

Frau Dr. FANNY MOSER (Berlin):

Die Hauptglocken, Spezialschwimglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung.

Die Siphonophoren mit ihrem Formenreichtum, ihrer Arbeitsteilung und ihren merkwürdigen Geschlechtsverhältnissen haben das Interesse vieler unserer bedeutendsten Forscher wie GEGENBAUR, LEUCKART, HUXLEY, KÖLLIKER, HAECKEL, und in neuerer Zeit CLAUS und CHUN wiederholt gefesselt. Besonders CHUN verdanken wir eine Fülle interessanter Beobachtungen und geistreicher Ideen, und vor allem den ersten Versuch, von größeren allgemeinen Gesichtspunkten aus die Einzelercheinungen zu einem einheitlichen Ganzen zusammenzuschließen. Daß manche seiner Hypothesen, wie wir sehen werden, einer näheren Prüfung nicht Stand zu halten vermögen, tut CHUN'S Verdiensten keinen Abbruch, denn sie haben ihren Zweck, der Untersuchung neue Wege zu weisen, erfüllt.

Meine eigenen Arbeiten stellen in manchen Beziehungen einen Versuch dar, die von CHUN aufgeworfenen Probleme zu lösen. Deshalb ist es am zweckmäßigsten, wenn ich zur Orientierung erst einen kurzen Überblick gebe über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Siphonophorenglocken, so wie sie sich hauptsächlich auf Grund von CHUN'S Arbeiten gestaltet haben, um daran besser meine eigenen Ergebnisse knüpfen zu können.

Bei Siphonophoren unterscheiden wir Hauptglocken, Spezialschwimglocken und Geschlechtsglocken.

Betrachten wir zuerst die **Hauptglocken**. Sie zerfallen in sogenannte Oberglocken und Unterglocken, von welchen die Oberglocke der eigentliche Stammträger ist, die Unterglocke mehr nur Stammscheide. Die Zahl dieser Glocken ist verschieden und danach teilt man die Calicophoriden, die ich heute allein berücksichtigen kann, ein in Monophyiden mit einer einzigen Glocke, der Oberglocke, in Diphyiden mit je einer Ober- und Unterglocke (abgesehen von wenigen Ausnahmen), bei denen man wiederum je nach Lage der beiden Glocken die Oppositae und die Superpositae unterscheidet, und in Polyphyiden mit zahlreichen Ober- und Unterglocken.

Zu diesen Hauptglocken kommt noch eine sogenannte Primärglocke hinzu, denn erstere entstehen nicht direkt aus dem befruchteten Ei, sondern es geht ihnen stets eine heteromorph gestaltete Glocke voraus, die später abgeworfen und durch die definitive Oberglocke ersetzt wird, welche letztere sich am Stamme der jungen

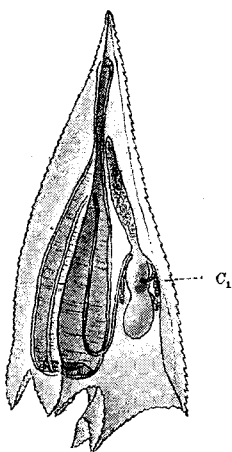
Kolonie entwickelt. Dieser gesellt sich sehr bald die Unterglocke zu. Nach allgemeiner Auffassung ist somit die Unterglocke eine tertiäre, die Oberglocke eine sekundäre Glocke und die Primärglocke ein Larvenorgan, das einzig den Sphaeronectiden unter den Monophyiden fehlt. Nach einem bisher unangefochten gebliebenen Satze GEGENBAUR'S ist die Unterglocke nur formell von der Oberglocke verschieden, genetisch aber immer gleichbedeutend mit ihr. Dieser Satz ist bedeutungsvoll für die ganze Beurteilung des phylogenetischen Entwicklungsganges der Siphonophoren.

Der Nachweis, daß die larvale Glocke an der embryonalen Kolonie angelegt wird, konnte allerdings bisher nur für die Anfangs- und Endglieder der Reihe, für *Muggiaea* unter den Monophyiden, für *Hippopodius* unter den Polyphyiden erbracht werden, aber sowohl nach CHUN wie nach CLAUS sollen alle Beobachtungen über die Entwicklung der Diphyiden darauf hindeuten, daß auch bei diesen die definitive Oberglocke eine sekundäre ist.

Außer dem larvalen Glockenwechsel findet auch ein post-larvaler statt, durch nachrückende Ersatzglocken, welche sowohl die Oberglocke wie die Unterglocke verdrängen und ersetzen und mit diesen identische Gestalt haben. Nur den Monophyiden fehlt dieser Glockenwechsel, und bei den Polyphyiden hat er insofern eine Modifikation erfahren, als die älteren Hauptglocken nicht verdrängt werden von den nachrückenden Ersatzglocken, die also Oberwie Unterglocken in größerer Zahl darstellen, sondern sich zeitlebens neben ihnen erhalten.

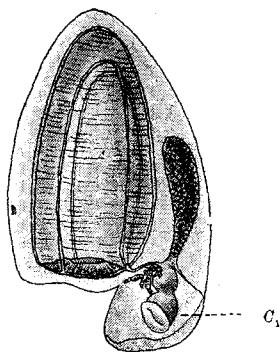
Die Zahl dieser Ersatzglocken zeigt bei den verschiedenen Gruppen einen bedeutsamen Unterschied. Bei *Diphyidae oppositae* (*Prayomorphae*) zählte CHUN bis zu sechs, bei *Diphyidae superpositae* (*Diphymorphae*) nur eine, selten zwei Ersatzglocken. Hieraus leitete CHUN eine wichtige Beziehung ab zwischen Sessilität der Stammgruppen einerseits und dem regen Ersatz der Hauptglocken andererseits. Danach treten zahlreiche Reserveglocken da auf, wo ein enorm langer Stamm mit sessil bleibenden Stammgruppen große Ansprüche an die Arbeitsleistung der Schwimglocken stellt, wie bei den *Diphyidae oppositae*. Die Reserveglocken fehlen dagegen entweder ganz oder sind in ihrer Zahl sehr beschränkt überall da, wo Stamm und Glocken durch Bildung frei werdender Endoxien entlastet werden wie bei Monophyiden und *Diphyidae superpositae*.

Nach diesem kurzen Rückblick komme ich zu meinen eigenen Untersuchungen, die durch ein Material begünstigt wurden, das in jeder Beziehung, vor allem durch seine Reichhaltigkeit an jungen Entwicklungsstadien einzig dasteht, und dessen Grundstock von VANHÖFFEN während der Deutschen Südpolarexpedition gesammelt worden war. Allerdings sind meine Untersuchungen nicht abgeschlossen, weshalb die heutigen Ausführungen jedenfalls noch Ergänzungen, eventuell auch Modifikationen erfahren werden, um so mehr als es auch mir bisher noch nicht gelungen ist, über die erste Entwicklung



Figur 1.

Fig. 1. Einglockenstadium von *Diphyes dispar* (2 mm).



Figur 2.

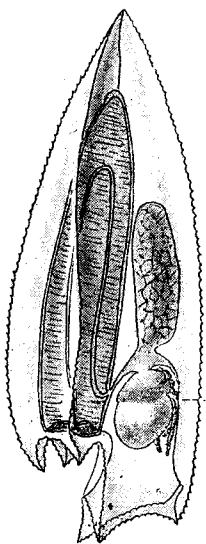
Fig. 2. Einglockenstadium von *Dimophyes arctica* (Chun) (1,5 mm).

näheres zu ermitteln, und alle Versuche, diese bedauerliche Lücke durch theoretische Auseinandersetzungen zu überbrücken, selbstverständlich den Stempel der Unsicherheit tragen.

Meine jüngsten Stadien bei Diphyiden waren solche der vier Unterfamilien *Diphyopsinae* HAECKEL, *Abylinae* AGASSIZ, *Cerato-cymbinae* MOSER und *Dimophyinae* MOSER, welch letztere als einzigen Repräsentanten CHUN's hochinteressante *Diphyes* (künftig *Dimophyes*) *arctica* zählt. Diese jüngsten Stadien (Fig. 1—4), die ich hier von vier Arten abbilde¹⁾, stellen ein Stadium dar, das ich vorläufig als Einglockenstadium bezeichne, zum Unterschied von CHUN's Monophyidenstadium, wie er das Stadium der larvalen Primärglocke nannte. Mein Einglockenstadium ist kein Larvenstadium, sondern das jüngste bisher bekannte Stadium der definitiven Kolonie. Die „sekundäre“ Oberglocke ist, wie auf den Abbildungen

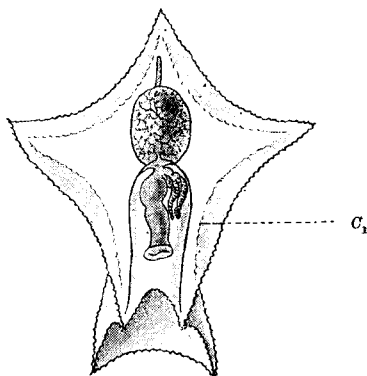
¹⁾ In Klammer ist stets die Länge der Glocke in Millimetern angegeben.

zu sehen, schon fertig ausgebildet, wenn auch noch sehr klein. Ihre Form entspricht im ganzen durchaus jener der ausgewachsenen Glocke der betreffenden Art, trägt aber noch den Stempel des Jugendlichen: größere Schlankheit, stärkere Zähnelung usw. Im Hydroecium befindet sich ein einziger noch junger Saugmagen, der, und das ist das wichtige, der Hydroeciumkuppe dicht ansitzt. Ein Stamm fehlt also noch vollständig. Neben dem Saugmagen hängt der sehr unfertige Tentakelapparat herab, und beide zusammen füllen die Hydroeciumkuppe nahezu aus. Sie stellen das noch unvollständige Primärcormidium (c_1) dar, wie ich dieses erste Cormidium zum Unterschied von den folgenden bezeichne.



Figur 3.

Fig. 3. Einglockenstadium von *Diphyes chamissonis* Huxley (3 mm).



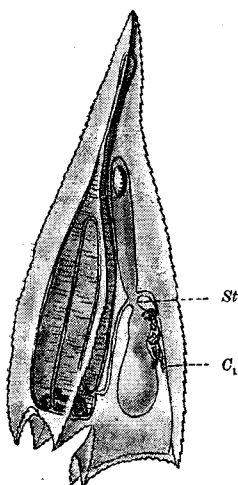
Figur 4

Fig. 4. Einglockenstadium von *Abylapentagona* Gegenbaur (2 mm).

Verfolgen wir die Entwicklung dieser jungen Kolonie bei einer unserer verbreitetsten Diphyiden, der *Diphyes dispar* CHAM. et EYS., deren jugendliche Entwicklungsstadien nichts anderes sind als die von CHUN für eine Monophyide gehaltene *Doramasia picta* CHUN, wie ich nachweisen konnte. Hand in Hand mit dem Wachstum der Glocke nimmt der Saugmagen an Größe zu, und vervollständigt sich der Tentakelapparat, so daß sie zusammen bald nicht nur die Kuppe, sondern das ganze Hydroecium mehr oder weniger vollständig ausfüllen — je nach der Art — oder sogar etwas aus ihm heraussehen. Dann beginnt das Primärcormidium (Fig. 5) allmählich von der Hydroeciumkuppe abzurücken und zwischen beiden wird ein kurzer Stiel — der junge Stamm — (*St*) sichtbar, der sich nun immer mehr verlängert. In einem gegebenen Moment sieht man dann am

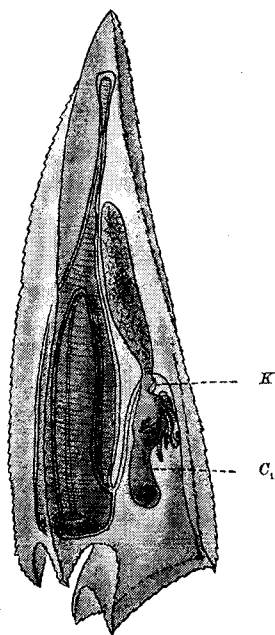
Stamm, direkt über dem Saugmagen (Fig. 6), eine junge Knospe (K) entstehen, der bald weitere Knospen, zeitlich nacheinander, räumlich übereinander folgen (Fig. 7). Sie sind die Anlage des Deckblattes des Primärcormidiums und der nachfolgenden Cormidien (C_2 , C_3 usf.), wie auf Fig. 8 ersichtlich.

Sobald die Glocke eine Größe von ungefähr 6 mm erreicht hat und das dritte Cormidium (C_3) angelegt ist, also noch vor Anlage des vierten Cormidiums, entsteht etwas außerhalb der eigentlichen Knospungszone der Cormidien eine Knospe (Fig. 9), die sich zur ersten Unterglocke, die ich die Primärunterglocke (U_1)



Figur 5.

Fig. 5. Einglockenstadium 2 von *Diphyes dispar* (2,5 mm). Der Stamm (St) beginnt sichtbar zu werden.



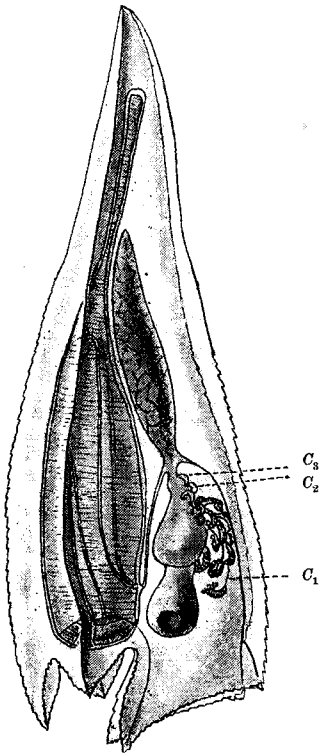
Figur 6.

Fig. 6. Einglockenstadium 3 von *Diphyes dispar* (3,5 mm). Die erste Knospe (K) entsteht am Stamm.

nenne, entwickelt, und stets nur zu dieser bei allen von mir untersuchten Arten. Mit ihrem Auftreten hat das Einglockenstadium sein Ende erreicht. Der Zeitpunkt hierfür ist ein ganz bestimmter, doch bei vielen Arten verschiedener. Vorgetäuscht wird jedoch das Einglockenstadium noch viel länger, wenigstens bei manchen Arten, so z. B. bei *Diphyes dispar*, bei denen das Wachstum der Unterglocke im Verhältnis zu dem der Oberglocke, des Stammes und der Cormidien ein außerordentlich langsames ist, so daß sich erstere noch immer nur schwer als kleine Knospe

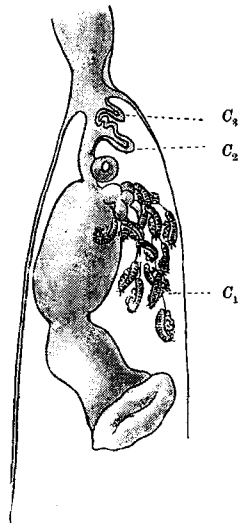
erkennen läßt, wenn schon fünf und mehr Cormidien in verschiedenen Entwicklungsstadien vorhanden sind (Fig. 10).

Das Wichtige an diesen Feststellungen ist: 1. daß die Unterglocke ein Produkt des Stammes ist und außerhalb der eigentlichen Knospungszone der Cormidien entsteht, worauf ich nicht näher eingehen kann, 2. daß sie meist sehr viel später entsteht und sich viel langsamer entwickelt, als bisher angenommen wurde, so daß die Diphyiden, und speziell



Figur 7.

Fig. 7. Einglockenstadium 4 von *Diphyes dispar* (4 mm). Drei Knospen am Stamm. Die unterste wird zum Deckblatt des Primärcormidiums, die oberen zu den folgenden Cormidien C_2 und C_3 .



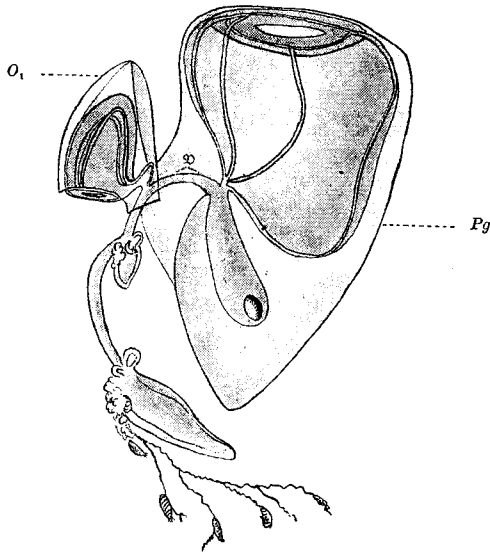
Figur 8.

Fig. 8. Einglockenstadium 5 von *Diphyes dispar* (5,5 mm) nur der Stamm ($\times 45$).

die Gattung *Diphyes*, in ihrer Jugend längere Zeit tatsächlich und scheinbar als Monophyiden leben, mit einer einzigen Glocke, der Oberglocke, einem längeren Stämmchen und einer größeren Zahl Cormidien, deren Produktion, wie ich betonen möchte, kontinuierlich ohne Unterbrechung am Stamme vor sich geht. Schließlich läßt sich auch eine interessante Korrelation feststellen zwischen der Anlagezeit und dem Entwicklungstempo der Primärunterglocke einerseits, und dem Entwicklungstempo von Oberglocke, Stamm und Cormidien andererseits. Deren Regulativ sind die An-

nacheinander nicht weniger als vier Ersatzunterglocken feststellen und heranwachsen sehen, doch ist ihre Zahl bedeutend größer, wahrscheinlich eine nahezu unbegrenzte, so z. B. bei *Diphyes dispar* und *Diphyes sieboldi* KÖLLIKER. Somit besteht in dieser Beziehung — aber auch in anderer Beziehung — kein prinzipieller Gegensatz zwischen *Diphyidae oppositae* und *superpositae*, wenigstens bei den von mir bisher daraufhin untersuchten Arten, ebensowenig wie eine Beziehung zwischen Sessilität der Stammgruppen und Zahl der Ersatzunterglocken.

Für die Oberglocke fand ich, im Gegensatz zur Unterglocke, niemals Ersatzknospen. Soweit meine Untersuchungen reichen,



Figur 11.

Muggiaea kochi Chun (O_1) mit ihrer larvalen Primärglocke (Pg) nach Chun (stark verkleinert).

scheint die „sekundäre“ Oberglocke der Diphyiden niemals gewechselt oder ersetzt zu werden. Wahrscheinlich sind die von CHUN und auch von GEGENBAUR beobachteten Knospen von Ersatzoberglocken verkannte Knospen von Ersatzunterglocken.

Mit dieser Beobachtung — die aber noch einer ergänzenden Prüfung bedarf — fällt ein wichtiger Gegensatz zwischen Monophyiden und Diphyiden, wird zugleich aber auch ein bedeutsamer prinzipieller Gegensatz zwischen Ober- und Unterglocke konstatiert, auf den ich später zurückkomme.

Wie steht es nun mit dem larvalen Glockenwechsel? Es ist nicht zu leugnen, daß meine Untersuchungen der Entwicklung der Diphyiden, speziell ihres Einglockenstadiums, gar keine Anhaltspunkte dafür geboten haben, daß ihrer definitiven Oberglocke eine larvale Glocke vorausgeht — wenigstens in der Art, wie CHUN es bei *Muggiaea* schildert. Im Gegenteil, CHUN's Darstellung läßt sich, wie mir scheint, in keiner Weise mit der Diphyidenentwicklung, soweit ich sie zu verfolgen vermochte, in Einklang bringen. Sehen wir uns die Abbildung, die CHUN von der älteren larvalen Kolonie von *Muggiaea kochi* gegeben hat (Fig. 11), an und vergleichen wir sie mit den Abbildungen meiner Einglockenstadien (Fig. 1—4), speziell von Fig. 3 mit dem sehr tiefen dorsal geschlossenen Hydroecium. Nach CHUN's Darstellung entsteht die erste definitive Oberglocke (O_1) am Stamm der larvalen Kolonie. Später trennt sie sich von der Primärglocke (Pg) unter Mitnahme des ganzen Stammes, wie CHUN ausdrücklich sagt. Sie nimmt also auch das dicke Verbindungsstück (v) des Stammes zwischen beiden Glocken mit. Was aus diesem später wird, erwähnt CHUN nicht einmal, obwohl das sehr wichtig ist. Beim Abreißen der Primärglocke müßte sich dieser abgerissene Stummel an der Stammwurzel der Sekundärglocke finden — ähnlich wie bei den abgerissenen Cormidien — oder die Stelle wenigstens nachweisbar sein, wo er gesessen hatte. Weder das eine, noch das andere ist mir jemals möglich gewesen, wie ich auch niemals eine Glocke zu finden vermochte, die ich mit einiger Wahrscheinlichkeit als Primärglocke einer Diphyide hätte ansehen können. Und bei der ganzen Art und Weise, wie das junge Primärcormidium stets der Hydroeciumkuppe ansitzt, besonders bei Formen mit sehr tiefem und engem Hydroecium (Fig. 3), läßt sich schwer vorstellen, wo dieser dicke Verbindungsstamm zwischen der primären und der sekundären Glocke Platz haben soll. Auch das merkwürdige Verhältnis in dem relativen Entwicklungstempo der Cormidien und der Sekundärglocke bei *Muggiaea* sowie das vollständige Fehlen weiterer Cormidienknospen am Stamm muß auffallen, um nur noch einen Punkt zu erwähnen, der sich in keiner Weise mit meinen Befunden bei Diphyiden deckt. Übrigens ist CHUN's ganze Darstellung dieses jedenfalls hochinteressanten und äußerst komplizierten Vorganges bei *Muggiaea* so kurz gehalten, daß man sich selbst bei dieser einen Form keine richtige Vorstellung davon machen kann und die Vermutung auftaucht, ob dieser Vorgang nicht durch ergänzende Untersuchungen in ein anderes Licht gerückt werden und eine

andere Interpretation erfahren könnte, so wie dies z. B. auch der Fall war mit CHUN's „Urknospe“, die „sich zeitlebens erhalte“, und seinen Knospungsgesetzen (siehe Zool. Anzeiger Bd. 38 Nr. 18/19; MOSER, Über Monophyiden und Diphyiden), ebenso wie mit seiner Monophyide *Doramasia picta*. Zieht man noch in Betracht, daß letztere ebenso *Doramasia bojani* CHUN, sowie manche andere Monophyide, nichts anderes als verkannte Einglockenstadien von Diphyiden sind, und daher ebenfalls keinen larvalen Glockenwechsel in der Art wie *Muggiaea* besitzen, dann ist der Schluß naheliegend, daß nicht nur den Sphaeronectiden, sondern sämtlichen Monophyiden wie den Diphyiden ein derartiger larvaler Glockenwechsel fehlt. Damit wäre ein weiterer, wichtiger Unterschied zwischen Monophyiden und Diphyiden beseitigt.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die Polyphyiden, das andere Ende der Reihe. Meine hier gemachten Befunde lassen sich, wie ich glaube, nicht nur sehr gut in Einklang bringen mit den bei Diphyiden gewonnenen Anschauungen, sondern bestätigen sie sogar, obwohl ein definitives Urteil erst nach Beendigung meiner diesbezüglichen Untersuchungen möglich sein wird.

Bei Polyphyiden fand ich endlich die bei Diphyiden vergeblich gesuchten sogenannten larvalen Primärglocken, und zwar nicht nur bei *Hippopodius*, sondern auch, und zum erstenmal, bei *Vogtia pentacantha* KEFERSTEIN und EHLERS. Es hat aber durchaus den Anschein, als ob diese sogenannten Primärglocken eine andere wie die bisherige Interpretation zulassen und tatsächlich gar kein Larvenorgan, sondern die definitiven Oberglocken der betreffenden Arten sind, während die charakteristischen hufeisenförmigen Glocken von *Hippopodius* nicht, wie bisher angenommen, Ober- und Unterglocke, beide mit ihren Ersatzglocken in größerer Zahl darstellen, sondern lediglich Unterglocken. Bei der Kürze der Zeit kann ich nicht näher hierauf eingehen und will nur kurz bemerken, daß für diese Auffassung sprechen: 1. die Art und Weise der Entstehung der hufeisenförmigen *Hippopodius*-Glocken und der Cormidien; 2. die Tatsache, daß die jüngsten „Monophyidenstadien“ beider Arten durchaus meinem Einglockenstadium bei Diphyiden entsprechen; 3. und vor allem die Tatsache, daß die sogenannten larvalen Glocken beider Polyphyiden viel größer und älter werden, als bisher angenommen wurde, wobei sie eine gewisse Entwicklung und Formveränderung durchmachen, ähnlich wie die meisten von mir beobachteten jungen Diphyidenoberglocken. Diese Tatsache läßt sich schwer mit der Vorstellung eines Larvenorgans in Ein-

klang bringen. In gleichem Sinne sprechen auch sehr merkwürdige Befunde bei *Vogtia pentacantha*, die trotz der Mangelhaftigkeit des Materials kaum eine andere Deutung zulassen — die ich aber nur mit allem Vorbehalt hier mitteile —, als daß die fünfkantigen Glocken von *Vogtia* überhaupt keine Hauptglocken sind, sondern den Deckblättern der Cormidien entsprechen. Stimmt diese Auffassung, dann hätte *Vogtia*, nach CHUN's Auffassung ihrer Primärglocke als Larvenorgan, überhaupt keine definitiven Hauptglocken — was im Widerspruch stehen würde mit allen bisherigen Beobachtungen bei Calicophoriden. Somit spricht auch dieser Befund — seine Richtigkeit vorausgesetzt — dafür, daß ein larvaler Glockenwechsel in der bisher angenommenen Weise auch den Polyphyiden fehlt. Damit kämen wir zu dem Schluß, daß die Oberglocke der Calicophoriden weder einen larvalen noch einen postlarvalen Glockenwechsel durchmacht, ein Schluß, der sich jedenfalls auf einer viel breiteren Tatsachenbasis aufbaut, als der entgegengesetzte Schluß, wiewohl auch er noch weiterer positiver Beweise bedarf, die ich demnächst zu erbringen hoffe.

Um jedem Mißverständnis vorzubeugen, möchte ich aber doch noch hervorheben, daß ich bei Calicophoriden keineswegs das Vorkommen eines larvalen Glockenwechsels überhaupt bestreite — die große Lücke in unseren Kenntnissen über die Entwicklung aus dem Ei läßt alle Möglichkeiten zu. Die bisherigen Befunde bei Pneumatophoriden würden sogar eher für das Vorhandensein eines larvalen Glockenwechsels sprechen, der aber dann, nach meinen Befunden, wohl in ganz anderer Weise vor sich gehen dürfte, als CHUN dies bei den beiden Endgliedern der Reihe, *Muggiaca* und *Hippopodius*, geschildert hat. Allerdings neige ich mehr zu der Ansicht, daß sich bei Calicophoriden die Oberglocke direkt aus dem Ei entwickelt, und bin jedenfalls der Überzeugung, daß nicht, wie CHUN annimmt, die definitive Oberglocke ein Produkt des Stammes ist, sondern umgekehrt, der Stamm ein Produkt und intergrierender Bestandteil der Oberglocke.

Ich gehe nun kurz zu den **Spezialschwimglocken und Geschlechtsglocken** über.

Bei einer kleinen Anzahl Diphyiden kommen neben den Geschlechtsglocken auch Spezialschwimglocken vor; sie wiederholen den Bau derselben so vollständig, daß CHUN sie als Geschlechtsglocken, bei denen die Ausbildung des Geschlechtsklöppels unterblieb, auffaßte. Direkte Beweise konnte er damals allerdings noch nicht für die Richtigkeit dieser Auffassung erbringen. Einzig die

Spezialschwimmglocken von *Stephanophyes superba* CHUN homologisierte er nicht mit Geschlechtsglocken, sondern mit den Hauptglocken, hauptsächlich deshalb, weil sich bei ihnen nie die Anlage eines für die Genitalglocken charakteristischen Klöppels, der rückgebildet wird, nachweisen ließ. Nachdem ich selbst nun feststellen konnte, daß ein Klöppel bei Spezialschwimmglocken niemals angelegt wird, sondern stets vollständig unterdrückt ist, liegt kein Grund mehr vor, den Spezialschwimmglocken von *Stephanophyes* eine Sonderstellung einzuräumen, und halte ich alle Spezialschwimmglocken für homologe Bildungen.

Des weiteren vermochte ich eine interessante Korrelation aufzudecken zwischen dem Entwicklungstempo des Klöppels und seiner Geschlechtsprodukte im Verhältnis zum Entwicklungstempo der eigentlichen Glocke einerseits und den Ansprüchen, welche an letztere als Schwimmorgan andererseits gestellt werden. Wo die Geschlechtsglocke möglichst bald als Schwimmorgan zu funktionieren hat, und das ist der Fall jeweils bei der ersten Genitalglocke — ich nenne sie die primäre Geschlechtsglocke — der Formen ohne Spezialschwimmglocke, den Eudoxien im engeren Sinne, da entwickelt sich die Glocke sehr rasch im Verhältnis zum Klöppel, der lange Zeit auf dem Stadium eines winzigen Knöpfchens am Glockengrunde verharret. Seine volle Entwicklung erreicht er erst, wenn die Glocke nahezu ausgewachsen und imstande ist, nicht nur die Eudoxie, sondern auch den großen Klöppel ohne Behinderung zu tragen. Bei den auf die primäre Geschlechtsglocke folgenden sekundären Geschlechtsglocken, die längere Zeit im Schutze der ersteren verharren, entwickelt sich dagegen der Klöppel sehr viel rascher und früher und viel mehr parallel zur Glocke und eilt bei manchen Formen dieser sogar etwas voraus. Die Ersaeen, d. h. die Eudoxien mit Spezialschwimmglocken, stellen nun, infolge einer interessanten Arbeitsteilung, diese beiden Entwicklungsarten in ihren Extremen dar. Aus der primären Geschlechtsglocke ist — wie CHUN schon vermutet hatte — die Spezialschwimmglocke geworden, indem zugunsten einer erhöhten Schwimmfähigkeit die starke Verzögerung in der Entwicklung des Klöppels zu dessen vollständiger Unterdrückung geführt hat. Umgekehrt, und als Kompensation hierfür, hat sich der Klöppel bei den tertiären Geschlechtsglocken, wie ich die neben der Spezialschwimmglocke vorkommenden Geschlechtsglocken der Ersaeen nenne, enorm auf Kosten ihrer Glocke entwickelt, so daß letztere schon sehr früh und lange Zeit lediglich eine prall mit Geschlechts-

produkten gefüllte Blase darstellt. Diese vier verschiedenen Arten von Geschlechtsglocken bilden zusammen eine kontinuierliche Reihe mit vielen Übergangsstufen.

Vergleichen wir zum Schluß noch **Geschlechtsglocken, Spezialschwimmglocken** und **Unterglocken**, so spricht vieles dafür, daß sich auch die Unterglocken von den Geschlechtsglocken ableiten lassen und als höher entwickelte und besonders spezialisierte Geschlechtsglocken aufzufassen sind. Die bei den Unterglocken vorhandenen Verschiedenheiten von den Spezialschwimmglocken lassen sich in der Hauptsache darauf zurückführen, daß sie nicht nur als Schwimmorgan, sondern auch als Schutzorgan für den Stamm zu funktionieren haben. Daher die Bildung des komplizierten Hydroecium. Untersuchen wir aber die Geschlechtsglocken näher, so finden wir auch bei diesen die ersten Anfänge einer Hydroeciumbildung. Bei beiden erscheint das Hydroecium als eine direkte Anpassung an die lokalen Verhältnisse, was besonders auffallend ist bei Formen z. B. *Abyla* mit zwei Geschlechtsglocken, eine an jeder Seite des Cormidiums, wo die eine dann das Spiegelbild der anderen darstellt — was bisher gänzlich übersehen wurde. Es wäre interessant, wenn sich durch Experiment feststellen ließe, ob durch Änderung der lokalen Verhältnisse auch eine Änderung resp. Unterdrückung des Hydroeciums zu erreichen wäre, oder ob dieses schon phylogenetisch festgelegt ist, so daß ontogenetische Änderungen hierauf keinen Einfluß mehr haben. Ähnliche Experimente ließen sich, und zwar leichter, bei den Cormidien anstellen, um zu sehen, inwieweit sich das relative Entwicklungstempo von Geschlechtsglocke und Klöppel noch jetzt beeinflussen und die verschiedenen Arten Geschlechtsglocken sich ineinander überführen ließen. Das nur nebenbei.

Interessant ist, daß es auch Eudoxien gibt mit hochentwickelten Geschlechtsglocken, deren Hydroecium in seiner Kompliziertheit vollständig jenem der Unterglocke entspricht. Es gibt aber auch Formen, bei denen die Geschlechtsglocke komplizierter als die Unterglocke ist, die sich bei näherer Untersuchung als leicht rückgebildet entpuppt, während wiederum beide, Geschlechtsglocken und Unterglocken, gleich primitiv und einander zum Verwechseln ähnlich sind bei Formen mit rückgebildetem Stamm. Letzteres ist der Fall bei *Diphyes* (*Dimophyes*) *arctica* CHUN. Zahlreiche Übergänge finden sich zwischen diesen beiden Extremen und jedenfalls erscheint die Geschlechtsglocke stets der Unterglocke gegenüber als die konservativere.

Nachdem ich schließlich noch bei einer Reihe von Arten nachzuweisen vermochte, daß sowohl die Entstehung wie die Ent-

wicklung und der Ersatz der Glocken bei Geschlechtsglocken, Spezialschwimmglocken und Unterglocken im Prinzip genau gleich sind — abgesehen vom Klöppel — und daß bei allen dreien ähnliche Beziehungen ihr relatives Entwicklungstempo regeln, ist der Schluß kaum abzuweisen, daß die Unterglocken umgewandelte Geschlechtsglocken sind, wie die Spezialschwimmglocken, was ich allerdings hier nicht mehr weiter ausführen kann.

Der GEGENBAUR'sche Satz ist nunmehr, meinen Ausführungen entsprechend, vorläufig so abzuändern: Die Unterglocken sind nicht nur formell, sondern auch genetisch verschieden von den Oberglocken. Zwischen beiden besteht ein prinzipieller Gegensatz auch dadurch, daß sich die Oberglocke zeit-lebens erhält — abgesehen vielleicht von einigen Ausnahmen —, während die Unterglocken einem ständigen Wechsel wie die Geschlechtsglocken unterliegen. Von den Geschlechts-glocken unterscheiden sich die Unterglocken formell nur dem Grad nach; genetisch sind beide gleichbedeutend.

Daß diese neuen Gesichtspunkte in manchen Beziehungen eine andere Beurteilung der Organe der Pneumatophoriden und des phylogenetischen Entwicklungsganges der Siphonophoren überhaupt zur Folge haben, ist selbstverständlich.
