorsal with front and behind, as Claus did, and one will do well, because of the change in posture just described (*Diphyes*, *Abyla*), dorsal and ventral not to be called above and below. At least in this work and in the following communications, one should proceed according to these points of view.

Since the spiral turn of the stem as present in a very large number of siphonophores, is precisely the most original, is not to be regarded as a peculiar phenomenon in every state, since we rather find the calycophoran stem stretched out in the calm or calmly swimming, so such a temporary state cannot be derived for the relationships of the attachments to the trunk. But even most of the calycophores, despite their simplicity in construction, cannot be easily used to determine the dorsal and ventral sides of the stem, since the appearance of two or a large number of

bract-bells and nectophores at the front end of the stem has a very significant influence on the posture of the stem (see later). We only meet the original conditions in the single-belled *Sphaeronectes*, from which it is also likely that the only available bract-bell is the only one that was formed, i.e. directly the larval. Let us now consider a resting *Sphaeronectes*, which is so orientated that the somatocyst of the bract-bell looks forward, the nectosac points down and a little obliquely backwards - an attitude that is maintained even when swimming calmly - that furthermore the stretched trunk underneath has a slightly arched curvature when it hangs out of the hydroecium to the rear (see Fig. 6, also Fig. 9); this is how the trunk appears from its beginning, from the junction of the somatocyst and the bell canal, on the dorsal side covered with buds that gradually grow towards the end of the finished appendages, while the ventral side of the appendages is completely lacking. We can see from this observation, which teaches us an undoubtedly original behaviour that the line of budding of the stem is not located ventrally, as was assumed until now, but rather dorsally.

Chun, who, as we have already seen, calls the budding line anterior to the stem, says 92 p. 93 when describing the single-belled *Muggiaeae picta* (to him *Doramasia picta*) - which essentially corresponds in the arrangement of its parts to the *Sphaeronectes* described above - the following: "The radial canals (the canals of the nectosac of the bract-bell) derive from a stem canal, that in turn arises from the dorsal surface of the root of the stem just below the mouth of the oil container." - In contrast, we saw the stem canal ventral to the stem and juice container. - "On this dorsal origin of the stem canal,..., I lay all the more worth, when I will not only prove the general validity of this behaviour for the calycophorids, but also attribute the budding law for the nectophores of the polyphyids and physophorids to the dorsal placement of the first definitive bell." - In this work, I will also endeavour to determine the extremely difficult budding relationships of the calycophores in particular, as well as those of the physophores in general, by taking entirely different paths than Chun suggests. However, before we can go into this and provide more details about the calycophores, which are not yet discussed, dorsally and ventrally, it is necessary to determine the order of the individual attachments on the trunk, since we are seeing peculiar migrations of some attachments during their development and at the same time the probable cause of the remarkable phenomenon of spiral rotation.

2) Order and distribution of the attachments on calycophoran stem.

The simplest built calycophores clearly show all the appendages behind the large locomotion and protective apparatus in front of the stem, arranged in tightly closed groups on the stem, which are separated by stem sections without attachment. The presumed cause of this striking arrangement can only be dealt with in more detail in Part II; we only want to consider here how the individual groups develop and what position the parts assume after the development has ended. With regard to the parts themselves which make up a group, reference is made to Chapters A and B, and only briefly noted that each group consists of all four kinds of appendages that are characteristic of the siphonophores and which we also found in the larva .

Chun as the only one who has dealt in detail with the arrangement of the appendages on the calycophore stem, says 91 of *Praya dubia* (with him *Stephanophyes superba*) on p. 568: "The individual constituents of a cormidium take their origin from 4 buds lying next to each other." In the following year, in the monograph of the Monophyids, on the other hand, it says on p. 70: "Each cormidium may be composed of 4 or 5 constituents takes its origin from a single bud at the beginning of the stem." I have to contest both statements, because according to my findings on *Sphaeronectes*, *Praya*, *Diphyes* and *Abyla*, each stem group consists of two distinctly separate buds that develop one after the other. This result is all the more important as it seems suitable to confirm the findings on the larva given under B (see Part II). At the beginning of the *Sphaeronectes* stem we see the following picture (see Fig. 6).

While ventrally and laterally the stem appears perfectly smooth and cylindrical, it bears dorsally hump-shaped buds which increase in height towards the rear. Each bud becomes a tube that thins proximally like a stalk; where the stalk and the tube meet, a forward-facing side shoot develops. The latter develops into the tentacle, the thick part of the tube the gastrozooid. Both develop with constant growth in the same positional relation to one another. On the stem, at the point of attachment of the stalk, a new hump-shaped bud emerges on the left side and turned a little forwards, the joint system of the gonophore and the bract observe; only in one last stem group (Fig. 10) could it be ascertained that they still maintain intimate spatial relationships with one another, and that they stand out considerably from the gastrozooid and the tentacle. The gonophore lies on the left of the stem, the bract is bent over to the right.

From Chun (92) we learn about the development of the gonophore and bract from the common primordial bud, that the latter is halved into an anterior and posterior section, of which the anterior becomes the cover piece and the rear becomes the gonophore. I have to contest this statement most decidedly. It is true that I could not use *Sphaeronectes* to make a decision, since unfortunately I did not see the relevant stages of development; But both in *Praya* and in *Abyla*, *Diphyes* and the closely related *Muggiaeae* (which Chun lists in the Monophyids and for which his law of budding applies), all the numerous individuals I examined showed an anterior origin of the bell and a posterior to the bract. Regarding Chun's representation for *Sphaeronectes* (his *Monophyes brevitruncata*) on fig. 1, tab. 9, in my opinion, only the explanation that this is an abnormal case can be valid. For this, it seems to me that the rear position of the tentacle on group 3, which contradicts Chun's text figure 4 on p. 70 stands to speak.

Let us first consider *Praya cymbiformis*. Here, too, the tubular bud for gastrozooid and tentacle appears first, and we see both parts already separately, when the spherical bud for gonophore and bract is on the trunk and, as in *Sphaeronectes*, directly on the base of the short stalk, the two other parts carries, occurs. It quickly divides into an anterior and posterior half, which are first in broad internal communication, then, as Fig. 11 shows, clearly stand out from one another. The front, slowly growing bell remains permanently in its position, which is characterized by its proximity to the tentacle and gastrozooid; on the other hand, the rear bract, which enlarges extremely rapidly, soon begins to carry out a peculiar migration. It develops into a narrow, kidney-shaped gelatinous body (Fig. 12), which sits across the trunk and shows the right lobe slightly raised against the left. At the base of the first one runs a single one of the secondary vessels already mentioned under A of the frill-like widened stem; on the left lobe, on the other hand, we see two, of which the rear, shorter one, from which the actual capillary vessel, which already opens distally, arises, corresponds to a small secondary lobe. With a constant increase in size (Fig. 13), the bract moves with the right lobe first (Fig. 14), past the gonophore and polyp to the right, until it finally almost completely surrounds the originally free space ventrally on the trunk with its strongly stretched attachment point and with its right lobe, which deepened like a boat at the base, engages over the gonophore from the left. The two left lobes reached the right side of the polyp and tentacle and now take both attachments between them protectively. The gonophore is initially drawn a little to the right by the migration of the bract and is initially close to the polyp from the front; later, when its gelatinous opening develops more and more, it again stands out more clearly from the polyp, but retains the same position, inclined somewhat to the right and anteriorly.

Chun's description (91) of the development of the cover pieces in *Praya dubia* (*Stephanophyes superba* in his case) is not complete enough to permit a comparison with what has been said above, which also applies to *Pr. Plicata* (*Pr. Diphyes* Vogt). We can only infer that a shift is also taking place, however, given the close relationship between *Pr. Dubia* and *Pr. Cymbiformis*, it seems to me questionable whether it proceeds as simply as Chun assumes.

The development of the bract in the diphyids takes a completely different course from that of *Praya*. The first structure of the groups is, however, the same in both families, because here as there are initially tubular buds that separate themselves into polyp and tentacle (Fig. 15, 16, 17). But

the difference is already the lack of a stalk for these two parts, both in *Abyla pentagona* and in *Diphyes appendiculata*; only *Diphyes quadrivalvis* shows a short stalk. The double bud for the gonophore and bract (Figs. 15, 18, 20, 21, 22) arises as in *Praya*, and as there the former part develops rather slowly, while the bract, at least in both *Diphyes* species (Fig. 19), increases very quickly. An essential characteristic of the diphyids is an opposite direction of migration of the bracts than that of the prayids. I have to admit that at first with *Abyla*, which offers the extreme with regard to the migration phenomenon, I believed that a bract shift was only taking place within narrow limits and in the opposite direction than is actually the case. Because one observes the bract in almost all young groups (Figs. 23, 24) in a lateral and finally in a dorsal position on the trunk; but I noticed early on that it soon no longer takes up the left side of the trunk as it did at first, but the right side of the trunk. Good specimens taught me about a wandering to the left from the point of origin, which does not end until the bract from the right again approaches the polyp and tentacle and now covers them like a rider with the two transverse wings of its cross-shaped endoderm canal. In doing so, the extension piece stretches out finely like a stalk and, like a collar, adjoins the ventral part of the trunk as closely as possible, so that in reality the bract, in spite of its migration, proves to be the old starting point behind the bell. However, this old connection with the stem seems to disappear with time, at least I could not prove it later, and a new connection will probably be made directly at the later point of attachment.

None of the authors who examined *Abyla* mentioned this strange relocation of the bract. Only with regard to the last development of the same and its behaviour towards the stem before the rejection of the whole group as a free-swimming eudoxid do there exist different views, which must be discussed in more detail here. First of all, the changes in shape of the bract, which are dependent on the migration predecessors, must be examined in detail. The initially ovoid-shaped bract (Fig. 21) soon flattens out, laterally widening and tapering at the distal end (Fig. 22), so that it now looks like a very short, blunt lance tip or the head of a venomous snake when viewed from above. At the same time it turns its distal end, which is first turned backwards, to the left (Fig. 23) and is already completely separated from the gonophore. It moves more and more to the left, then to the ventral, and finally to the right side of the stem (Fig. 24), its distal end always moving forward; it widens more and more, first appears in the shape of a clover leaf, then pentagonal in outline, and at the same time it forms a number of sharp ridges and regular surfaces. We distinguish a large, fairly smooth surface facing the stem - the ventral one - which is closed off by a sharp, often broken side ridge; on top of this, the complex dorsal part is built up symmetrically, consisting of a proximal and four lateral surfaces, which narrow at differently steep slopes towards a small, five-sided dorsal surface. Only the proximal, the two adjacent lateral and the dorsal surfaces are significant for the development of the late cube (Figs. 27 and 28); the other two, soon irregularly shaped, become the distal, serrated extension of the bract, which extends far over the tentacle and polyp on the finished eudoxid and is traversed by the distal, long part of the endodermic canal. This itself also appears of a complex form. At the point where the elongated, thin stem joins the ventral surface of the bract - approximately at the end of the first third of its length - the canal divides into three arms, the distal of which enters the above-mentioned distal extension of the bract, the two lateral, run very clumsily under the proximal edge of the dorsal bract surface. Soon there is also a very short proximal arm that almost reaches the ventral edge of the proximal cover piece surface; in this way the endodermal cavity takes on the deceptive appearance of a cross. - The further changes in shape occur when the bract, as already indicated, lies saddle-like over the polyp and tentacle. The ventral surface is now perpendicular to the dorsal side of the stem and lies directly against the anterior surface of the polyp and the tentacle; the proximal edge crosses the spine of the stem, the distal process protrudes freely, the lateral surfaces reach back over the polyp with constant growth. The lateral legs of the inner cavity do the same, in that they curve backwards in the shape of a horseshoe. - The later cubic shape of the bract comes about in the following way:

The dorsal surface increases evenly on all sides, as does the two lateral surfaces. Since the separation in the middle of the surfaces does not keep pace with the jelly-like formation in the region of the ridges, the latter appear deeply depressed (Fig. 25), even if they already have outlines of almost the same size. The proximal edges of the lateral surfaces are pushed over on both sides of the stem, and this also transforms the proximal surface of the bract into a deep depression, which at the same time is lengthened to the rear by the all-round growth of the lateral surfaces. The stem therefore appears to be enclosed in a deep cheek, the edges of which finally come together almost above it. This groove - the enlarged proximal surface of the bract - corresponds to the later, anterior surface of the cube; likewise the dorsal and the two lateral ones are already present; but the ventral one is still completely missing, because this cannot be derived from the originally ventral surface of the bract. It arises when jelly develops abundantly between the two horseshoe legs of the endoderm area and here initially pushes forward a ventral, distal edge, which lies over the bell, which has remained free up to now, and encloses this, together with the polyp and tentacle, in a conical, distal, upper space. Gradually more and more jelly accumulates proximally from this new ventral edge, so that a new proximal ventral edge also arises, which is, however, for the time being still strongly indented by the stem, as is the proximal edge of the dorsal surface, by now both proximal edges stretch with further gelatinous development, the stem is bent from the bract in front and behind, and as this pressure increases gradually, it comes to a complete detachment from the stem. Now the cube is finished, at least the ridges, but also the hollow bulges of the surfaces gradually shrink, until the end the surfaces almost gain quite the height of the ridges.

These changes in shape during the development of the *Abyla* bract, especially the last ones that lead to the detachment of the eudoxid from the stem, have not yet been precisely recognized. Gegenbaur stated (53) that the stem fits in between the bract and the other groups; As a result, he claimed that the bract on the stem was positioned opposite the polyp, tentacle and gonophore. On the other hand, Leuckart made an appearance (54) by observing all parts lying on one side of the trunk; but bordered on him - at least that's what fig. 10, tab. 11 - the bract not with the proximal, but with the ventral surface on the trunk. According to the figure mentioned, the young *Eudoxia* hang on the stem at an oblique angle, while in reality (except for the oldest) they are positioned perpendicular to the stem. In addition, it is stated that the free edges of the surfaces advancing around the stem should melt on the other side, so that a piece of the trunk stem be included in the bract. - Chun recognized (92) this error of Leuckart, but he falls back into the Gegenbaur's, in that he indicates a position of the bract on the stem that is opposed to the other parts.

The development and migration of the bract is much easier with *Diphyes* (Fig. 19 and 29). The layout of the group is exactly like that of *Abyla*; the bud for tentacle and polyp remains - at least initially - sessile, and the gonophore and bract originate in a known manner from a common bud at the base of the other two parts. The bract grows very quickly to the left and back, and to a lesser extent also to the front, into a thin gelatinous leaf that continues to encircle the stem until it reaches the polyp and tentacle from the right. There can hardly be any talk of an actual migration, because the attachment point remains next to the gonophore, and the very short endoderm canal only enlarges to the left, following the spread of the gelatinous leaf, until it, like a ring, it surrounds the lateral and ventral part of the stem. Finally, the circumference of the stem as well as the tentacle, polyp and gonophore are almost completely enclosed by the wrapper like a dome. Now, shortly before the detachment, the spindle-shaped phyllocyst known on the eudoxid bract (Fig. 30) also developed, in which a forward-facing protuberance emerges on the annular endoderm canal, approximately in the middle of its course, which gradually emerges after being enlarged and finally broadly seated on the originally only ring, which on the finished eudoxid only stands out as a low, dark base from the honeycomb-celled spindle. At the same time, the first small, anterior extension of the bract grows into the thick arrowhead that is so characteristic of *Diphyes* eudoxid.

The behaviour of the groups of *Diphyes quadrivalvis* that remain permanently on the trunk differs little. The ring-shaped endodermal canal almost touches at both ends (Fig. 31) which turn a

little away from the stem; it is not as close to the stem as it is in *Diphyes appendiculata*, but is separated by a muscular attachment plate, which is also inserted between the stem and the attachment points of the gonophore and the short-stalked polyp and tentacle. Accordingly, the gelatinous leaf appears wider than in the species first described, and when the plate contracts it encloses the stem like appendages even more intimately than in *D. appendiculata*. A phyllocyst does not come to development; the anterior gelatinous process also enlarges only slightly.

With *Hippopodius* the development of bract is completely omitted; here we meet also secondary simplified relationships, the cause of which will be seen below. A complication, on the other hand, arises from the early attachment of numerous gonophores.

The physophores, cystophores, and chondrophores will be reported in detail in the next communication. The development of the groups is more complex than that of the calycophores, even with the simplest physophores, *Apolemia*, since large numbers of polyps and tentacles as well as bracts are immediately attached to the groups, whereas the gonophores - also in large numbers - appear very late. By dividing the groups into several spatially separated subgroups, the degree of complication in other physophores is increased still further.

3) Further comments on dorsal and ventral, about the spiral rotation, as well as about the zonal construction of the stem.

In the last section, the findings of the penultimate one were taken as a basis and the side of the stem, which develops the cormidial buds, was designated as the dorsal. But in only a few other calycophores do we observe, as in *Sphaeronectes*, the appendages actually lying dorsally on the elongated trunk; rather, in all two- and multi-bell forms, rotations take place at the front end of the stem, which essentially influence the positional relationships of the cormidia. At this point I have to briefly describe the image that a hunting *Praya cymbiformis*, one of the most simply built and therefore particularly interesting siphonophores, affords. The two unequal sized bract bells at the front end of the stem lie one above the other, the larger one always at the bottom; We see in front of them the bract part with the rudimentary somatocyst, behind the nectosac, the regularly repeating movements of which mainly cause locomotion. Where the two somatocysts and the two bells meet, the stem begins (Fig. 32, 33), on which only the first, youngest stem groups stand close together, while the others follow one another at intervals of 1 cm or more. The very first groups, which, as described above, are formed solely by the tubular system for polyp and tentacle, arise sideways on the stem; but still inside) the shelter of the bract they move to the ventral side, where they can be followed to the end of the stem. This difference in position to *Sphaeronectes* has its cause in the migration of the bracts, which come from the budding point to the side of the stem free from attachment and which, by their lighter specific gravity and by the oil drop in the phyllocyst, make it dorsal. Thus the stem is covered dorsally in the entire course by the transparent, kidney-shaped bracts, as if by delicate, transverse glass roofs; its actually dorsal side, which carries the polyps, tentacles and gonophores, lies ventrally. Another factor helps to alienate the budding line of the stem from its original dorsal position, in homology to *Sphaeronectes*: the presence of a second bract bell at the front end of the stem. In order to be fully effective and neither to hinder the first nor to be hindered by it, this must be opposite to the first on the stem, and this happens by moving back from the original neighbourhood to the first by turn of the stem. In this case, the originally dorsal side of the stem should immediately become the ventral side, while the foremost stem piece, which carries the bract bells, separates itself to a certain extent from the stem of the siphosome, transforming it into a kind of plate, with the buds of the latter and the youngest existing bud of one bract bell is subject to constant replacement come to lie on the side. The situation is only completely reversed through the migration of the bract.

In *Diphyes* and *Abyla* species (Figs. 34, 35 and 36), which do not have a huge siphosome like *Praya*, the behaviour to be assumed for *Praya* is in fact carried out, for the juvenile bracts have

no influence on the keeping of the stem exercise. With the development of the large swimming bell, which we have to regard as a second bract bell, on which the bract part has been receded (see Communication III), the groups of appendages reach the ventral side of the stem, through a torsion of the stem on the short distance between the bract bell and the swimming bell.

That the formation of new, large locomotive apparatus at the front end of the stem goes hand in hand with a half-turn of the stem is shown to us by those diphyids in which the swimming bell was suppressed (*Muggiaeae* and *Enneagonum*) and in which the appendage groups retain their original dorsal position. Fig. X is very instructive in this regard. Behind the larval bract bell we see the permanent, differently shaped, real *Diphyes* bract bell appearing, and here between the two we observe the rotation of the stem necessary for every bell replacement. However, the larval bract bell is dropped, the permanent one takes the position of the dropped one, and as a result, since there is no swimming bell either, the original positioning of the appendage groups is preserved as in *Sphaeronectes*. If we now ask which moments determine a permanent, uniform posture of the anterior region of the calycophore body, two of them should be mentioned. The bract part of the bract bells, through the action of its somatocyst, expresses the endeavour to position itself dorsally towards the bell part; at rest, a calycophore with a large somatocyst in the bract bell will be positioned vertically in the water. The action of the bell part counteracts this in locomotion. For in order to permit movement in a horizontal direction, the flow of the water expelled from the nectosac must also be horizontal, if possible, and in fact we see the nectosacs of *Praya* and all the diphyids set horizontally when moving. (With *Sphaeronectes* as a bad swimmer, the nectosac is only slightly inclined towards the perpendicular in Locomotion.) The somatocyst then completely loses its influence with *Praya*, and with the diphyids, where it does not pass through the nectosac as with the prayids, but next to it. If a secondary displacement of the bell jar comes to rest, it can indeed maintain a dorsal position in relation to the bell part, but also adjusts its longitudinal axis horizontally. This results in a great constancy in their positional relationships for all calycophores with a bract bell, and we must still investigate how the multi-bell forms, especially the physophores and the bell-less cystophores and chondrophores, behave.

As we have already seen, the development of more than one bract bell involves twists at the front of the trunk, which of course have an influence on the positional relationships of the attachment groups. This influence can be seen most extensively in the prayid *Hippopodius*. However, some introductory remarks are required in order to explain in more detail its peculiar building conditions, which have so far been misunderstood in one essential point.

In *Praya cymbiformis* and *plicata* we saw the foremost stem section, which bears the two bract bells, to some extent set off against the stem of the siphosome, and further saw the bud of a replacement bract bell laid out immediately in front of the cormidial buds. In the same way, the replacement pieces of the diphyids also slide between the existing bell and the youngest buds of the siphosome (Fig. 36, 37); we therefore have a budding zone which partly supplies buds - namely, bract bells or bells - to the front and partly to the rear - namely, the appendage groups of the siphosome. Thus, in all calycophores that develop several bells, the stem divides into two zones, the front, shorter one as the bract swimming zone, the rear, much longer, briefly called the siphosome. Both zones grow continuously in **opposite directions** and experience shortening as a result of being pushed off, on the one hand by bract or swimming bells, on the other hand by groups of attachments (also in *Praya* due to the stunting of the last, oldest groups).

Already in the genus *Praya* we find the tendency for an accumulation of bract bells beyond the twofold. Specimens of the two most common species, *Pr. cymbiformis* and *plicata*, are occasionally observed, where one or two of the reserve buds grew to a considerable size before the two main b-bells were shed; The change of bract bells, as Chun in particular has shown, takes place relatively so quickly that specimens with excess cover bells are understandable. In a *Praya dubia* (*Stephanophyes superba*), Chun (91) found 4 cover bells placed crosswise; In the case of another *Praya* (*Desmophyes annectens* Hckl.), which probably coincides with the *Praya medusa* Metsch,

Haeckel even observed six of these, which formed a regular, two-rowed nectosome. Neither from Chun nor from Haeckel do we learn anything satisfactory about the manner in which the bract bells are attached to the stem, but we are in a position to form a rough picture of it. The four-bell specimen of the *Praya dubia* is undoubtedly just a chance image, which would be unavoidable in the case of a better swimming siphonophore; the attachment points will have retained the original, close proximity and the rotations of the stem, corresponding to the secondary arrangement of the bract bells in a plane, will be incomplete. The Haeckel findings are much more important, because the regular arrangement of the 6 cover bells to form a two-rowed nectosome suggests the constancy of this phenomenon, at least in older individuals of the *Praya annectens*, as we want to call this form for the time being (see details in Communication IV).

Haeckel says p. 170 the following about the way in which the bract bells are attached: "Each nectophore is attached to the common stem by means of a short pedicle, a vertical triangular lamella, which arises by a broad base from the upper third of the ventral groove, and is fixed at its apex to the uppermost part of the stem." According to Haeckel, the bract bells with short stems are attached to the front end of the stem; but he goes on to say: "the ventral grooves of each two opposite nectophores form together a cylindrical canal this axial tube, tapering towards the apex, is the hydrocial canal, which encloses the superior part of the common stem; the contracted siphosome may be partly retracted into it." Accordingly, the long protective channel (hydroecium), which is formed by the lateral folds of the cover parts of all 6 bract bells, is traversed along its entire length by the beginning of the siphosome; As a result, the short stalks of the 4 rear bract bells would have to attach themselves to the stem of the siphosome (the common stem) between the groups of appendages.

Such attachment was first assumed for *Hippopodius* as well, until Leuckart (54) proved that the bract bells were attached to a stem of their own (Fig. GG). That we must assume the same thing for *Praya annectens*, too, prompted us without further ado Haeckel's remark: "The contracted siphosome may be partly retracted into it (the hydrocial canal)." How would a partial retraction of the siphosome into the protective canal be possible, if The presence of a separate stem for the bract bells in *Praya annectens* and *Hippopodius* now gives the following surprising result. In both forms the front end of the stem is not at the front end of the animal, but rather turned back against the siphosome, where the oldest, largest bract bell is located. At the front end of the animal we find the youngest bract bell and the buds for further, new ones, and at the same time also the buds of the siphosome; in short we find the place already marked above with other calycophores, which divides the stem into two zones, which develop in opposite directions.

This finding is of fundamental importance. Because until now it was believed that the physophores had to be derived from *Hippopodius*-like forms, because in *Hippopodius* alone there should be a multi-belled nectosome among all calycophores, as is characteristic of all physophores. But there are two very important differences. First of all, the so-called nectosome of *Hippopodius* does not consist of swimming bells like that of the physophores - quite apart from the lack of a swim bladder; Secondly, in *Hippopodius* the budding points of both zones lie directly or at least very close (Claus) next to each other and the oldest bract bells are at the front end of the stem; on the other hand, in the physophores the budding point for the nectosome lies just behind the bladder, that is, at the front end of the trunk, and is separated from the budding point of the siphosome by all the developed swimming bells.

I would like to conclude this digression from the actual topic with a brief indication of the place from which we probably have to derive the physophores. A nectosome is only characteristic of the prayids among the calycophores. It is an expression of the extremely intimate relationship between the two stem zones and shows the need for protection of the siphosome in swimmers as bad as the prayids. *Hippopodius* is, to a certain extent, the extreme of this direction of development, and we see this form completely lacking the bracts in the siphosome. The siphosome gains much greater independence in the diphyids, since here we perceive the tendency towards complete

regression of the bract part on the second large locomotive organ and partly on the first, foremost; in addition, the bract bell and swimming bell are not positioned next to each other, but behind each other. So, for example, for *Diphyes quadrivalvis* a picture that does not differ too much from that of a physophore, such as *Apolemia*, if, as already discussed under B, we are allowed to homologize the larval bract bell of the calycophores with the bladder and cap-shaped bract of the physophores. The bract bell of *Diphyes* mentioned is only a substitute for the inappropriately shaped larval one, a substitute which of course was not necessary in the swim bladder of the physophores. This is followed by a swimming bell, which in principle completely corresponds to that of the physophores; yes, with *Diphyes quadrivalvis* we even occasionally find 2 or 3, since here, as with *Praya*, there is a tendency to the rapid formation of replacement bells. Only with regard to the relocation of the budding point for the nectosome to the front end of the stem, behind the bract bell, is a certain inclination not yet perceptible; however, for want of material, it was not possible for me to come to a definite judgment, and no sufficient evidence could be inferred on this point from the literature.

The purpose of this excursion on the construction of *Hippopodius* was to gain an understanding of the positional relationships of the appendages of these siphonophores to the environment. So we have to add to the above information that even in the state of complete stretching the stem of the siphosome is twisted (Fig. GG). This had to be assumed from the outset for the nectosome, as we have already seen that all bells, although they bud on one side and close to one another on the stem, move in opposite directions in order to be able to perform their function most extensively. Only with bad swimmers (*Praya*, *Forskalea* and probably *Angela*) do we occasionally or regularly make a different arrangement. But the intimate connection of the nectosome and the siphosome entails an interweaving of both stem pieces, in that the front, thinner piece spirals around the back very tightly and thereby also influences the latter in its course. Two spirals with the same direction of curvature result if we take the junction of the two zones as the starting point for the rotation, as must be done according to the growth of the animal. Then the siphosome winds in a narrow, flat spiral around an assumed, imaginary axis, and the thin trunk of the nectosome in turn wraps itself tightly against the stem of the siphosome, this in a further, much more strongly curved spiral. This type of connection, as intimate as it is, appears to be the most suitable for the most free movement of both stem pieces, since with opposing spirals it is difficult to imagine the appendages sliding past each other during contraction and extension of the siphosome.

From what has been said, it goes without saying that a determination of dorsal and ventral is not possible with *Hippopodius*. We see a constant change in the posture of these squat, sluggishly moving siphonophores. On the other hand, with the physophores, to which we must also ascribe a strongly spiralling swimming zone due to the predominantly two-row arrangement of the swimming bells, there are better stops than with *Hippopodius* for determining the positional relationships of the appendages. Because although the swimming zone must always be winding, the same does not have to apply to the nutrient zone, since it develops completely independently of the latter. The starting point of the nutrient zone - or with the same right: the end of the swimming zone - forms the centre of the physophores, in which both zones meet; there is no further morphological togetherness than this connection. If, therefore, in a completely unfolded, calmly swimming *Apolemia*, we see all the groups of cover pieces covering the trunk dorsally and polyps, probes, fishing threads, and clusters of gonophores also hanging down from the dorsal side of the trunk, we have to regard this posture as the original. Apart from *Apolemia*, however, no other physophores appear equally suitable for determining the dorsal and ventral areas.

All cystophores and chondrophores are even less suitable. They never assume a horizontal position because they lack the swimming bells and the siphosome hangs down vertically from the large bladder. In the case of the cystophores, only on the basis of the findings on the calycophores, especially on *Sphaeronectes*, we can designate the side of the stem with appendages as the dorsal, and the non-appendage as the ventral. Finally, in the case of the chondrophores, the designations

dorsal and ventral become completely meaningless, since here the trunk disappears completely and the appendages of the siphosome are arranged around a centre under the large bladder.

The multiplicity of causes which cause a different posture of the siphonophore body is astonishing as we have said. The question might therefore be asked: If the posture of the trunk is so unequal, if it appears even with the simple calycophores, even if these are in the normal closed position, it appears to be the most suitable for the most free movement of both stem pieces, since with opposite spirals an evasion appendages sliding past one another during contraction and extension of the siphosome are not so easy to imagine. It follows from what has been said that a determination of dorsal and ventral is not possible with *Hippopodius*. We see a constant change in the posture of these stocky, sluggishly moving siphonophores. On the other hand, with the physophores, to which we must also ascribe a strongly spiralled nectosome due to the predominantly two-rowed arrangement of the swimming bells, there are better stops than with *Hippopodius* for determining the positional relationships of the appendages. Because although the nectosome must always be winding, the same does not have to apply to the siphosome, as it develops completely independently of the latter. The starting point of the siphosome - or with the same right: the end of the nectosome - forms the centre of the physophores, in which both zones meet; there is no further morphological togetherness than this connection. If, therefore, in a completely relaxed, calmly swimming *Apolemia*, we see all the groups of bracts covering the stem dorsally and polyps, palpons, tentacles, and clusters of gonophores also hanging down from the dorsal side of the stem, we have to regard this posture as the original. Apart from *Apolemia*, however, no other physophores should appear equally suitable for determining the dorsal and ventral areas. All cystophores and chondrophores are even less suitable. They never assume a horizontal position because they lack the swimming bells and the siphosome hangs down vertically from the large bladder. In the case of the cystophores, only on the basis of the findings on the calycophores, especially on *Sphaeronectes*, we can designate the side of the stem provided with appendages as the dorsal, and the side free as the ventral. Finally, in the case of the chondrophores, the designations dorsal and ventral become completely meaningless, since here the trunk disappears completely and the appendages of the nutrient zone are arranged around a centre under the large bladder. The multiplicity of causes which cause a different posture of the siphonophore body is, according to what has been said, astonishing. The question might therefore be asked: If the keeping of the tribe is so unequal, if even with the simple calycophores, even if they are in the normal state of quiet hunting, there are so considerable differences that one can see in some genera (*Sphaeronectes*, *Muggiaeae*, *Enneagonum*) the appendages are observed dorsally attached to the trunk, in *Praya*, *Diphyes* and *Abyla*, however, ventrally; if in the forms with a short stem the more or less of a bract or swimming bell can change the position of the appendages, in the forms with a long stem cannot, however; if again with *Praya* and *Apolemia*, despite the fact that both have a very large siphosomes, the position of the appendages is opposite - and other reasons more -: In view of such differences, the investigation of the original conditions and the knowledge of the causes for deviations from them have a greater one Meaning than that it expands our knowledge, on the other hand it is probably worth overturning a rather arbitrary assumption, namely that the appendages originate ventrally on the stem, if the procedure of the earlier authors speaks for them and if they are more practical than others , because with the larger number of possible siphonophores, the appendages appear to be anterior to the trunk? In lower animals, the posture of the body is often subject to fluctuations, even with the same species, so that the terms dorsal and ventral are only valuable here for the anatomical description, but are not intended to say anything definite about the posture of the animal, which must appear quite unimportant. In such a case it seems rather superfluous to reject a familiar terminology, which is at least based on a conspicuous phenomenon (spiral rotation upon contraction of the trunk), in favour of another, which is only valid under clauses and restrictions.

I do not doubt that such objections - these and others - will be raised, and it seems to me necessary to take a stand against them at once. I must emphasize that I consider it to be an eminent gain, if it is at all possible, to reach a definite judgment on a contentious question for indisputable reasons, even if only detours lead to it and it is not readily applicable in practice. That, on the other hand, an arbitrary assumption, even if we have become comfortable with it through long habituation and if it surpasses the others in practical usability, must nonetheless fall immediately, as long as it is a *sine qua non* in scientific investigations to shed light on the causal nexus of different manifestations where the complex must always be reduced to the simple, or, in other words, to the homogeneity of the phenomena. But I believe that I have followed this principle in this chapter, and I believe that I have sufficiently shown the really original arrangement of the appendages on the siphonophore stem, as well as the causes for changes to the same in the more complex forms. We now know that the budding line on the stem of the indisputably most original siphonophore lies dorsally; we shall therefore, in contrast to the designation used up to now, also speak of a dorsal budding line for all other siphonophores that have a stem, even if, according to the real finding, the appendages are ventral to the trunk.

A brief overview of the findings should perhaps be desirable at this point. *Sphaeronectes*, which served as a starting point for us, has only one large organ of locomotion at the front of the stem; with this singular number of bract bells goes hand in hand the dorsal position of the stem groups. For *Praya*, as for *Hippopodius*, the development of a special bearer of the nectosome must influence the posture of the stem of the siphosome because of the peculiar relationship between the two stem zones. This can be seen most clearly in *Praya annectens* (*Desmophyes* Haeckel), with three pairs of bract bells and in *Hippopodius* with his numerous bract bells. In the two-bell prayids the dorsal side of the stem with its appendages becomes the ventral side because of the torsion of the stem when the second bract bell develops, and this position is secured on the long trunk by the migration of the bracts to the originally ventral, i.e. secondary, dorsal side, which it is by their low specific gravity as by the absorption of a drop of oil in the juice container. If several bract bells now accumulate in the nectosome (*Praya annectens* and *Hippopodius*), new torsions occur at the front end of the animal, which, because of the interweaving of the two stem zones with one another, as caused by the backward direction of growth of the front zone, also the original change the straight length of the siphosome into a spiral. This applies without restriction to *Hippopodius* because of the lack of bracts and the shortness of its siphosome; in *Praya annectens*, however, by far the greater part of the large stem, which is not included in the nectosome, will maintain the posture indicated for the other prayids, since the bract sections must for physical reasons adjust themselves over the other appendages. All prayids therefore show a lawful posture of the stem, which is exactly the opposite of that of *Sphaeronectes*. *Hippopodius*, on the other hand, as already said, lacks the same regularity.

For the diphyids, the number of bract and swimming bells is also decisive for keeping the stem. This is because the length of the siphosome is very short, and the bracts do not fully develop on the stem, but only on the eudoxids that have been released, so that at most the oldest stem groups are somewhat affected by the torsion at the front of the stem, as it causes the development of new bract bells or bells, should be independent. The only exception will be the large *Diphyes quadrivalvis*, whose groups remain sessile. Even with an accumulation of 3 or 4 large locomotive devices at the front end of the stem, even in spite of the lack of a juice container in the bracts, the secondary dorsal position of the latter and the other appendages the secondary ventral position, as in *Praya*, should be ensured. Most strikingly, the single belled diphyids show the importance of the bell number for keeping the stem. Because while in *Diphyes appendiculata*, for example, and most noticeably in *Abyla* (where the bracts maintain the same stem side as the other group appendages even after their migration) the originally dorsal side became the ventral, with *Muggiaeae* and probably also with *Enneagonum* the original situation known from *Sphaeronectes* is preserved. - Of the physophores, it should only be mentioned here that the most primitive genus (*Apolemia*) of

this group also shows the cormidial groups located dorsally on the stem. (Further information on this is given in Communication III).

Finally, we have to consider the cause of the spiral contraction of the siphonophore stem. This is entirely to be found in the way the appendages are distributed on the stem. Where the appendages maintain their original position on the budding line, as in *Sphaeronectes*, the stem does not contract itself spirally, and even if the bracts of the last, oldest groups should gain a position opposed to the other appendages - which I do not deny for lack of material can still confirm - this should have no effect on the contraction. In *Praya*, the migration of the bracts to the ventral side of the trunk gives rise to an impetus for spiral contraction, especially since the migration takes place at the beginning of a very long stem; for the diphyids, too, the overlapping of the bract over the ventral side can have the same effect. We then also see contracted prayids, especially *Praya plicata*, and also the large diphyses quadrivalvis in the contracted state, strongly wound in a spiral; however, a close examination shows that the spiral direction is often contradicting itself, that here one part of the siphosome is spiralled on the right, the other on the left, and a third is not spiralled at all. In the small abyliids and in *Diphyes appendiculata*, on contracted specimens, there is usually nothing at all to be perceived of spiral winding.

In the case of *Hippopodius* the spiral rotation of the siphosome, which is also caused in the elongated animal by the peculiar interweaving of the two zones, will of course be increased during the contraction; in *Apolemia* we again observe a highly irregular arrangement of the groups of contracted individuals. I cannot go into the behaviour of the other siphonophores in this communication, since their structure must first be explained precisely.

Part II The Phylogeny of the Siphonophora

The results of the first part can be briefly summarized as follows. Under A we saw that all the appendages of the siphonophore stem can be traced back to four types, one of which has a medusoid structure - the nectophores - and the other three polypoid structures - covering, catching and nutrient pieces. The stem and all branches of it, which carry the individual appendages, had to be interpreted as a common product of all appendages. Section B showed the aforementioned types of attachments already formed on the young larva as soon as they emerge from the planula, and we recognized a typical - albeit often highly modified - siphonula larva, with the nectophore in front, the gastrozoooid in the back and between the two, dorsally - as we can now say - first the bract, then the tentacle is attached. Section C taught about the arrangement of the attachments on the mature animal. The simply constructed, original siphonophores, the calycophores (the rest can be switched off at this point because they can be derived from the calycophores), distinguish two zones on the stem, which **develop in opposite directions** from the point of connection, from the budding point. The bract swimming zone [nectosome], which either carries only one or more bract-bells or a front bract-bell and a rear nectophore, grows forward; the siphosome, on which the groups of appendages, which consist almost always of four parts, are regularly arranged, grows backwards. As soon as the number of its attachments exceeds 1, the bract swimming zone [nectosome] undergoes a significant spiral rotation, such that between two opposed attachments the stem rotates 180° around its axis; the siphosome is normally stretched, and only by displacing the bracts does one find the appendages of the anterior zone develop individually (a bract-bell as an appendage) one behind the other on the dorsal side of the trunk; likewise the appendages of the posterior zone are created dorsally, but always four in the immediate vicinity of two buds, the front, later emerging, gonophore and bract, the rear, first emerging, tentacle and gastrozoooid, the order of all four appendages is in accordance with that observed on the larva: gonophore, bract, tentacle, gastrozoooid. On the basis of these findings, the theories about phylogeny that have been put forward

so far The development of the siphonophores are subject to criticism, and in the end I intend to express my own opinion.

A. Exotic theories

Vogt (54) mentions p. 129 Lesueur (13) was the first to be induced to compare the two by the striking resemblance of the siphonophore parts with hydroid persons and to speak of the stock nature of an *Apolemia uvaria* (in his case *Stephanomia uvaria*). Unfortunately, Lesueur's writings were not accessible to me. The view found no favour because Lamarck (16), Cuvier (17) and Eschscholtz (29), these extraordinary systematists, viewed the siphonophores as simple animals. The excellent definition of the latter, which placed the siphonophores on an equal footing with the ctenophores and discophores and from which the name was given, is: "No central digestive cavity, but individual suction tubes. Floating organs are either special cavities or air-filled bladders, often both at the same time." It is not easy to emphasize the essential features of the complex structure in a shorter and more accurate manner without comparing the animals with other coelenterates, such as with hydroid stocks (see Claus: textbook) Eschscholtz mainly emphasized the impression made by the entire siphonophore, which, however, mostly does not refer to a colony, but rather to an animal that is multi-faceted, but reminds itself of all its parts as a closed unit, *Diphyes* and *Abyla*, less the prayids and the large number of physophores, but most of all the chondrophores, seen in the sea and in motion, appear as richly endowed individuals, not as animal stocks; a comparison with medusas such as Eschscholtz had in mind, is therefore much closer than with the colonies of the hydroid polyps we should not be surprised, therefore, that the idea of conceiving the siphonophores as simple animals recurs again and again in the literature, yet the personal nature of individual appendages has been convincingly presented. It is a contradiction between subjective = lively sensation and objective = sober consideration, of which the former would like to justify the physiological uniformity of the siphonophore organism from the morphology, while uninfluenced, calm examination can suffice with the factual findings. However, the impression we get when we look at the freely moving animal, which initially only takes physiological behaviour into account, is more well-founded than the dissection and comparative analysis suggest, and the final chapter will explain the relevant reasons.

From Eschscholtz's excellent work, the diagnosis of the first of the three groups he has made should be mentioned here, since it is suitable to support the distinction I made in Part I under A of the locomotive apparatus of the calycophores in bract bells and nectophores. It says on p. 122: "I) Diphyidae: The soft body has grown at one end to a cartilaginous body and has a second animal with a nectosac." Now Eschscholtz places the eudoxids among the diphyids, in which the front "cartilaginous" body is nothing but a bract; but, although he also knew of the presence of a nectosac in the front body of the real diphyids, he did not compare it to the second animal piece, a typical swimming bell, as the later researchers did, but distinguished it from it as a "suction tube piece" because he "always has a depression or a cavity in which he receives a part of the nectosac section (second bell)" and because "the digestive organs can also be found here" (p. 123). It therefore placed particular emphasis on the protective performance of the first animal piece against the other pieces and thus correctly recognized the most essential difference of the calycophores against the physophores, which is to be found in the formation of a bract swimming zone with the former, a simple nectosome with the latter, that the diphyids, as precursors of the physophores, did not use the calycophoran type could not be known as purely as the prayids, since he did not know *Sphaeronectes* and *Hippopodius* at all and only knew an isolated bract-bell from *Praya*, based on drawings by Quoy & Gaimard, which he had yet to interpret.

As to the first successor of Lesueur Milne-Edwards (1841) should be mentioned. He gave an analysis of *Forskalia contorta* (his *Stephanomia contorta*) on pp. 228-229 that does not include the view, that possibly the appendages on the common stem can be considered to be polyps, "that these

bodies (Stephanomies) result from a large number of individuals, gathered together in the manner of polyps on a common stem", and therefore he compares the *Forskalias* with other "aggregated animals", for example the pennatulids. – In a convincing manner the equivalence of the siphonophoran animal and the hydroid individual, but explained only by Leuckart. While in 1848 Siebold in his textbook, pp. 55-56, under the Acalephae, the second class of zoophytes, the first order Siphonophora under the influence of Eschscholtz as Röhrenquallen, which are characterised by multiple gastrozooids that contain food and are usually conveyed by floating cartilaginous cavities, declared in the same year by Leuckart and Vogt as of polypoid stock, the latter, but with some reservations, because he still, 1851, p. 138, did not yet regard it as certain whether the siphonophores were simple animals or colonies. Leuckart (1851), however, makes the comparison with the hydroid colonies in a detailed manner and reaches as far as, p. 206 as denoting siphonophores as colonies of polymorphic individuals.

From this in 1853 and 1854 further developed theory, which was generally accepted by German researchers and will be described in detail later, differs significantly from that of Huxley (1849, 1859), who was the dominant one in England and America, and was the forerunner of the Medusa theory. Also Huxley sees the siphonophore organismus as a plurality, but as he often compares the individual pieces of it to parts of a medusa, e.g. the swimming bells to the disc, the polyps to the stomachs (which further back was equivalent to a hydroid polyp), the tentacles to the marginal tentacles, so it cannot be for him a question of a colony of individuals of equal value; the siphonophores rather represent to him an association of independent polyps and medusae (genital bells) and for the medusoid parts, which the latter emerged by extensive repetition and displacement of various organs, without, however, a statement having been made to clarify the formation of such complicated circumstances. Louis Agassiz (1862) joined Huxley in the interpretation of all the appendages, and Alexander Agassiz (1865) completed Huxley's conception in his Catalogue of North American Acalephes on p. 212, by directly speaking of the affinity of some siphonophore pieces to medusoid individuals. He said: "I must preface by saying that the tentacles, the polyp, and the bract are not so many independent individuals, but that these three together form one individual, the Medusa." All three researchers represent the siphonophore, unlike most German scientists, as a special division, but considered their groups as having equal value to the hydroids in taking into account the greatly misunderstood morphology. Louis Agassiz does not use the name siphonophore at all, but adds the following orders of hydroids the following 4, depending on preponderance of parts more reminiscent of medusa parts (bells) or polyp-like portion (stomach tubes, palpons, tentacle) 1) the porpitids, where a primary polyp, which bears many tentacles and preserves its individuality (!), the community, i.e. the additional budded off polyps; 2) Physaliae, with the first polyp growing to an enormous size (!), loses its individuality and becomes a floating apparatus for the whole community, budding off additional polyps on one side; 3) Physophorae, where a long, tentacle bearing, at the aboral end of a sterile air bladder, bears polyps, sessile medusae and two types of polyp buds; 4) Diphyta, whose community of two sterile, tentacleless medusae and from these arising developing groups, each consisting of a polyp and a sexual bell (*Eudoxia* or *Cubooides*). – I have this division here only because one immediately recognises it, how the arbitrary terms individual and community were needed, how much an outward resemblance was subjected to unwarranted comparisons and interpretations; thus Metschnikoff (1871) must be regarded as the real founder of the Medusa theory.

Leuckart showed in his papers of 1853 and 1854 in detail and with certainty, the equivalence of many siphonophore parts, especially as the bell (with the exclusion of the bladder), the bracts and the gastrozooids, with the medusae and polyps after, more so as he recognised in the medusae and polyps the same basis of construction, which was later discovered by Claus. As a main argument, especially in combating the comparison of a free-floating stem group (eudoxid) with a medusa, considered in addition to the anatomical observations, the development of every animal piece from a particular bud; it was regarded as an individual, everything that originated in a

particular installation. The second criterion for the independence of bells, bracts, and gastrozooids, he emphasised the lack of objective evidence for organ dislocation, which were provided, mostly by implication, by the supporters of the Medusa theory. Now, although Leuckart was stirred by these reasons, in the colonies of siphonophores he saw polymedusa and says of them, that "everything that buds on the siphonophoran body and germinates, possesses the morphological significance of an individual", so he named them, encouraged by the proven principle of division of labour, functionally related to these individual organs and the whole siphonophore as an individual. He gave the complete impression of a uniformity bill (see above), for example, like an arrow shooting through the water *Diphyes* and even more so an *Athorybia*, or even a *Velella*, and this persuaded him to separate the siphonophores from the hydroids and, like Eschscholtz, established a separate order⁶. His reasoning can be summarised with these words: The free-swimming mode of life led by siphonophores, in contrast to the fixed hydroid colony (*Hydractinia* for example), led to a complete subordination of the work performance part in the general interests of the whole; all siphonophore species, no matter how large the differences that elsewhere exist between them, in this respect are in harmony with each other, which no hydroid colony can even achieve an approximation of such a similar uniformity.

Haeckel's (1869) interpretation of his observations serve as a fusion of Leuckart's views and those of Huxley and Agassiz, with the siphonophore larva being an individual medusa, the fully developed animal, but was held up as a true hydroid colony. [?] We encounter again the arbitrary interpretation of the various appendages. While comparing the cap-shaped bract to the medusa umbrella, the polyp to the stomach, the tentacle to the marginal tentacles and the air bladder was described only as part of the stomach, all appendages to be true later budding hydroid persons, located on the stem, the larval stomach. – Just how impossible such a view is was pointed out by Metschnikoff (1874) immediately after the launch of his embryological studies. Since the parts of the adult correspond to the parts of the larva, they could not themselves be seen as equivalent as the larva of a medusa with a medusa. He says drastically that Haeckel wants to keep the Leuckart construction, the comparison of the siphonophore with a hydroid stock, but rob it of the natural basis, which must be seen in the derivation from a polyp larva, and substitute a foreign, organically not belonging to it. Metschnikoff himself also sees a medusa in the larva, but in all new formations only repetitions of individual organs, the umbrella or the stomach or the tentacles, but not persons equivalent to the larva, since not a single one, apart from the sex buds, achieves the complete development of a medusa. In the more consistent application of this view, he therefore realised, in a siphonophore not a chain of individuals, but a single, oddly shaped medusa. Comparing the larva with a polyp, as Leuckart was want to do, battle against the simultaneous establishment of the polyp and the swim bladder, for which he sees the latter as an inverted medusan disk, even in the simplest siphonophore larva, such as *Agalmopsis bijuga* (*Halistemma pictum*). The installation of the cap-shaped bracts of *Agalma* larvae near the bladder, he explained as a simple doubling in the medusa of the simple umbrella.

From his Russian written work of 71 lead me to Korotneff (84) p. 269 and Leuckart's Annual Report 72 for some details to explain his theory, which derives the siphonophores from *Sarsia*-like medusas. He observed a fully developed tentacle in a medusa (*Dipurema*) on the stomach and believes that this anomaly is generalized in the siphonophores; The young form of *Velella* (*Rataria*) with *Eucope polygastrica* seems to be very closely related, which drives a number of accessory stomachs, with medusa of different shape budding on them; the physophores could be compared to a *Sarsia* with a stalk-like stomach covered with medusa buds, the umbrella of which

⁶ In his recent textbook of zoology, R. Hertwig lists the siphonophores as being equivalent to the orders of the hydroids, i.e. the hydraria, the hydrocorallines, the trachymedusans etc. Given the great diversity of the individual main groups of siphonophores, such a classification of the latter into the system is much less durable than that of the English-American researchers

was folded over as an airbag; he sees direct medusas in the detaching and free-floating stem groups of the calycoophores, the eudoxids. - F. E. Muller, who studied the formation of eudoxid of *Diphyes Sieboldi* and *Abyla Pentagona*, independently came to the latter view in 1871. According to him, the eudoxids are quite equivalent to a bud-forming *Sarsia*, without however providing any evidence that the gastric tube has shifted conspicuously from the subumbrella of the swimming bell to the outside of the subumbrella. He explains the four buds of an eudoxid as bell, bract, stomach and tentacle as one with disassembled plants. The entire *Diphyes* are also homologous to a medusa with a long, bud-carrying stomach, the large floating bells being described as new systems and the area surrounding the juice container as an umbrella. Muller is therefore the only one who compares the bract part of the bract bells with a certain organ and distinguishes it from the float part; that I cannot agree with the comparison, however, is evident from my interpretation of the juice container district as a bract, i.e. as an independent person.

In annual reports 72 and 75, Leuckart expresses the most important objections to the ideas of both researchers. Above all, he finds 75, p. 437 and others in Metschnikoff's embryological findings there is no proof against his theory of polymorphism, since in *Agalmopsis bijuga* (*Stephanomia pictum*) the larva only changes into a polyp and swimming bladder and the latter can be understood much more as a transformed polyp's foot disc than as a folded-over medusa umbrella. A fold of the umbrella has not yet been observed in any medusa, whereas there are glandular cells on the base of some polyps, which may well be compared to the air-separating ones in the bladder. So in the simplest case the siphonophore larva would be a polyp; where the other individuals of the stem gradually emerge through budding; in the simultaneous appearance of the cap-shaped bract and the first tentacle next to the gastric tube on the larva, Leuckart saw only a coenogenetic shift of the first buds to the embryonic stage, for example, from Busch (51) for *Chrysaora*. From the same point of view he therefore considers the calycoophores not for the initial forms of the siphonophores, but for branched, specially adapted species, because of the complicated larva. Once observed, the abnormal tentacle displacement in *Dipurena* from the edge of the umbrella to the base of the stomach could be regarded as a starting point for the conspicuous position of the tentacle in the siphonophores with much less probability than the scattered arrangement of the tentacles, as is the case with the Clavids rule (72). How unfounded it is to continue to refer to the often regressed sex buds as medusas, but not those that are only gastric, sometimes even having eye patches and tentacle rudiments (*Praya medusa* Metsch.) (75). If you really want to place a swimming bell, gastric tube and tentacle of any siphonophores or entire eudoxids on a par with medusas, it remains entirely unclear how the stomach got from the inside of the umbrella to the outside. Müller's assumption that the four eudoxid buds correspond to an opened bud is completely arbitrary, since from such a partial bud e.g. would also result in a sex bud that would otherwise be equated to a medusa alone.

The later representatives of polymorphism theory could add little to this explanation. Claus proved 78 Metschnikoff that the stock nature of the siphonophores and the polymorphism of the individual morphological individuals had also been proven for his interpretation, because if the compared gems on the gastric stalk of the *Sarsia* develop into new medusas, morphologically they are predispositions of individuals "The same also applies to the budding siphonophore appendages". These would take on the full medusa shape in the genital bells of a *Velella*, but would represent reduced medusas in the stomachs, palpons, bells, bracts; the polymorphism of the hydractinines and such would offer differences of this kind the direct derivation of the medusa from a polyp in the formation of ephyras from scyphistomas is enough explanation that the parts of the siphonophores can be described partly as polypoid and partly as medusoid individuals in the sense of Leuckart and all themselves as equivalent to each other therefore Metschnikoff's the theory of the displacement and duplication of the individual medusa organs lapses.

As much as Claus (63) had agreed with Leuckart's criteria, he later had to reject one of them, according to which everything that emerged from a particular system was to be described as

an individual. Because from this point of view, the cnidoband on the tentacle must be just as individual as the tentacle itself, because both are presented in a corresponding manner as separate, tubular protrusions of ectoderm and endoderm. You have to agree with this objection. What gives us e.g. in the case of the hydroid polyps, do you provide proof of the organ nature of the mouth tentacles? The answer is: their close relationships with the polyp mouth and their simple development; but the type of arrangement is not to be used, because they match polyps budding on the side. Let us now see the tentacles scattered over the body of the polyp as with the clavids and in part lose their relationship to the mouth, and polyps sprout between the tentacles, the criterion based on position and behaviour also falls away, and even the second one, which relates to development, becomes irrelevant if there are occasional, mouthless structures between the tentacles, of which, with the best will in the world, it cannot be determined with certainty whether they are enlarged tentacles or rudimentary polyps. The valuation of the parts is still very bad with the hydroid stocks. According to Leuckart's criterion, as Claus aptly says, every tentacle of a medusa should be understood as an individual. We therefore do well to use only the comparative morphology of the adult animal as proof of the individuality of the siphonophore parts. Our findings on the larvae, with regard to the interpretation of the larva itself, only gain evidence because we know the relationships of the larval parts to those of the finished animal.

Claus (83) tries to eliminate the undeniable difficulties which arise from the complex nature of the larvae for polymorphism theory in a way other than Leuckart. He first says p. 9: "The fact that a pronounced polymorphism also occurs in the fixed hydroid stocks of the tubularid group, especially in the hydractinids, supports the opinion of Leuckart's, assuming, of course, the phylogenetic process by which an attached polyp stock has become a freely movable one is not so easy to deduce, while the process of transforming a budding medusa, such as *Sarsia prolifera*, into a polymorphic siphonophore appears more understandable. In the latter case, however, the assumed dislocation of certain parts of the medusa again creates significant difficulties." He now assumes on p. 10 that a polyp larva - similar to perhaps that of *Hydractinia* or *Podocoryne* - has been hindered in its fixation and that this results from the, at the aboral pole accumulated cell material developed a budding zone, on which polyps and medusae could sprout without stem or stolons, one bud should have become a tentacle, another should have become a sex animal etc, until finally the now living calycophores surrendered the siphonophore larvae would repeat the starting form for the whole group and therefore, according to Haeckel's basic biogenetic law, would be of particular importance for the knowledge of the paleontological development of the siphonophores more noticeable and the locomotive ability of the adult animals, which seems hard to understand when deriving attached polyp stocks.

For the calycophores, "characteristic development, according to which the floating bell is formed first on the larval body, later the polyp tentacle", Claus does not consider "the original or the one standing first". "If one wanted to draw this conclusion," he continues, "the attempt we were trying to make would be impossible at all and an abnormally shaped medusa with dislocated gastric tube and tentacle should be regarded as the root form of the siphonophores. Rather, for the ontogeny of the diphyids, that appears assuming a secondary shift in the chronological sequence of the development processes, the less worrying as we observe such a surprising diversity of the developing parts of the larva in the closest related genera within the physophorid group."

But the view represented by Claus about the phylogenetic derivation of the siphonophores does not solve the difficulties either. Of course, the complicated siphonophore larva can be derived from the simple one of the hydroid polyps if, as is represented here, we derive the siphonophores themselves from the hydroid polyps. We can also assume with Claus that the peculiar conditions of the derived form were initiated by developing a budding zone at the aboral pole of the hydroid larva. However, this necessary relationship does not prove the slightest thing for the paleontological development of the siphonophores. We would have gained an understanding of the larva, but not the finished siphonophore. How can we establish phylogenetic relationships between a *Praya* for

example, and their larva? I deliberately call a *Praya* one of the simplest siphonophores, and yet consider what a huge difference between this and a polyp larva, at the aboral end of which a budding zone forms! Anyone who is aware of this must demand preparatory animal forms for the *Praya* itself, not just for its larva. Leuckart recognized such in the attached polyp stocks, although he did not give us any information as to how the transformation, detachment and locomotion of the same might have occurred. Metschnikoff and Haeckel thought of a *Sarsia prolifera*, which, on the surface, has a lot in common with a siphonophore. Claus deprives itself of any such supports, because by letting the siphonophores emerge from polyp larvae, which have been prevented from attaching, it just states that the organization of the polyp stock to which the larva belonged has no significance for the development of the new animal form was. We now know of animal forms that can be derived from larvae, such as *Athorybia*, for example, from the *Stephanomia* larva, but in this case the new form remains at the larval stage, the larva became sexually mature under insignificant changes: but a third does not develop that does not match either the larva or the mother animal. Thus, the most complex of all animals, the siphonophores, would be, so to speak, new creations, which would seem even more surprising than if polychaetes had really originated from *Trochophora*-like forms.

However, a closer look at the siphonophore larvae even proves that we cannot find the initial stage described by Claus recapitulated in them. All siphonophore larvae betray a far more complex organization than would be caused solely by the appearance of a budding zone at the aboral pole of any polyp larvae. According to the findings in Part I under B, it is completely out of the question to consider calycophoran development as a secondary, complicated, distant one because of the appearance of the bract-bell, even before the polyp is formed, since then no siphonophore larvae can be used to develop the original. It would be worth looking at. In no case is the siphonophore larva, even for the shortest time, a polyp at the aboral end of which a budding zone is formed; rather, cases like that of *Stephanomia* and *Athorybia* show us most strikingly that the polyp itself is nothing more than a bud on the planula material and that this is used evenly for all larval parts. But there is another important objection to be raised. The budding zone, which we observe on each siphonophore, is never at the front end of the animal, but always at the border of the two zones, which we had to differentiate under C in Part I. The simplest siphonophores, the Prayids, are decisive in this regard. In contrast, while all groups of the nutrient column move backwards from the budding zone, the buds of the bract-bells move forward, and we never find a group bud between the bract-bell buds or, conversely, one between the rear groups. But this is already evident in the larva. Only the larvae of *Stephanomia*, *Agalma* and *Athorybia* form an apparent exception, since here new bracts sprout on the stem of the cap-shaped bract section, which actually do not belong in the swimming zone, but appear to be shifted forward from the siphosome. But if we remember the phylogenetic derivation of the cap-shaped bract section from the bract part of the larval calycophore bract-bell and if we consider the surplus bracts as being in the same way related to the later developing nectophores as the cap-shaped one to the pneumatophore, this results in a completely natural behaviour.

From everything follows a very strange position of the siphonophore larva. The latter can only be understood if - in contrast to all the researchers mentioned - we ignore the nature of the larva when discussing phylogeny and do not look for more in the larva than the young form, which already shows the blueprint of the adult animal, but not the last of the paleontological developments clearly indicates. More will be said about this under B. The paleontological development of the larva itself is without any difficulty. Because as in the - we want to say - unregulated colony of hydroid polyps one individual after the other develops and according to which the planula only becomes a polyp on which a new polyp sprouts, groups of individuals arise in the well-ordered siphonophore colony, which may themselves be called mirror images of the whole animal, and likewise a group of individuals develops from the planula, which already reveals the organization of the mature siphonophore.

The medusome theory put forward by Haeckel in 1888 does not add anything of fundamental importance to the views developed in 1869 that would not have already been expressed by other authors. By medusome Haeckel means all those parts of the stem of the siphonophores which - according to him - represent a medusa jointly. We already saw above that A. Agassiz (65) already proceeded in the same way when assessing the siphonophore body. Haeckel does not yet provide any evidence for the necessary dislocation of the medusome parts. Another assumption concerning the history of development is just as unsubstantiated. Like the other siphonophores, the velellids should not develop from a bilaterally constructed larva, but from a radially symmetrical one. Against this claim, Chun (88) made it probable that the apparently radially constructed stage of the *rataria*, where four tentacles, but one larger than the others, are grouped around the primary polyp, is preceded by a bilateral one tentacle, and in the Bedot's findings (94) have taught us one (see Part I under B).

Korschelt and Heider in their textbook on comparative developmental history (90), try to make the development of siphonophores from hydroid stocks plausible. They say p. 44: "Let's take it. . . that a hydroid stock attached to the surface of the water with a spread basal plate instead of a solid body - as can be seen occasionally on Scyphistomes - and gained the ability to continue to exist in this state under favourable circumstances, is by this idea the transition from the fixed to the free way of life mediated by floating on the water surface, a form of movement that has been preserved among the siphonophores in *Physalia* and *Vevelia*. Yes, we just have to imagine that the widened basalt part of the trunk, which took over the attachment to the water surface, curled up like a boat and finally turned its perisarc-covered basal surface completely in order to make the phylogenetic development of the pneumatophore conceivable and to support this idea by considering that such a course of development had to be accompanied step by step by certain advantages for the whole colony. Only after the development of this hydrostatic apparatus would a separation from the water surface and a descent into greater depths have been possible. The pneumatophore would therefore be the first and most original organ, the development of which gave rise to the characteristic peculiarities of the siphonophore organism. We could be guided by such considerations to recognize the most original of the siphonophores now living in those forms with preserved apical opening (*Rhizophysas*, *Physalias*)."

One sees a hypothesis of the most far-reaching importance, which explains the most complex siphonophores for the simplest, the calycophores for the extremely heavily modified secondary. But one can only ascribe to it the value of an occasional, witty aperçus. If you wanted to get closer to the truth, it would not be worth the effort. The attacked party would get away better than the attacking party. Because the idea presented is not based on positive evidence, but only on an artificially fetched analogy, it cannot be grasped with serious scientific considerations, and every admission of our weaknesses, which we, the secure acquisition gladly and recognizing their value, would not hide, would have to cause the opponent, who has nothing to do with our acquisitions, but only with the gaps in them, to make the cheap remark again and again: as long as you cannot prove this and that strictly (e.g. the development of the pneumatophores from swimming bells), as long as our cultivation has exactly (!) as much probability for itself as yours. That would be a hopeless fight. And it is significant for the creation of such hypotheses that their representatives, for the sake of convincing thought, neglect the greatest difficulties and knock over old, solid, tried and tested structures with the simplest means. An assertion Korschelt & Heider's, the important one, is to prove that. For both researchers, it seems easier to imagine that the pneumatophore was formed from a basal plate than from a floating bell. We only need to imagine after them that the basalt part of the hydroid stock curved like a boat, and immediately the bubble was there. This unresearched idea should also be supported by the consideration that such a development step by step has been advantageous for the stock. Why step by step? What good could an incomplete bladder do? Which consideration shows us the benefits of bladder formation? The most difficult thing for the researcher is always to find out when an organ is being created whether there was any benefit to the

development. Most of the time we can only see a tendency towards the development of the organ in original animal forms; thus, in the appearance of simple nectophores in addition to the front bract-bell in the case of the diphyids, the tendency towards a special utilization of the bract-bell - but also only remotely - is indicated. We cannot see any use in this for the siphonophores, it only gave the possibility for the creation of new animal forms under the influence of unknown external influences. Korschelt & Heider also does not reveal to us their considerations, which would have been more difficult than the suggestion that such considerations are possible; they do not in the least justify the possibility of transforming a basal plate into a bladder. But what is the use of precise anatomical and embryological examinations if their consistent findings, which reveal the relationship between two organs, should prove to be insufficient against any hypothesis presented without further justification? Researchers who write a textbook on comparative embryology should really put more trust in the results of comparative embryology.

But the main damage of such lightly established hypotheses is not the superficial evidence that is used, but the fact that accidental observations are given such great value that the exact scientific findings in a textbook are then questioned. Because a scyphomedusan occasionally hangs on the surface of the water, a polyp stock with the basal plate could also adopt the same posture and gradually become a *Physalia* through habitus. But the main damage of such lightly established hypotheses is not the superficial evidence that is used, but the fact that accidental observations are given such great value that the exact scientific findings in a textbook are then questioned. Because a scyphomedusan occasionally hangs on the surface of the water, a polyp stock with the basal plate could also adopt the same posture and gradually become a *Physalia* through habituation. Does such science only take our need for causality into account in the least? Can one be satisfied with such assumptions at all? In addition to the hypothesis of Korschelt & Heider, besides that of Claus, a lot of others can certainly be devised, all of which have something captivating about them, but with which nothing can be done, since they are all linked to coincidences. Only assumptions that are based on the most precise knowledge of the objects in question and seek to learn the direction of development from their peculiarities of construction can really be worthwhile.

B. Personal considerations.

In the following section I will attempt to evaluate the findings from Part 1 concerning the organisation of the most simply constructed siphonophores in order to be able to discuss the phylogeny of this group of animals. Nothing new with regard to their origins will appear here, since I am in complete agreement with Leuckart who sought the origin of siphonophores in the hydroid polyp, but some previously little mentioned facts must be considered in order to clear up their phylogeny. Above all the point of view by which we will be guided in the following discussion must be clearly defined.

It would seem most useful to define this guiding point of view with a short retrospective look at the aforementioned theory. Leuckart, who was the first to carry out a detailed comparison of siphonophores with a polyp stock, took account only of the fully grown animals. Completely occupied with their study, at the same time as Kölliker, Gegenbaur and Vogt, it was less important for him to indicate the possible steps between the known polyp stocks and the simplest siphonophore, which he already recognised as the calycophorans, than firstly having a firm basis to his views and to cut the ground from under the old idea of Eschscholtz that the siphonophores were primitive animals. The extent to which he succeeded is emphasised moreover by the fact that in the face of his arguments the adherents of the medusa theory were far less critical. Haeckel's first siphonophore investigations were chiefly concerned with ontogeny and his appraisal of this was that the siphonophores were derived from medusae. Was the teaching of Huxley and the two Agassiz's also welcome to him in this connection? These three also related the mature siphonophores to medusae, yet Haeckel at first relied on his own embryological studies, giving

them so great a weight that he prefaced his work with a quote concerning the fundamental biogenetic law which was established by him earlier: "All phenomena that accompany the ontogeny of the siphonophores are explicable wholly and solely by the phylogeny of their ancestors." Thus a new phase in siphonophore research had been entered upon, but not an advantageous one. For, whilst now the embryological findings seemed to be the most important for phylogeny, the great anatomical discoveries of the researchers of the last half of the century were positively neglected, and it was believed that any conclusions could be reached from the nature of the larvae. Metschnikoff may be regarded as the chief interpreter of this trend. However valuable his embryological discoveries were, the less justified were the conclusions that he drew from them. Leuckart, on the other hand, produced incontrovertible evidence showing the impossibilities of a comparison between siphonophore larvae and medusae; but all in vain. Then again in 1888 Haeckel was able to present the same views that he had previously published, with only slight alterations, and without entering into the least comprehensive proof of his contentions. In retrospect it really seems as if the embryological discoveries, - incidentally, however erroneous their explanation might have been, - had such a fascination to their discoverers that even the most justifiable evidence against them was ignored. But even Leuckart had to some extent yielded to this trend as he considered he had to support his own conceptions by establishing the larva of *Agalmopsis (Nanomia) bijuga (Halistemma pictum)* (Metsch.) as the original larval form of siphonophores and declaring that the larvae of calycophorans were derivative. With this hypothesis he proposed that the order of development within the Order was completely upset and a complicated physonect was recognised as the point of origin because its larva, by secondary simplification, approached the polyp larvae of those groups previously considered to be simpler.

Yet another, and we might as well say it, more unfortunate course was followed by Claus. On the basis of Leuckart's and his own discoveries he unconditionally refuted any comparison between the larva and medusae; he also did not join the Leuckart compromise, and explained moreover that the calycophorans were the simplest siphonophores by considering the early appearance of the nectophore and the tentacle in the larva as only a coenogenetic displacement in the development. But as the adaptation of a fixed polyp-stock to a free-swimming way of life seemed barely explicable he assumed an independent development of the free-swimming polyp larvae and thus deprived himself of even the least phylogenetic support, which the adherents of the medusa theory had for their view, as they sought the ancestors of the siphonophore in the swimming medusa colonies of *Sarsia prolifera*. I am unable to interpret the Clausian teaching in any other way (see under A). For either the polyp-larvae, which were prevented from becoming fixed, developed in spite of this into a polyp stock that dies out because it was deprived of its essential natural conditions or the larvae developed, which must at once be considered most improbable, into something quite new, into the primordial siphonophore. In that case a new animal form was created without forbears and whose simple creation must seem to everyone, who has a close knowledge of the very complicated siphonophore structure, as almost a miracle. Rather less of a wonder is the idea of Korschelt and Heider according to which an originally sessile polyp-stock was stimulated, by attachment of the basal plate to the surface of the water, to a transformation into a *Physalia*. Here, at any rate, the concept of the origin has been retained, which had already been recognised by Leuckart as the only one for which there was evidence, but the method of transformation into siphonophores must be considered as a completely arbitrary assumption.

The original idea of Leuckart seems to have been advanced only by the most recent researches of Chun. Although, in this work, I have arrived at a materially different conclusion, it cannot be denied that the view adopted by Chun, after the most detailed studies not only of the importance of the appendages to the siphonophore body but especially in their arrangement, makes a closer knowledge of the phylogeny of siphonophores possible. **What use it to take account of fortuitous processes that produce only the stimulation of a transformation but not necessarily the consequences? Only the most intimate knowledge of the facts shows what must be taken**

into account as essential in the course of development of this very peculiar group of animals; and only on the strength of that can we decide on their forerunners. Study of the larvae is significant only in so far as it is also essential for the comprehension of the mature forms. On the other hand, to see the phylogeny of the forerunners recapitulated in the ontogeny must mean that one materially underrates the strength of the environmental conditions that underlie the form in question and which, indeed, lead to their origin. The larvae can remind one less of the original ancestors of its own parent animal because it is precisely that, as larva, which while more adaptable than the adult would vary more strongly from the original form. The peculiarity of the siphonophore larvae and the large dissimilarities between the various larvae of any one group, e.g. the physonects, seem to furnish the major proof to this argument.

There remains, having said all this in this chapter, only to discuss how the siphonophores may have evolved from the sessile polyp-stock. We propose to attempt to answer this from the point of view recognised above as the correct one. **Firstly and generally – is the hypothesis that the polyp-stocks or parts of them became free-swimming so difficult to accept? In my view the answer is no.** A possible approach to this question can already be seen in the fact that next to the sessile, nutritive individuals the free-swimming sexual persons, the medusae, are present, and these originate from the most primitive polyp forms (to which, I do not doubt, *Hydra* must be added). Let us now assume that the medusae, without degenerating, remain attached to the stem and through their intense activity tore off branches of the polyp-stock and bore them away. In this case a free-swimming polyp-colony would result that, if its parts were arranged in an advantageous manner, might well be capable of further existence. In the arrangement of the parts we have to see an equally decisive moment for free-swimming as in the presence of parts adapted to such a new way of life. Yet we must be rather modest with regard to these assumptions, as the case of *Sarsia gemmifera* (Claus, 1895) proves. With their homogeneous buds on the greatly extended polyp-stock, it does not appear to be much more advantageous for free-swimming than a free dichotomously branched polyp-stock on which the sexual persons remained attached without degeneration. For, according to Chun's illustrations, each daughter bud passes through the development of second generation buds on a branch of the stomach-stalk, which would again ramify by the development of the third generation. In the simplest siphonophores we find much more advantageous conditions. He who, therefore, tried to bring siphonophores into phylogenetic relationships with *Sarsia* has, it seems to me because of the dichotomous ramifications of their stems, to overcome greater difficulties than by deriving them from a specially adapted polyp-stock. And why should such forms, even if they are not already known, not to be found? **A calycophoran shows the totality of its appendages arranged in a thoroughly orderly manner.** Now let us make the only assumption, that a *Praya* applies itself by means of its ventral appendage-free stem-side to the bottom, and by means of glandular ectoderm adheres; then we have a polyp-stock that may to a certain extent be compared with a Clavid stock. In *Clava* we have to imagine a richer division of labour taking place and a more regular grouping of the persons than is in fact present. Naturally, instead of *Clava*, any other form could be drawn upon that has unilaterally arranged persons on the connecting stem or root-stock, since we find that the tendency for a division of labour, which is restricted in *Clava* to the development of only two kinds of appendages – polyp and gonophore -, is much more clearly indicated in other families. Yet the bracts, apparently, remain quite foreign to the polyp-stock and even for the development of the complicated tentacles we find only the first traces; meanwhile we may yet discover stocks that show a closer approach to the siphonophores.

Any difficulties in any attempt to present the phylogeny of the siphonophores combine when an explanation is required for the peculiar shedding of the sexual groups as free-swimming eudoxids by the calycophorans. This behaviour of the primitive species is lost in the more highly differentiated calycophorans and is completely absent in the remaining three suborders; therefore it does not appear to be a new acquisition of the siphonophores but may have been inherited from the

ancestors. Perhaps we have to recognise that, with the development of eudoxids on the polyp-stocks, came the general impetus for the differentiation of the siphonophores. For with it the urge to make some individuals free-swimming already manifests itself. An eudoxid, according to its physiological value – at least as far as we have learned to date – is the bearer of the sexual cells. An entire reproductive group in the dioecious calycophorans is separated from the heterosexual animals and by virtue of its complicated structure, apparently, is enabled to wander for a long period. Indeed the gonophores shed from the eudoxid possess, for the most part, their own swimming ability and thus can, even when isolated, contribute to the spread of the eggs and sperm.

The same purpose as the eudoxids of calycophorans is served in many hydroid stocks by the free-swimming gonophore, the medusa only. Whoever is only thinking of the large, beautiful Narco- and Trachymedusae would see that the substitution of such gonophores by eudoxids must be of small advantage; but for our comparisons we have to regard only the small Lepto- and Anthomedusae, since in those forms, by suppression of the stock-forming feeding animals, the gonophores must gain in functional capacity. Now an eudoxid shows both an advance and a retrogression compared to medusae. It appears to be extraordinarily complicated as a bearer for four persons, but on the other hand each of the persons is simplified in comparison with the medusae since it combines in itself only a part of the attributes that collectively distinguish a medusa. If we look at this partial complication and partial simplification, it at once becomes clear that, if in general eudoxids are not quite foreign to the hydroid stocks, they will occur only in forms that have a very advanced division of labour. In this sense the division of labour implies the transference of activities that were originally exercised by one person to several persons. As the polyp, the original hydroid form, freed itself early for the production of gametes so it finally abandoned the function of prey capture, and similarly developed the defensive function of the gonophore through the production of gelatinous substances, which will eventually be passed on to particular individuals. If we pursue this, it seems to me, in a not unjustified manner then at once we are forced to further deductions. A “capture-person” (tentacle) and a “protective person” (bract) are only of use to a feeding person – and its care and protection is after all their main function – if they are in its immediate neighbourhood, since we cannot regard as an original process the formation of very large protective and captures apparatuses sufficient for many polyps. Further, it seems obvious that the gonophore, which equally needs protection, will also place itself in the immediate vicinity of the protective bract. Thus follows, as an unforced sequel to a highly developed division of labour, an intimate, secondary union into groups of all the various kinds of person whose attributes were originally combined in a single person; thus there developed in the hydroid-stock individual groups that physiologically are to be compared each with one Narco- or Trachymedusa.

In groups of the structure described we may properly assume the following specialisations in the arrangement of the persons. Doubtless the dependence of the “feeding person” required the closest proximity of the “capture person” while, in contrast, such a proximity was not necessary for the “sexual person”, and again the “protective person” had to show itself equally belonging to all three persons, while equally independent. So that in this respect a line of behaviour was marked out such as we find borne out in the calycophoran stock in such a regular and sequential manner, and above all seems meaningful if, as we will assume, the groups could detach themselves and swim freely about.

The highly differentiated polyp-stock pictured above consisted, to briefly recap, of four persons each of which sat at certain intervals on the dorsal side of a more or less regularly shaped stem. From this developmental stage to the simplest calycophoran, *Sphaeronectes*, is, however, still a long step, not only with regard to the physiological but also to the morphological behaviour. We must now also assert for the individual groups of a given stock the attainment of free movement, as one can hardly believe at all in the movement of the entire stock or any desired number of groups. To make this possible it would be essential for the construction of independent

large motile and protective apparatuses able to control a number of persons. We here touch upon a point that hitherto has received very little attention and which necessitates a slight digression.

What morphological meaning is to be ascribed to the formation of the nectosome of calycophorans? Must we see in it some original groups in which the polyp and tentacle were suppressed for the benefit of a particularly powerful development of a medusa and bract, or do they represent polygenetic developments of their own kind? I would like to defend the latter view for the following reasons. Firstly, we see between the bract and the bell there is a close spatial relationship, which would be recognised only for a brief time in the groups of the siphosome, and which is permanently preserved, although this could be a secondary behaviour. Secondly, the locomotive part of the bell zone [nectosome] never proves to be a gonophore but always only a simple swimming bell – incidentally we also saw in the groups of some calycophorans the first gonophore bud transformed into a swimming bell (e.g. *Praya plicata* [*diphyes* Koll.]) and as such remains permanent. The third reason, in my view, is however decisive. Just at the fore end of the stem, where the gigantic nectophore bells are attached we find the groups of the siphosome in an early budding state and only at some distance toward the rear do they achieve complete development; indeed in all species that shed eudoxids they do not generally reach complete maturity. **As a fourth reason, it may be submitted that the development of the nectophore bells proceeds demonstrably in an opposite direction to that of the siphosomal zone so that even the simplest siphonophores appear to be divided into two zones that are totally distinguishable one from another with reference to their morphological and physiological properties.** Only *Apolemia* shows, by the appearance of tentacles in the swimming zone, an approach to the conditions of the siphosome, yet the findings allow us to indicate that this behaviour, in the more simply constructed calycophorans, is derivative.

A necessary presumption for the development of the hydroid stock into a siphonophore remains, as I have already stated, the appearance of large motile and protective apparatuses. **In this connection the interesting question arises as to why, in the simple calycophorans, double persons like the nectophores are present, which are more complicated than those of the physonects thus making the calycophorans appear more complicated.** Why do the physonects lack bracts on the bells of the swimming zone? The answer is given by the over rich cultivation of bracts in the siphosome that render them independent of the protection of the forward zone. In calycophorans there is only one bract to each three persons, and so the siphosome here is in more need of protection, and there are even those instances where an incomplete protection can be offered by the bells (*Praya cymbiformis*, *plicata*, *dubia*, *Diphyes quadrivalvis*) because of the gigantic growth of the stem, so that the bracts increase considerably in circumference and in a more comprehensive manner than can be observed elsewhere in the stem group, so long as they remain on the stem to give protections to the remaining appendages. If for the rest the derivation of the velum of *Velella* from the cap-shaped bract of the physonect larva is correct then this highly developed siphonophore is also furnished with a nectosome that is completely homologous to that of the calycophorans.

XXXXXXXXXXXXXX

The views set forth above on the progressive differentiation in the hydroid stock that might lead to the development of the siphonophores should naturally only offer a sketchy picture throughout for this course of development. Hardly a doubt exists that branches of the hydroid stock, whose persons are differentiated and arranged as described and which develop nectophores, seem capable of detachment and movement. More particular pronouncements cannot be made offhand without incomplete knowledge of siphonophores as well as of the hydroid stocks. Would, however, a comprehensive examination of the latter animal group yield any more points of support for the suppositions set out here than now seems the case? For I do not disguise from myself at any time how my investigations hang in the air, since in the polyp-stocks known to us, even if distantly

related, no such profound division of labour, nor a grouping of persons as are here required for the forebears of the siphonophores, have been indicated. Only in the tendency for a division of labour in the polyp-stocks, which is the probably method, of highly phylogenetic importance, by which the eudoxids were formed, is any valuable support to be seen.

Now finally a few words on the interpretation of the siphonophore appendages as persons or organs. In the physiological sense there is no doubt that each appendage is to be denoted as an organ, and with regard to the morphology much may be adduced to justify this designation. The siphonophore larva is, as we saw (Part 1, Sect. B), not a medusa, but likewise not a polyp with an aboral budding zone, but rather a very regularly constructed polyp-stock that already during formation clearly discloses the plan of organisation of the fully grown animal. We confront here a very important fact. Although the first stages of development from the planula represent multiplicities of hydroid persons they nevertheless show these groups together in the closest way as an entity, so that the polyp, bell, etc. appear to be more like organs than individuals. All parts arise on the planula at certain given points, whose regular arrangement is valid for all siphonophores. One is reminded of the developmental processes of some metazoan eggs, where certain parts of the ovum will produce certain parts of the completed body. Of course this comparison should only be taken superficially for the parts of the siphonophore larva preserve mostly a great independence; only in the chondrophores – of which we are yet to speak – may the conditions be somewhat different and conform more to the comparison. I only wish to emphasise, as is their due, that in all siphonophores the planula divides directly into several portions that have an individual value, and do not just form a single entity, be it medusa or polyp.

We must be doubly cautious in calling the larval parts organs, not matter how close their physiological and morphological relationships, as it is not of organs of equal value but of higher morphological values than in other Metazoa that we are talking about. Off hand it is possible that we would do well, if possible, to avoid the designation organ and person for their parts and simply talk of appendages, unspecific as the word is.

It can only be asserted with certainty that within the group of siphonophores there is a tendency to develop a new higher entity from a colony of metazoan persons. Even in the calycophorans the morphological dependence of the individual appendages on each other is high as the close relationship of the two stem zones to each other proves. Firstly, the arrangement of the appendages in the two zones makes the polyp-stock into a siphonophore just this moment gives us the clue for the appraisal of the larva. On no account should one compare the larvae to a stem group from which, little by little, new groups bud, but which in their entirety produce the siphonophores. That would be the case if the close relationships remained permanently established between the four appendages of the larva, as in the case of a stem group, or in the case of a considerable development of the larval bract-bell, which together with the bell and the bract must be compared with every eudoxid, the larval tentacle and polyp are destroyed, and thereby the larval bract-bell proved to be a rudiment of the stem group, then at once we have to see in the entire siphonophore a colony of quadruple individual groups. But the findings contradict this, but at the same time bear witness to a greater unity of the whole siphonophore. Polyp and tentacle are separated very sharply in the larva from the bract-bell in as much as bract and gonophore develop close to and in front of them precisely as they do in all other stem groups. Further proofs for their two zoned nature have already been given above. **The larval bract-bell therefore represents the forward zone of calycophorans;** polyp, tentacle and the later budded bract and gonophore are the rearward zone. In the course of progressive phylogenetic development the siphonophores differentiate themselves more and more clearly. In the physonects, forms like *Physophora* and *Angela* arise through the shortening of the stem, whose appendages keep on approaching each other spatially; in *Angela* indeed (see Report III) a direct fusion of appendages occurs. The cystonects also occur in forms with shortened stem tips that are directly related to the pneumatophore. The most highly differentiated prove to be the chondrophores. As we shall see in communication III the stem is

completely absent here. All the polyps are fused for about half of their length (central body) so that one cannot determine the individual portions. Through a peculiar transformation of the air-funnel the bladder comes into the closest relation with the polyp so that there are also perhaps ambivalent portions of the ectoderm than cannot be determined. But of the greatest interest are the conditions of the crista and the marginal seam if the hypothesis suggested in Part 1, B, should be found to be true, that in both the borders that fade into one another without distinction, a greater number of most intimately fused bracts is to be recognised. Finally, since neither comb nor marginal seam are sharply separated from the bladder, so the free portions of the polyp and tentacle would warn us, for the rest would appear as an individualisation of the whole organism. The chondrophores would, as a consequence if we regard the Protozoa as "persons" of the first order, the Metazoa, with the exception of the chondrophores, as persons of the second order, be recognised as persons of the third order.