

6850
7225
501

SITZUNGSBERICHTE

DER

KÖNIGLICH PREUSSISCHEN

AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

VI

ZU BERLIN.

JAHRGANG 1885.

ERSTER HALBBAND. JANUAR BIS MAI.

STÜCK I—XXVI MIT VIER TAFELN.

BERLIN, 1885.

VERLAG DER KÖNIGLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

IN COMMISSION IN FERD. DÜMLER'S VERLAGS-BUCHHANDLUNG
HARRWITZ UND GOSSMANN.

Über die cyklische Entwicklung der Siphonophoren.

VON Prof. CARL CHUN

in Königsberg i. Pr.

Zweite Mittheilung.

(Vorgelegt von Hrn. SCHULZE am 5. Februar [s. oben S. 93]).

Hierzu Taf. II.

In einer früheren Mittheilung an die Königliche Akademie der Wissenschaften¹ suchte ich den Nachweis zu führen, dass der Entwicklungscyclus der Calycephoriden sich complicirter gestaltet, als man bisher anzunehmen berechtigt war. Eine kleine durch eine fünfkantige Schwimmglocke ausgezeichnete Monophyide, welche von WILL² als *Diphyes Kochii*, von BUSCH³ als *Muggiara pyramidalis* beschrieben wurde, zeigt nämlich in ihren früheren Entwicklungsstadien eine heteromorph gestaltete nützenförmige Schwimmglocke, die der definitiven Glocke vorausgeht und nach der Knospung der letzteren abgeworfen wird. Ich nannte diese Monophyide *Muggiara Kochii*, indem ich die von den Entdeckern gewählten Bezeichnungen combinirte, und suchte weiterhin nachzuweisen, dass ihre Eudoxiengruppen sich zu der *Ersacia truncata* WILL's und der mit ihr identischen *Eudoxia Eschscholtzii* BUSCH's ausbilden.

Sehr wahrscheinlich war es durch diese Beobachtungen geworden, dass die gesammten Calycephoriden einen ähnlichen Wechsel heteromorpher Schwimmglocken aufweisen und dass auch sie ein von mir als *Monophyes primordialis* bezeichnetes Stadium durchlaufen, dessen nützenförmige Schwimmglocke sich nicht zu der definitiven oberen Glocke ausbildet, sondern abgeworfen wird, nachdem die späteren heteromorphen Glocken geknospt wurden. Insofern also bei der Ent-

¹ Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften, LII. 1882. S. 1155 bis 1172, Taf. XVII.

² Horae Tergestinae 1844. S. 77, Taf. II Fig. 22.

³ Beobacht. über Anat. und Entwicklungsgesch. einiger wirbelloser Seethiere. 1851. S. 46 und 48.

wicklung der Calycophoriden ein der *Monophyes primordialis* gleichendes Stadium recapitulirt wird, so bezeichnete ich letztere als Stammform der Siphonophoren.

In einer kritischen Besprechung meiner Beobachtungen glaubte CLAUS¹ sich gegen meine Deutungen erklären zu müssen. Den Ausgangspunkt seiner Erörterung bildet die Behauptung, dass *Muggiaca Kochii* keine Monophyide, sondern eine Diphyide repräsentire, dass demgemäss *Monophyes primordialis* keiner Ammengeneration, sondern einer Larve gleichwerthig zu erachten sei, die wir nicht als Stammform der Siphonophoren zu betrachten haben.

Die daran sich anschliessenden Speculationen über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Siphonophoren enthalten manche zutreffende Bemerkung und wir können denselben um so mehr bestimmen, als CLAUS nach dem Vorgange LEUCKART's die polymorphen Hydroidencolonieen, welche an der Fixirung behindert, genöthigt wurden, sich im flottirenden Zustand weiter zu ernähren, zum Ausgangspunkt seiner Darstellung nimmt.

Dagegen muss ich mich mit Entschiedenheit gegen die Auffassung von CLAUS erklären, dass *Muggiaca* eine Diphyide repräsentire. Zu einer soleh' irrigen Behauptung, die den Ausgangspunkt für seine ganze Darstellung abgiebt, liess sich CLAUS durch zwei Voraussetzungen bestimmen, die nicht zutreffend sind. Nach seiner Meinung weise nämlich einerseits der Typus der Schwimmglocken und der zu Eudoxien sich entwickelnden Individuengruppen durchaus auf eine *Diphyes* hin, welche die eine der beiden Schwimmglocken frühzeitig rückgebildet und verloren habe (S. 526), andererseits sei durch mich selbst der Nachweis geführt worden, dass die fünfkantige Schwimmglocke der *Muggiaca* von der primären Glocke der bisher bekannten *Monophyes*-Arten verschieden sei und eine erst später entstandene, mit einer Diphyidenglocke identische Bildung repräsentire (S. 527). Was nun zunächst die erste Voraussetzung anbelangt, so müssen wir es durchaus vermeiden, die Form der Schwimmglocken und der Eudoxiengruppen gegen eine Einreihung der *Muggiaca* unter die Monophyiden geltend zu machen. Unter den Diphyiden beobachten wir zwischen der Form der Glocken und Eudoxiengruppen von *Abyla* einerseits und *Praya* andererseits mindestens ebensolche Differenzen, wie sie zwischen der nur mit einer Glocke versehenen *Muggiaca* und den übrigen Monophyiden obwalten.

¹ Über das Verhältniss von *Monophyes* zu den Diphyiden, sowie über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Siphonophoren in: Arbeiten d. Zool. Instit. Wien. Bd. V. S. 15 bis 27.

Was nun den zweiten, anscheinend weit schwerer wiegenden Einwand anbelangt, dass nämlich die fünfkantige Glocke der *Muggiava* nicht der primären Glocke der von CLAUS¹ beschriebenen Monophyiden (*Monophyes gracilis* Fig. 1 und *M. irregularis*) homolog sei, so geht derselbe von der Voraussetzung aus, dass bei den genannten beiden *Monophyes*-Arten die larvale Glocke persistire. CLAUS betrachtet geradezu die zuerst gebildete Schwimmglocke der Diphyidenlarven als gleichwerthig der Schwimmglocke seiner Monophyiden (S. 529) und wirft die Frage auf, ob die von HUXLEY und ihm beschriebenen Monophyiden überhaupt selbständige Arten und nicht vorübergehende Entwicklungsstadien höher gegliederter Calycophoren (S. 529) repräsentiren. Er hält es nicht für unmöglich, dass die kleinere als *Monophyes irregularis* unterschiedene Art die Larve einer höher stehenden Calycophore sei, während er die grössere *M. gracilis* und die von HUXLEY² beschriebene *Sphaeroneustes Köllikeri* als selbständige Arten aus dem Grunde auffasst, weil die anscheinliche Verlängerung der trichterförmigen, zur Aufnahme des Stammes dienenden Höhlung die Ausbildung einer anderen Schwimmglocke ausschliesse. Letzteres Argument klingt zwar plausibel, ist jedoch um so weniger beweiskräftig, als ich noch darlegen werde, dass Reserveglocken sich gelegentlich unter weit ungünstigeren Verhältnissen anlegen. So berechtigt nun auch CLAUS die Frage erscheinen mochte, ob die Monophyiden überhaupt als selbständige Familie aufrecht zu erhalten seien, so hätte er immerhin mit demselben Rechte die Frage aufwerfen können, ob denn wirklich die Schwimmglocke von *Monophyes gracilis* und *irregularis* eine primäre sei und ob nicht für die beiden Arten derselbe Entwicklungsgang gelte, den ich für *Muggiava* nachwies. Liesse es sich thatsächlich erweisen, dass den Schwimmglocken der genannten beiden Monophyiden heteromorph gebildete Glocken vorausgehen, so würde jeder Grund wegfallen, der *Muggiava* eine Sonderstellung anzuweisen, sondern wir müssten ihre fünfkantige Glocke als homolog den mützenförmigen Glocken der ersteren erachten.

Durch die Munificenz der Königlichen Akademie der Wissenschaften wurde ich in den Stand gesetzt, während der Osterferien 1884 auf der Zoologischen Station zu Neapel meine Untersuchungen über die Siphonophoren fortzusetzen. Indem ich der Königlichen Akademie meinen ehrerbietigsten Dank ausspreche, gestatte ich mir, derselben einen kurzen Bericht über meine Beobachtungen, soweit dieselben mit

¹ Schriften zoologischen Inhalts. 1874 II. Die Gattung *Monophyes* Cls. und ihr Abkömmling *Diplophysa* Gbr.

² *Oceanic Hydrozoa* 1858 S. 50. Taf. 3 Fig. 4.

den oben berührten Fragen in Zusammenhang stehen, vorzulegen und verweise bezüglich der ausführlichen Darlegung auf eine später erscheinende Monographie der Siphonophoren. Ich schildere zunächst die cyklische Entwicklung der Monophyiden und werde daran anknüpfend die Entwicklungsvorgänge am Anfange des Stammes der Diphyiden erörtern, um die gewonnenen Ergebnisse zu einer Charakteristik der beiden Familien zu verwerthen. Zum Schlusse sollen dann noch einige Bemerkungen über die Geschlechtsverhältnisse der Diphyiden angefügt werden.

1. Die cyklische Entwicklung der Monophyiden.

Durch HUXLEY (a. a. O.), PAGENSTECHER¹ und CLAUS (a. a. O.) wurden wir auf kleine Siphonophorenstöckchen aufmerksam gemacht, die auf den ersten Blick Medusen zu gleichen scheinen, bei genauerer Betrachtung jedoch einen seitlich anhängenden Stamm mit Knospengruppen erkennen lassen. HUXLEY nannte diese zierlichen Colonien *Sphaeronectes Köllikeri*, während CLAUS mit Rücksicht auf die stets nur in der Einzahl vorhandene Schwimmlocke die Bezeichnung *Monophyes* wählte. Da der letztere Gattungsname sich allmählich eingebürgert hat, insofern er zutreffend die Charaktere der Gattung und Familie den Diphyiden gegenüber zum Ausdruck bringt, so werde ich an dieser Bezeichnung festhalten. CLAUS unterschied zwei im Mittelmeer vorkommende Arten, nämlich *Monophyes gracilis* (vielleicht identisch mit *Sphaeronectes Köllikeri* HUXL.) mit tiefer Trichterhöhlung zur Aufnahme des Stammes und *M. irregularis* mit kurzer und abgeflachter Höhlung. Er wies weiterhin nach, dass die von WILL² und GEGENBAUR³ geschilderten Diplophysen (*Ersaea truncata* WILL) die geschlechtsreifen, vom Stamme sich loslösenden Eudoxiengruppen der Monophyiden repräsentiren. Bezüglich des Baues dieser einfachen Monophyiden verweise ich auf Fig. 1, welche *Monophyes gracilis* mit dem Anfangstheil des Stammes repräsentirt und auf die eingehende Darstellung von CLAUS. Die beiden Arten erscheinen im Golfe von Neapel vom Herbst an bis zum Frühjahr ziemlich häufig; mit Beginn der heissen Jahreszeit werden sie seltener und verschwinden schliesslich, bis sie im Laufe des September und October wieder auftauchen. In den Gläsern halten sie sich lange Zeit (2—3 Wochen), falls man sie öfters in frisches Seewasser ver-

¹ Eine neue Entwicklungsweise bei Siphonophoren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 19 S. 244.

² Horae Tergestinae, S. 82 Taf. 2 Fig. 18.

³ Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 5 S. 291 Taf. 16 Fig. 3.

setzt. Leicht lässt sich dann constatiren, dass ihre Anhangsgruppen zu den Diplophysen sich entwickeln. Claus bemerkte an dem Stamme nur sehr unvollkommen entwickelte Individuengruppen und glaubt, dass dieselben am Stocke keine hohe Differenzirung und vollständige Ausbildung zu den Diplophysen erhalten. Bei seinem Schlusse, dass die *Diplophysa inermis* GGBR. als die zu *Monophyes gracilis* gehörige Eudoxie zu betrachten sei, liess er sich daher mit Recht durch die Identität der Nesselknöpfe bestimmen. Züchtet man jedoch die Monophyiden oder wendet man schonende Methoden des pelagischen Fanges an, so kann man am Ende des Stammes beider Arten vollkommen ausgebildete, mit fast reifen Geschlechtsproducten versehene Diplophysengruppen wahrnehmen. Durch diese Beobachtungen wird es in hohem Grade unwahrscheinlich, dass die *Monophyes*-Arten Larvenformen höher stehender Calyphoriden repräsentiren möchten, wie dies Claus neuerdings wenigstens für *M. irregularis* vermuthet. Da jedoch immerhin die Existenz geschlechtsreifer Larvenformen speciell bei den Cölanteraten neuerdings nachgewiesen wurde, so kann ein stricter Beweis für die selbständige Stellung der Monophyiden nur dann erbracht werden, wenn bewiesen wird, dass ihre Schwimmglocken persistiren und nicht durch heteromorphe Reserveglocken verdrängt werden. Ich habe daher zunächst den Anfangstheil des Stammes an zahlreichen Exemplaren einer sorgfältigen Prüfung unterzogen, ohne indessen bei beiden Arten eine Knospe für die Reserveglocke entdecken zu können. Fig. 2 stellt den Anfangstheil des Stammes von *Monophyes gracilis* dar. Man bemerkt an der Einmündung des Stammes in den Saftbehälter (*o*) und in das zur Subumbrella der Genitalglocke herabsteigende Gefäss (*s*) zahlreiche Knospengruppen, von denen indessen keine die frühzeitig sich charakterisirende Form einer Schwimmglockenanlage erkennen lässt. Vielmehr bilden die einseitig am Stamme angeordneten halbkugeligen Knospen sich zu der Anlage für den Magenschlauch (*m*), Fangfäden (*f*) und die ursprünglich gemeinsame Auftreibung für Deckstück und Genitalglocke (*g*) aus. Claus hat bereits darauf aufmerksam gemacht, dass an den Knospengruppen der *Monophyes gracilis* Magenpolyp mit Fangfaden durch einen stieförmig sich verlängernden Abschnitt (*st*) von der Anlage für Deckstück und Genitalglocke getrennt werden, während bei *M. irregularis* dieser Magenstiel so stark verkürzt erscheint, dass die letztgenannten Knospenanlagen unmittelbar dem Magenpolypen und dem Fangfaden anliegen. Auf diese Eigenthümlichkeit werden wir bei den späteren Darlegungen noch besonders aufmerksam zu machen haben.

Da also weder bei *Monophyes gracilis*, noch bei *M. irregularis* die Schwimmglocken abgestossen und durch Reserveglocken verdrängt

werden, so können sie auch keine Larvenformen repräsentiren, sondern sie sind als selbständige Arten zu betrachten, deren medusenförmig gewölbte Schwimglocken definitive Glocken vorstellen.

Es entsteht nun die weitere Frage, ob diese definitiven Glocken primäre oder secundäre repräsentiren, d. h. ob die am Embryo sich ausbildende Schwimglockenanlage persistirt oder ob sie abgestossen wird, nachdem eine heteromorphe Glockenanlage geknospt wurde. Ich versuchte zunächst die Embryonalentwicklung der beiden Monophyiden zu studiren, allein leider ohne Erfolg. Die Diplophysen werden zwar stets mit der Anlage von Eiern resp. Sperma im Genitalklöppel angetroffen, allein es gelang mir nicht, gleichzeitig ein Diplophysa-Weibchen mit befruchtungsfähigen Eiern und ein Männchen mit sich bewegenden Spermatozoen zu erhalten und eine künstliche Befruchtung vorzunehmen. Bei der stürmischen Frühjahrswitterung konnte ich mir zudem nur spärliches Material verschaffen. Um nun trotzdem zu einem Entscheid zu gelangen, so begann ich, den pelagischen Auftrieb nach Jugendstadien der Monophyiden zu durchmustern. Es gelang zwar, sehr junge Exemplare von *M. gracilis* und *irregularis* mit kurzem Stamme und noch unvollkommen entwickelten Knospengruppen aufzufinden, allein die Schwimglocken liessen trotz ihrer geringen Grösse (sie maassen 1—1.5^{mm}) und der bei *M. gracilis* noch kurzen trichterförmigen Höhlung doch schon die charakteristische Gestalt der ausgebildeten Glocke erkennen. Die Kleinheit der Schwimglocken schloss immerhin die Möglichkeit nicht aus, dass ihnen nach Analogie der Entwicklung von *Muggiaea* eine heteromorphe Glocke vorausgehen möchte, und so begann ich schliesslich, die im pelagischen Auftrieb massenhaft sich umhertreibenden isolirten Glocken von Siphonophoren zu durchmustern und ihre Zugehörigkeit zu bekannten Arten zu bestimmen. Da, wie ich früherhin nachwies, die Schwimglocken von Eudoxien einem ständigen Wechsel unterworfen sind und in kurzer Zeit durch einen Nachschub von Reserveglocken ersetzt werden, da weiterhin, wie ich noch ausführlicher darlegen werde, analoge Vorgänge am Stammanfang der Diphyiden sich abspielen, so darf es nicht befremden, wenn eine Fülle von Glocken, die theils mit Geschlechtsproducten erfüllt sind, theils dieselben entleert haben, theils überhaupt keinen Magenstiel besitzen, im pelagischen Auftrieb gefunden werden. Dazu kommt, dass bei stürmischem Wetter oder bei wenig schonenden Fangmethoden die zarten Colonien leicht verstümmelt werden und aller Schwimglocken baar zur Beobachtung gelangen. Unter solchen Umständen ist es eine mühselige und zeitraubende Arbeit, sich genaue Rechenschaft über die Natur der vorliegenden isolirten Glocken zu geben.

Unter diesen isolirten Schwimmglocken fielen mir nun zwei Formen auf, deren bisher trotz ihrer abweichenden Gestalt in der Literatur keine Erwähnung gethan wird. Sie nahmen um so mehr mein Interesse in Anspruch, als ihr Auftreten in einem gewissen Connex mit dem Erscheinen der Monophyiden stand. Gelangten letztere in grösserer Zahl zur Beobachtung, so konnte ich auch sicher darauf rechnen, dass die in Frage stehenden Schwimmglocken gleichzeitig aufzufinden waren. Damit stimmt es auch, dass ich im Herbste 1882 trotz wochenlangen Durchsuchens des Auftriebes nur einmal eine dieser Glocken (Mitte October) auffand und zwar zu einer Zeit, wo auch die ersten Monophyiden zur Beobachtung gelangten.

Die eine der in Rede stehenden Glocken (Fig. 3) erinnert in ihrem Habitus an die obere Diphyiden- resp. an die *Muggiæa*-Glocke. Allerdings ist die fünfkantige Gestalt der Exumbrella kaum angedeutet und fehlt auch ein seitlicher trichterförmiger Raum zur Aufnahme des Stammes resp. einer zweiten unteren Glocke. Dagegen besitzt sie, wie die genannten Arten, einen seitlichen Ölbehälter, dessen unterer Abschnitt gefässartig verengt erscheint, während das obere Ende aufgetrieben ist und den charakteristischen Öltropfen birgt. Auch die tiefe Höhlung der mit den bekannten quergestreiften Epithelmuskelzellen ausgekleideten Subumbrella und der Gefässverlauf auf letzterer harmonirt mit demjenigen der Diphyiden. Von dem Ende des Ölbehälters streicht nämlich in fast rechtem Winkel ein Gefäss zur Subumbrella, um sich hier in die vier Gefässe zu theilen. Das eine verläuft in der Medianlinie bis zur Kuppe des Schwimmsackes, um dann abzusteigen und in den Ringcanal einzumünden, während zwei seitliche Gefässe in bogenförmigem Verlauf auf- und absteigen; der vierte kurze Ast verbindet den Ringcanal und die Theilungsstelle der genannten drei Gefässe. Ein contractiles Velum ist vorhanden. Die Glocke erreicht eine Länge von 5—6^{mm}; sie wird also eben so gross wie die Schwimmglocken der Monophyiden. In welcher Beziehung zu den bisher bekannten Siphonophoren steht nun diese Glocke? Repräsentirt sie die Schwimmglocke einer neuen Monophyide oder gehört sie in den Entwicklungs-cyclus einer bekannten Art? Lange Zeit hindurch beobachtete ich lediglich isolirte Glocken, bis es mir endlich bei Anwendung schonender Fangmethoden gelang, einige derselben zu erhalten, die ein im Vergleich zu der grossen Glocke winzig zu nennendes und mit blosem Auge leicht zu übersehendes Siphonophorenstämmchen an der Basis des Ölbehälters festgeheftet zeigten. Die mikroskopische Prüfung dieses Stämmchens lehrte nun, dass in allen Fällen am Anfangstheil des Stammes eine Reserveglocke vorhanden ist und dass weiterhin die Knospengruppen am Stamme identisch sind

mit den entsprechenden Gruppen von *Monophyes irregularis*. In Fig. 4 bilde ich das längste Stämmchen ab, welches zur Beobachtung gelangte. Die Reserveglocke ist kugelig und lässt deutlich vier Gefässe erkennen, welche nicht genau am oberen Pole der Anlage, sondern etwas seitlich entspringen, um in ziemlich geradem Verlaufe in den Ringcanal einzumünden. Darunter trifft man eine Anzahl von halbkugeligen Knospen, deren jede späterhin durch Verlängerung und seitliche Ausbuchtungen einer *Diplophysa*-Gruppe, bestehend aus Magenpolyp (*m*), Fangfaden (*f*), Deckstück (*d*) und Genitalglocke (*g*) den Ursprung verleiht. Um die bedeutungsvolle Identität der Knospengruppen zu erweisen, so untersuchte ich genauer den Anfangstheil des Stammes zahlreicher Exemplare von *Monophyes irregularis* im erwachsenen und jugendlichen Zustande. Bei letzteren trifft man oft eine geringere Zahl von Knospen an, als ich sie in Fig. 4 von dem längsten zur Beobachtung gelangten Stämmchen darstelle. Dagegen hat die Schwimglocke sich ansehnlich entwickelt — ein Umstand, der nicht überraschen kann, da, wie ich von den Reserveglocken der Diphyiden darlegen werde, ein halber Tag genügt, um die kugelige Anlage zu der activ sich bewegenden Glocke auszubilden. Immerhin tritt die Identität der Stammanhänge so frappant hervor, dass die Fig. 6 auch ebenso wohl für den Stamm eines jungen *Monophyes irregularis* gelten könnte. Dass wir es nicht mit dem Stamme von *M. gracilis* zu thun haben, lehrt auf den ersten Blick die Stellung der Knospen für Deckstück und Genitalglocke, welche dem Magenschlauche und Fangfaden direct anliegen. Wie jugendliche Gruppen zeigen, so stehen die vier Knospen von oben gesehen sich diagonal gegenüber. Mehrfach fiel es mir auf, dass an den mit der oben geschilderten Glocke noch zusammenhängenden Stämmchen zwischen wohlentwickelten Knospengruppen solche sich einschieben, die lediglich die Anlage für Deckstück und Genitalglocke (Fig. 4 *a* und *b*) enthalten. Bei dem Durchmustern der Stammanhänge ausgebildeter Monophyiden trifft man denn auch sowohl bei *M. irregularis* wie bei *M. gracilis* dieselben unvollkommenen Anlagen gelegentlich an. An dem Stamme der Diphyiden sind mir nie solche unvollständige Endoxiengruppen aufgefallen. So leicht nun auch die ausgebildeten Monophyiden sich längere Zeit züchten lassen, so hinfällig sind ihre primären heteromorphen Glocken. Ich konnte die letzteren kaum länger als einen Tag am Leben erhalten und musste zu meinem Leidwesen darauf verzichten, die Reserveglocke bis zur ihrer definitiven Ausbildung im Zusammenhang mit der primären Glocke zu erhalten. Schon eine stärkere Contraction der Subumbrella genügte, um das zarte Stämmchen mit der Glockenknospe zum Abfall zu bringen. Wenn es mir nun auch einst-

weilen noch nicht gelang, die Embryonalentwicklung von *Monophyes irregularis* zu verfolgen und den Nachweis zu führen, dass die Schwimmglockenanlage des Keimes sich zu einer diphyidenähnlichen primären Glocke entwickelt, so glaube ich doch mit Rücksicht auf den von mir früher geschilderten Entwicklungsgang der *Muggiaca* mit genügenden Gründen die Auffassung vertreten zu können, dass aus den befruchteten Eiern der von *Monophyes irregularis* abstammenden Diplophysen eine diphyidenähnliche, schwach fünfkantige, mit seitlichem Ölbehälter ausgestattete und eine ansehnliche Grösse erreichende Schwimmglocke neben Magenschlauch und Fangfaden entsteht, die nach Verlängerung des relativ klein bleibenden Stammes durch die definitive heteromorphe nützenförmige Schwimmglocke zum Abstossen gebracht wird.

Die cyklische Entwicklung niederer Thiere und speciell auch der Siphonophoren zeigt eine solche Fülle überraschender Erscheinungen, dass es nicht frapiren kann, wenn ich dem Entwicklungsceylus der zweiten grösseren *Monophyes*-Art, nämlich *M. gracilis*, eine Schwimmglocke zurechne, die nicht nur eine höchst originelle Gestalt besitzt, sondern von der definitiven Glocke in jeder Hinsicht so auffällig abweicht, dass man sich schwerlich grössere Differenzen in der Configuration zweier, demselben Thiere zugehöriger Schwimmglocken vorstellen möchte. In Fig. 5 bilde ich jene zweite Glocke ab, deren Erscheinen in einem gewissen Connex mit dem Auftreten der Monophyiden stand. Sie ist um wenig grösser als die vorhin geschilderte primäre Glocke von *M. irregularis* und weist wie jene einen tiefen Schwimmsack von ansehnlicher Grösse und ein wohl ausgebildetes Velum auf. Die Exumbrella ist deutlich fünfkantig und vor Allem dadurch ausgezeichnet, dass zwei Kanten zu weiten Flügeln sich ausziehen. Sehr charakteristisch ist der völlige Mangel eines Ölbehälters und der eigenthümliche Verlauf der Gefässe. Mitten zwischen den zwei Flügeln der Exumbrella steigt nämlich ein Gefäss zu der Kuppe der Subumbrella herab, um sich dort in vier Radiärgefässe zu theilen, welche in aus der Abbildung ersichtlicher Weise zum Velarrand verlaufen und in einen Ringcanal einmünden. Noch eigenthümlicher gestaltet sich die Insertion des winzigen Siphonophorenstämmchens, das ich nach längerem vergeblichem Suchen bei einigen Exemplaren zu beobachten vermochte. Es heftet sich nämlich hoch über der Kuppe der Subumbrella zwischen den beiden Flügeln am Anfangstheil des zum Schwimmsack absteigenden Gefässes an. Was den Bau dieses Stämmchens anbelangt, so beobachten wir auch hier eine Reserveglocke und Knospengruppen, die den entsprechenden Gruppen am Anfangstheile des Stammes von

Monophyes gracilis durchaus ähneln. Das Stämmchen weist eine sehr exponirte Fixirung auf, insofern es ja bei der Contraction des Schwimmsackes dem Widerstand des Wassers direct ausgesetzt ist. So mag es sich denn erklären, dass es einerseits leicht sich löst und dass andererseits nur sehr kleine Stämmchen zur Beobachtung gelangten, deren Knospengruppen noch wenig entwickelt waren. Fig. 6 stellt das längste von mir aufgefundene Stämmchen dar, an dessen Basis unterhalb der Reserveglocke zahlreiche halbkugelige Knospen auftreten. Leider waren jedoch die beiden letzten Gruppen, welche den sichersten Entscheid über die Zugehörigkeit zu *M. gracilis* abgegeben hätten, unvollständig entwickelt, insofern auch hier lediglich die gemeinschaftliche Knospe für Genitalglocke und Deckstück auftrat: ein Verhalten, das wir ja früherhin als Eigenthümlichkeit der Monophyiden hervorhoben. Wenn es mir auch nicht möglich ist, mit derselben Entschiedenheit wie bei *M. irregularis* die Zugehörigkeit des Stämmchens zu *M. gracilis* zu statuiren, so ist es indessen andererseits nicht leicht abzusehen, zu welcher der bekannten Diphyiden (denn nur um diese könnte es sich noch handeln) dasselbe gehören möge. Soweit mir Diphyiden zugänglich waren, habe ich den Anfangstheil des Stammes untersucht und an demselben Verhältnisse constatiren können, die, wie ich gleich darlegen werde, den Monophyiden fremd sind. Erstere wiesen auch übereinstimmend eine viel raschere Entwicklung der vier zusammengehörigen Eudoxiengruppen auf (siehe Fig. 8), als sie bei den Monophyiden mit ihren zahlreichen noch längere Zeit hindurch die halbkugelige Form wahren Anlagen beobachtet wird. Da auch aus der Gestalt der Schwimmglockenanlage, bevor dieselbe die Umbrellargallerte ausgeschieden hat, ein völlig sicherer Schluss nicht zu ziehen ist (in Fig. 7 bilde ich die grösste Reserveglocke eines Stämmchens ab, die von mir gerade am Tage meiner Abreise, Ende April, nur flüchtig skizzirt werden konnte), so möchte ich mich vorsichtiger ausdrücken und mit Rücksicht auf das gleichzeitige Auftreten, auf die fast identische Ausbildung der noch wenig differenzirten Knospen nach Analogie des Entwicklungsganges von *Muggiaea* und *Monophyes irregularis* es als höchst wahrscheinlich hinstellen, dass auch *Monophyes gracilis* eine primäre heteromorphe, fünfkantige, mit zwei seitlichen Flügeln ausgestattete, eines Ölbehälters entbehrende Schwimmglocke aufweist, an welcher der winzige mit der definitiven Glockenanlage ausgestattete Stamm hoch oberhalb des Schwimmsackes sich inserirt.

Fassen wir nun zum Schlusse die gewonnenen Ergebnisse in Kürze zusammen, so können wir behaupten, dass sämtliche Mono-

phyiden, nämlich *Muggiara Kochii*, *Monophyes irregularis* und *Monophyes gracilis* selbständige Arten repräsentiren, deren primäre Schwimmglocken abgestossen und durch definitive, stets nur in der Einzahl vorhandene heteromorphe Glocken ersetzt werden. Meine frühere Auffassung, dass *Muggiara* eine Monophyide repräsentirt, muss ich gegenüber der irrigen Ansicht von CLAUS, der sie für eine Diphyide erklärt, durchaus für gerechtfertigt erklären. Ob wir nun die primären Glocken für Ammen erklären, welche den Stamm mit der Reserveglocke knospen oder ob wir sie für Larvenformen halten wollen, das kann dem individuellen Ermessen überlassen bleiben. Wer auf die präponderirende Entwicklung einer ansehnlichen Glocke das Hauptgewicht legt, der wird sich der ersteren Auffassung zuneigen; wer dagegen, wie CLAUS richtig hervorhebt, den Wechsel heteromorpher Deckschuppen und Fangfäden bei Siphonophoren als analoge Erscheinungen anzieht, der wird sich für die letztere Ansicht entscheiden.

II. Über das Verhältniss der Monophyiden zu den Diphyiden und Polyphyiden.

Durch den Nachweis, dass bei den Monophyiden der definitiven Glocke eine heteromorph gestaltete Schwimmglocke vorausgeht, welche abgestossen wird, ist ein solches Verhalten für die gesamten Calycophoriden in hohem Grade wahrscheinlich geworden. Ich habe bereits früherhin darauf aufmerksam gemacht, dass die durch GEGENBAUR und METSCHNIKOFF beschriebenen larvalen Glocken von *Diphyes* und *Epibulia aurantiaca* nicht, wie man bisher annahm, die obere Schwimmglocke bilden dürften, sondern dass sie heteromorphe primäre Glocken darstellen, die abgestossen werden. Allerdings muss dies Verhältniss erst noch thatsächlich nachgewiesen werden. Der Unterschied zwischen Monophyiden und Diphyiden würde dann einfach darin bestehen, dass bei den ersteren mit der Bildung der einen definitiven Glocke, welche der oberen definitiven Diphyidenglocke entspricht, überhaupt die Production von Schwimmglocken ihren Abschluss findet, während bei den Diphyiden noch eine zweite definitive Glocke sich anlegt. Die Zahl der definitiven Schwimmglocken würde somit zur Charakteristik der drei Calycophoridenfamilien in erster Linie zu berücksichtigen sein — und das mit um so mehr Recht, als die Form der Glocken nicht nur bei nahe verwandten Arten, sondern auch im Entwicklungszyclus einer und derselben Art auffällige Differenzen erkennen lässt. Bei genauerer Untersuchung des Stammes der Diphyiden stiess ich indessen auf Verhältnisse, welche einerseits die Differenzen

zwischen ihnen und den Monophyiden noch schärfer zum Ausdruck bringen, andererseits die Beziehungen zwischen Polyphyiden und Diphyiden als sehr innige erscheinen lassen. Auf die hier zu schildernden Vorgänge sind schon ältere Forscher gelegentlich aufmerksam geworden, ohne dass indessen ihre allgemeine Gültigkeit für die gesammten Diphyiden und die Verhältnisse im Speciellen nachgewiesen wurden.

LEUCKART¹ und GEGENBAUR² machten bereits darauf aufmerksam, dass gelegentlich Diphyiden zur Beobachtung gelangen, die drei, ja sogar vier ausgebildete Schwimmglocken besitzen. LEUCKART constatirte bei *Epibulia aurantiaca* sogar constant 2—3 Schwimmglockenknospen, die er mit vollem Recht als Ersatzglocken deutet, welche gelegentlich noch bei Anwesenheit der Hauptschwimmglocken ihre weitere Entwicklung beginnen. Leider scheinen diese interessanten Angaben wenig beachtet worden zu sein; wenigstens beschreibt KOROTNEFF³ neuerdings dasselbe Verhalten bei *Epibulia*, ohne die Angaben der genannten Forscher zu kennen. Ich selbst beobachtete gelegentlich sowohl bei *Praya* (bei der LEUCKART ebenfalls auf Ersatzglocken aufmerksam macht) als auch bei *Epibulia* Individuen mit vermehrter Glockenzahl und begann diese Erscheinungen am Anfange des Stammes der Diphyiden bei allen mir zugänglichen Arten genau zu verfolgen. Das Resultat ist für alle untersuchten Arten von Diphyiden das gleiche und lässt sich kurz dahin zusammenfassen: Die beiden Schwimmglocken der Diphyiden unterliegen einem beständigen Ersatz durch Reserveschwimmglocken von gleicher Gestalt. Um an einigen speciellen Beispielen das genannte Verhalten darzulegen, so bilde ich zunächst in Fig. 8 den Anfangstheil des Stammes von *Diphyes turgida* GEGENB. nach Entfernen der beiden ausgebildeten Schwimmglocken ab. Man gewahrt zunächst eine fast völlig ausgebildete Knospe (I) für die obere Schwimmglocke am Anfang des Stammes, die ausser dem charakteristischen Gefässverlauf die Anlage für den Ölbehälter (s) erkennen lässt. Unter ihr inserirt sich die Reserveknospe für die untere Glocke (II), oberhalb deren eine noch wenig differenzirte Knospe (III) wahrzunehmen ist, welche späterhin die Knospe I verdrängen und sich zur oberen Glocke entwickeln wird.

Ein besonders geeignetes Object zum Studium des Schwimmglockenwechsels gibt *Praya maxima* ab. Sie lässt sich nämlich lange

¹ Zoolog. Untersuchungen 1853. I. Heft, Siphonophoren S. 10 und: Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. Arch. f. Naturgesch. 1854. S. 35 und 44.

² Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 5. S. 316.

³ Zur Histologie der Siphonophoren, Mitth. d. Zool. Station Neapel. Bd. 5. 1884. S. 279.

Zeit in Gefässen am Leben erhalten und zeigt dabei sehr hübsch das Abstossen der grossen Glocken und das allmähliche Heranwachsen der Reserveglocken. Sobald die Reserveglocken, deren man an kleineren Exemplaren drei bis vier zwischen den ausgebildeten Glocken wahrnimmt, die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen haben, sind sie von origineller in Fig. 9 dargestellter Form. Sie sitzen nämlich dem Anfangstheil des Stammes (*st.*) mittelst eines langen Anhanges auf, der im Querschnitt nicht drehrund erscheint, sondern gegen die Einmündung des Stammes zu seitlich comprimirt ist. Neben dem Schwimmsack ist eine leichte Ausbuchtung (*u. s.*) der stielförmigen Verlängerung angedeutet, deren spätere Configuration wir gleich erwähnen werden. Der Gefässverlauf auf dem Schwimmsack, insbesondere die bogenförmigen Krümmungen der seitlichen Gefässe stimmt bereits mit dem definitiven Verhalten überein. Bei warmem Wetter und günstiger Ernährung nimmt die Knospe innerhalb einer einzigen Nacht den in Fig. 10 dargestellten Habitus an. Zwischen Ekto- und Entoderm werden ansehnliche Mengen von Gallerte ausgeschieden und es zieht sich in Form zweier Flügel (*fl*) die Exumbrella über den Stammtheil weg. Der stielförmige Anhang der jungen Knospe (*o. s.*) bildet sich, zu dem die Gallerte durchziehenden Gefäss aus, während die vorhin erwähnte Ausbuchtung sich zu dem unteren neben dem Schwimmsack verlaufenden Divertikel (*u. s.*) differenzirt. Es liegt auf der Hand, dass wir die beiden in Rede stehenden Gefässschenkel als Homologon des Saftbehälters auffassen dürfen. Von den Enden der beiden Schenkel verstreichen kräftige ektodermale Muskelfasern, zu zwei dreieckigen Platten angeordnet (*mu*), gegen den Anfangstheil des Stammes. Die ganze Schwimmglockenanlage ähnelt so sehr der ausgebildeten Glocke, dass es nicht schwer fällt, in ihr die der unteren Diphyidenglocke homologe Glocke zu erkennen, während die der oberen Glocke entsprechende Knospe (II) in dem vorliegenden Falle noch wenig entwickelt ist. Ein Exemplar der *Praya maxima*, das ich länger als eine Woche am Leben erhielt, stiess während dieser Zeit nach einander beide Schwimmglocken ab und ersetzte sie durch Reserveglocken, welche nach Ablauf mehrerer Tage nahezu die Grösse der früheren erreicht hatten. Am Anfangstheil des Stammes zeigte sie wiederum drei Reserveglockenanlagen: ein Beweis dafür, dass dieser Wechsel von Glocken ziemlich rasch sich abspielt. Die abgestossenen Glocken treiben sich noch längere Zeit im Wasser umher, ehe sie zerfallen.

Die beiden hier angeführten Beispiele mögen genügen, um die bei allen übrigen untersuchten Diphyidengattungen in analoger Weise sich abspielenden Vorgänge zu illustriren. Wir entnehmen aus den-

selben nun die Thatsache, dass die Unterschiede zwischen Monophyiden und Diphyiden noch schärfer sich präcisiren lassen, insofern nämlich bei ersteren mit der Bildung der einen definitiven Glocke überhaupt kein weiterer Glockenwechsel auftritt, sondern ihre heteromorphe definitive Glocke der zuerst gebildeten heteromorphen oberen Glocke der Diphyiden homolog ist. Da es sich empfehlen wird, überhaupt bei den Calycophoriden zwischen primärer Glocke und heteromorphen secundären zu unterscheiden, so können wir das Verhältniss auch präcis folgendermaassen formuliren: Bei den Monophyiden repräsentirt die einzige secundäre heteromorphe Glocke eine definitive, bei den Diphyiden unterliegen die zwei secundären heteromorphen Glocken einem ständigen Ersatz durch Glocken von identischer Form. Denken wir uns nun andererseits, dass die secundären Glocken der Diphyiden nicht abgestossen werden, sondern neben dem Nachschub jüngerer Glocken am Stamme zweizeilig sich gruppiren und identische Form annehmen (wie ja schon bei *Praya* die obere und untere Glocke sich auffällig ähneln), so erhalten wir die Vertreter der Polyphyiden, nämlich *Hippopodius* und *Vogtia*.

III. Über die Eudoxiengruppen der Diphyiden und deren Geschlechtsverhältnisse.

Bekanntlich bestehen die von dem Stamme der Monophyiden und Diphyiden sich loslösenden, als Eudoxien resp. Diplophysen bezeichneten Anhangsgruppen aus einem Magenschlauche mit dem Fangfaden, aus einer Deckschuppe und der Genitalschwimmglocke. Sie treiben sich, wie dies LEUCKART zuerst klar erkannte, lange Zeit nach ihrer Loslösung von dem Stocke umher und vermögen sich selbständig zu ernähren und fortzupflanzen, da ihnen ja alle Attribute einer kleinen Colonie zukommen. Wie ich schon früherhin nachwies, so werden die Genitalglocken nach Entleerung ihrer Geschlechtsproducte durch Reserveglocken ersetzt, so dass hier ein ähnlicher Wechsel der medusenförmigen Schwimmglocken vorliegt, wie ich dessen soeben von den Diphyidenschwimmglocken Erwähnung that. In den früher von mir angezogenen Fällen wechselten die Ersatzglocken nie das Geschlecht — ein Verhalten, das ich auch für die Diplophysen von *Monophyes gracilis* und *irregularis* bestätigen kann. Wenn es nun auch nahe lag, die Eudoxien überhaupt als getrennt geschlechtliche Colonien aufzufassen, so lehrten doch fortgesetzte Beobachtungen, dass eine solche Verallgemeinerung nicht zutreffend ist. In Fig. 11 bilde ich

eine Eudoxiengruppe von *Abyla pentagona* ab, welche klar erkennen lässt, dass die grosse männliche Genitalglocke (*g. sch.*₁) von einer weiblichen Reserveglocke (*g. sch.*₂) verdrängt wird. Für die Geschlechtsverhältnisse der Diphyiden erscheint dieses Verhalten insofern von Interesse, als ja bekanntlich männliche und weibliche Eudoxiengruppen bald monöisch an demselben Stamme knospen (z. B. *Praya*, *Diphyes Sieboldii* KÖLL., *D. turgida* GGBR.), bald diöisch auf verschiedene Stöcke vertheilt sind (*Diphyes acuminata* LEUCK., *Galeolaria aurantiaca* VOGT). Gerade von *Abyla pentagona* geben VOGT¹ und LEUCKART² übereinstimmend an, dass sie eine diöische Colonie repräsentirt, und zwar konnten beide Forscher lediglich männliche Colonien beobachten. Sollte es sich nun herausstellen, dass die Eudoxiengruppen diöischer Colonien nach der Loslösung sowohl männliche als weibliche Genitalglocken produciren, so kann von einer Vertheilung der Geschlechter auf verschiedene Stöcke nur mit gewisser Reserve gesprochen werden. In unserem Falle wäre es z. B. möglich, dass zuerst lediglich männliche Genitalglocken gebildet werden, denen ein Nachschub weiblicher folgt, nachdem die Eudoxien vom Stamme sich loslösten. Weitere Untersuchungen müssen über das Schicksal der von monöischen Colonien abstammenden Eudoxien Aufschluss geben.

Sehr auffällig weichen nach C. VOGT's Entdeckung die Anhangsgruppen der *Praya diphyes* von dem Typus der Eudoxien ab. Sie besitzen nämlich ausser den charakteristischen vier Constituenten: Magenschlauch, Fangfaden, Deckstück und Genitalschwimglocke noch eine »Specialschwimglocke«, d. h. eine medusenförmige Glocke, welcher jede Andeutung eines Magenstieles fehlt. Dagegen treten neben der Specialglocke zahlreiche Genitalglocken von sehr reducirter Form gleichzeitig auf. Freilich wurden die Angaben VOGT's vielfach in Zweifel gezogen und als GEGENBAUR die Geschlechtsverhältnisse der *Praya maxima* klargelegt hatte, glaubte man auch diejenigen der *Praya diphyes* als identisch gebildete in Anspruch nehmen zu müssen. Von besonderem Interesse war mir daher der Fund einer reizenden neuen Diphyide, welche an ihren Eudoxiengruppen genau dieselben Verhältnisse erkennen liess, wie sie VOGT für *Praya diphyes* beschreibt. Erst später wurde ich darauf aufmerksam, dass eine der von mir gefundenen Diphyide offenbar sehr nahe stehende Art durch METSCHNIKOFF in einer wenig bekannten und russisch geschriebenen Arbeit³ als *Praya medusa* geschildert wird. Ich verzichte darauf, an dieser Stelle

¹ Sur les Siphonophores de la mer de Nice. S. 126.

² Zur näheren Kenntniss d. Siphonoph. v. Nizza. S. 25.

³ Beiträge zur Kenntniss der Siphonophoren und Medusen. Verhandlungen der Gesellsch. f. Naturkunde. Moskau. T. VIII 1870. Taf. I.

eine eingehende Schilderung der neuen Form zu geben und erwähne lediglich, dass die beiden Schwimmglocken von fast gleicher Grösse sind und von der Seite gesehen eine keilförmige Gestalt besitzen. Ihr Schwimmsack ist von ansehnlicher Grösse und auf ihm verlaufen die beiden seitlichen Gefässe nicht gerade gestreckt, wie dies FEWKES von einer offenbar mit der *Praya medusa* identischen Diphyide abbildet,¹ sondern in grossen Bogen wie bei *P. maxima*. An beiden von mir aufgefundenen Exemplaren waren drei bereits weit entwickelte Reserveglocken ausgebildet.

Die Anhangsgruppen des Stammes erweisen sich auf ihren frühesten Entwicklungsstadien als aus fünf Knospen zusammengesetzt, welche späterhin zum Magenschlauch mit Fangfaden, Deckschuppe, Genitalglocke und Specialschwimmglocke heranwachsen. Neben der einen Knospe für die Genitalglocke treten frühzeitig vier bis sechs weitere Knospen auf, so dass an der ausgebildeten Eudoxiengruppe, wie dies Fig. 12 darstellt, ein Träubchen von Geschlechtskapseln sich inserirt. Die in Rede stehende Form ist monöisch, wie ihre nächsten Verwandten *Praya diphyes* und *P. medusa*. Männliche und weibliche Geschlechtskapseln kommen indessen nicht neben einander an derselben Eudoxiengruppe vor, sondern letztere sind streng diöisch gebildet. Was nun den Bau der ausgebildeten Eudoxiengruppe anlangt, wie ihn Fig. 12 von einer männlichen Gruppe versinnlicht, so gleicht die Deckschuppe (*d*) insofern der einer *Praya*, als das sonderbar gestaltete, gestreckte und an dem einen verbreiterten Ende mit zwei seitlichen Flügeln ausgestattete Gebilde von sechs blind endigenden Gefässcanälen durchzogen ist. Der Magenschlauch mit dem Fangfaden inserirt sich ziemlich in der Mitte der Schuppe; die Nesselbatterien sind intensiv orange gefärbt. Die Geschlechtsträubchen verhalten sich je nach dem Geschlecht ziemlich abweichend. Was zunächst die männlichen Gemmen ($\sigma^7 g$) anbelangt, so imponirt an ihnen die mächtige Entwicklung des Magenstieles, während andererseits die rudimentäre Ausbildung der Glocke nicht minder auffällig erscheint. Frühzeitig wird nämlich die untere Glockenhälfte in Folge der raschen Entwicklung des Magenstieles nach rückwärts gedrängt, so dass die Kuppe der Exumbrella dem einmündenden Gefässaste sich anschmiegt und nur der untere Umbrellartheil frei zu Tage tritt (Fig. 13). An den weiblichen Gonophoren bleibt hingegen der eine beschränkte Zahl von Eiern (drei bis vier) bergende Genitalklöppel von der Glockenwandung umhüllt. Sowohl männliche als auch weibliche Glocken lassen vier Gefässe, die in einen Ringcanal einmünden, erkennen. Die rudimentäre Aus-

¹ Bullet. Mus. Comp. Zool. Cambridge. Vol. VI. 1880. Taf. III Fig. 2.

bildung der Umbrella mag Veranlassung gegeben haben, dass zur Locomotion der Eudoxiengruppe eine Specialschwimmglocke sich differenzirte. Wie den beiden Hauptschwimmglocken, so fehlt auch den Specialglocken ein Magenstiel. Ihre Exumbrella ist einseitig verbreitert und flügel förmig ausgezogen, so dass das vom Stamme zur Subumbrella verlaufende Gefäss seitlich eintritt. Auf letzterer theilt es sich in vier Radiärkanäle, die indessen nicht von einem Punkt ausstrahlen, sondern zu zwei Paaren angeordnet durch einen bogenförmigen Canal verbunden werden. An sämtlichen Specialglocken sind zwei gemeinsam entspringende Gefässe durch einen intensiv rothen Pigmentleck ausgezeichnet. Das Pigment ist in den Entodermzellen und direct anliegenden Zellen der Gefässlamelle entwickelt. An dem Glockenrande treten, wie dies METSCHNIKOFF auch für *Praya medusa* hervorhebt, winzige rothe Flecken — rudimentären Randkörpern vergleichbar — auf, zwischen denen zahlreiche birnförmige Höcker, vielleicht rudimentären Tentakeln entsprechend, sich inseriren.

Die eben geschilderten Anhangsgruppen weichen von den entsprechenden Gruppen der *Praya maxima* auffällig ab. GEGENBAUR erkannte zuerst die Geschlechtsverhältnisse der letzteren und wies nach, dass sie nicht nur monäisch ist, sondern auch, dass ihre Anhangsgruppen durchaus nach dem Typus der übrigen Diphyiden gebaut sind. Allerdings sind völlig geschlechtsreife Exemplare der *P. maxima* noch nicht beobachtet worden und ich will daher nicht verfehlen, die mit reifen Geschlechtsproducten erfüllten Genitalglocken unter schwacher Vergrösserung in Fig. 14 und 15 abzubilden. Das Ovarium, wie wir wohl kurz den mit Eiern erfüllten Genitalklöppel nennen dürfen, erfüllt nicht völlig den Subumbrellarraum, während der Hoden eine so enorme Entwicklung zeigt, dass er noch zu einem Drittel aus der Umbrella hervorragt. Nur die grössten Exemplare der *P. maxima* scheinen geschlechtsreif zu werden — wenigstens stammen die abgebildeten Genitalglocken von einem mächtigen Thiere, das mehr dem hundert Gruppen am Stamme aufwies. Keines der kleineren Exemplare, von denen zahlreiche zur Beobachtung gelangten, liess dagegen völlig reife Geschlechtsproducte erkennen. Als charakteristisch für *Praya maxima* möchte ich noch betonen, dass fast sämtliche Anhangsgruppen gleichzeitig die Geschlechtsproducte heranreifen lassen — ein Verhalten, welches nicht dafür spricht, dass successive die Eudoxiengruppen vom Stamme sich loslösen und eine freie Existenz führen. Unter dem Gattungsnamen *Praya* sind demgemäss bis jetzt zwei Categorien von Diphyiden zusammengefasst worden, deren eine, durch *P. maxima* repräsentirt, Anhangsgruppen aufweisen, welche die gewohnten vier Constituenten einer Eudoxiengruppe besitzen, während

die anderen Categorien, nämlich *P. diphyes*, *P. medusa* und die von mir geschilderte neue Form nicht nur eine bemerkenswerthe Vermehrung der mit rudimentärer Umbrella ausgestatteten Gonophoren erkennen lässt, sondern auch durch den Besitz von Specialschwimmglocken unter den gesammten Diphyiden ausgezeichnet ist. Ich glaube wohl auf letzteren Charakter besonderen Werth legen zu dürfen und schlage demgemäss vor, die bisher unter dem gemeinsamen Gattungsnamen *Praya* beschriebenen Arten in zwei Gattungen zu vertheilen. Für die eine bisher als *maxima* oder *cymbiformis* beschriebene und von GEGENBAUR eingehend geschilderte Art behalte ich den Gattungsnamen *Praya* bei, während ich jene Diphyiden, welche durch den Besitz von Gonophorenträubchen mit rudimentären Glocken und durch Specialschwimmglocken an den Anhangsgruppen des Stammes ausgezeichnet sind, der neuen Gattung *Lilyopsis* zuweise. Wir kennen bis jetzt drei Arten von *Lilyopsis*, nämlich *L. diphyes* VOGT und KÖLLIKER, *L. medusa* METSCHNIKOFF und *L. rosea*, wie ich die von mir geschilderte Art benennen will.

Tafelerklärung.

Fig. 1. *Monophyes gracilis* Cts. mit dem Anfangstheile des Stammes. Schwache Vergrösserung.

Fig. 2. Anfangstheil des Stammes von *Monophyes gracilis*, *o* Ursprung des Ölbehälters, *s* zur Subumbrella verlaufendes Gefäss, *g* Knospe für die Genitalglocke und Deckschuppe, *f* Fangfaden, *m* Magenschlauch, *st* stiel förmiger Ansatz für Magenschlauch und Fangfaden. $\frac{70}{1}$

Fig. 3. Primäre Glocke von *Monophyes irregularis* mit dem kleinen Stamm. $\frac{15}{1}$

Fig. 4. Stamm der Glocke Fig. 3 bei starker Vergrösserung mit der secundären definitiven Glockenanlage. *m* Magenschlauch, *f* Fangfaden, *d* und *g* Knospen für Deckschuppe und Genitalglocke, *a* und *b* Anhangsgruppen, denen Magenschlauch und Fangfaden fehlen. $\frac{140}{1}$

Fig. 5. Primäre Glocke von *Monophyes gracilis* mit dem kleinen oberhalb der Subumbrella sich inserirenden Stamme. $\frac{15}{1}$

Fig. 6. Der Stamm von Fig. 5 bei starker Vergrößerung. *su* Subumbrella, *g* Radiärgefässe. $\frac{120}{1}$

Fig. 7. Am weitesten entwickelte Knospe für die definitive Glocke.

Fig. 8. Anfangstheil des Stammes von *Diphyes turgida* GEBR. nach Entfernung der beiden Schwimmglocken. *I*, *II* und *III* drei Reserveglocken, *eu* Eudoxiengruppe, *s* Anlage des Ölbehälters, *su* Subumbrella, *st* Stumpf, an dem die beiden grossen Glocken sich inserirten. $\frac{40}{1}$

Fig. 9. Reserveglocke der *Praya maxima*. *st* Anfang des Stammes, *os* Anlage des oberen, *us* des unteren Umbrellargefässes. $\frac{40}{1}$

Fig. 10. Weiter entwickelte Reserveglocke von *Praya maxima* mit der Knospe für eine zweite Glocke (*II*). *fl* flügelförmige Verbreiterungen der Exumbrella, *os* und *us* oberer und unterer Ast des Umbrellargefässes, *mu* Muskelplatten. $\frac{30}{1}$

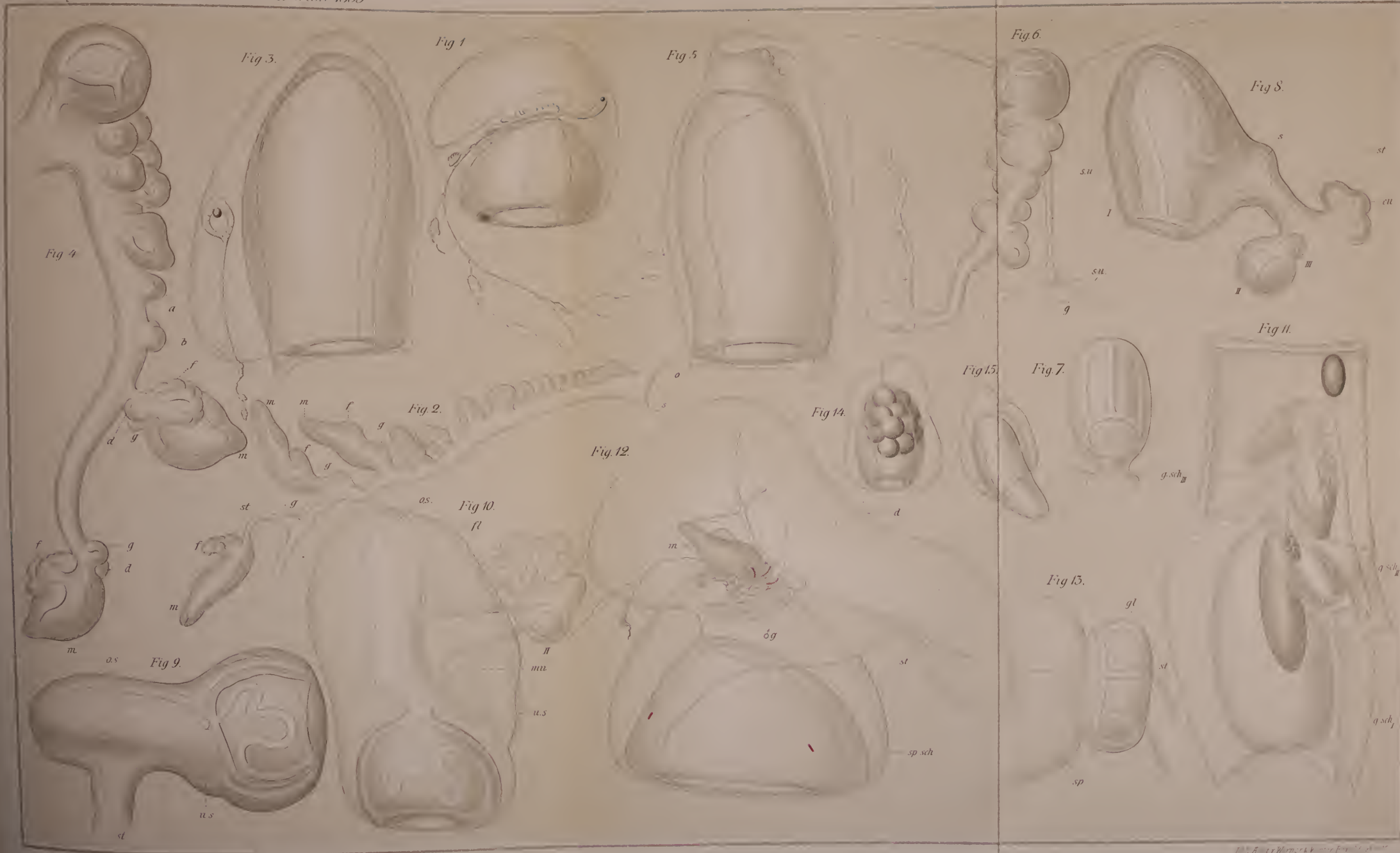
Fig. 11. *Eudoxia cuboides* von *Abyla pentagona* mit männlicher Genitalschwimmglocke (*g sch₁*), welche durch eine weibliche (*g sch₂*) ersetzt wird, *g sch₃* Knospe für eine dritte Genitalglocke. $\frac{15}{1}$

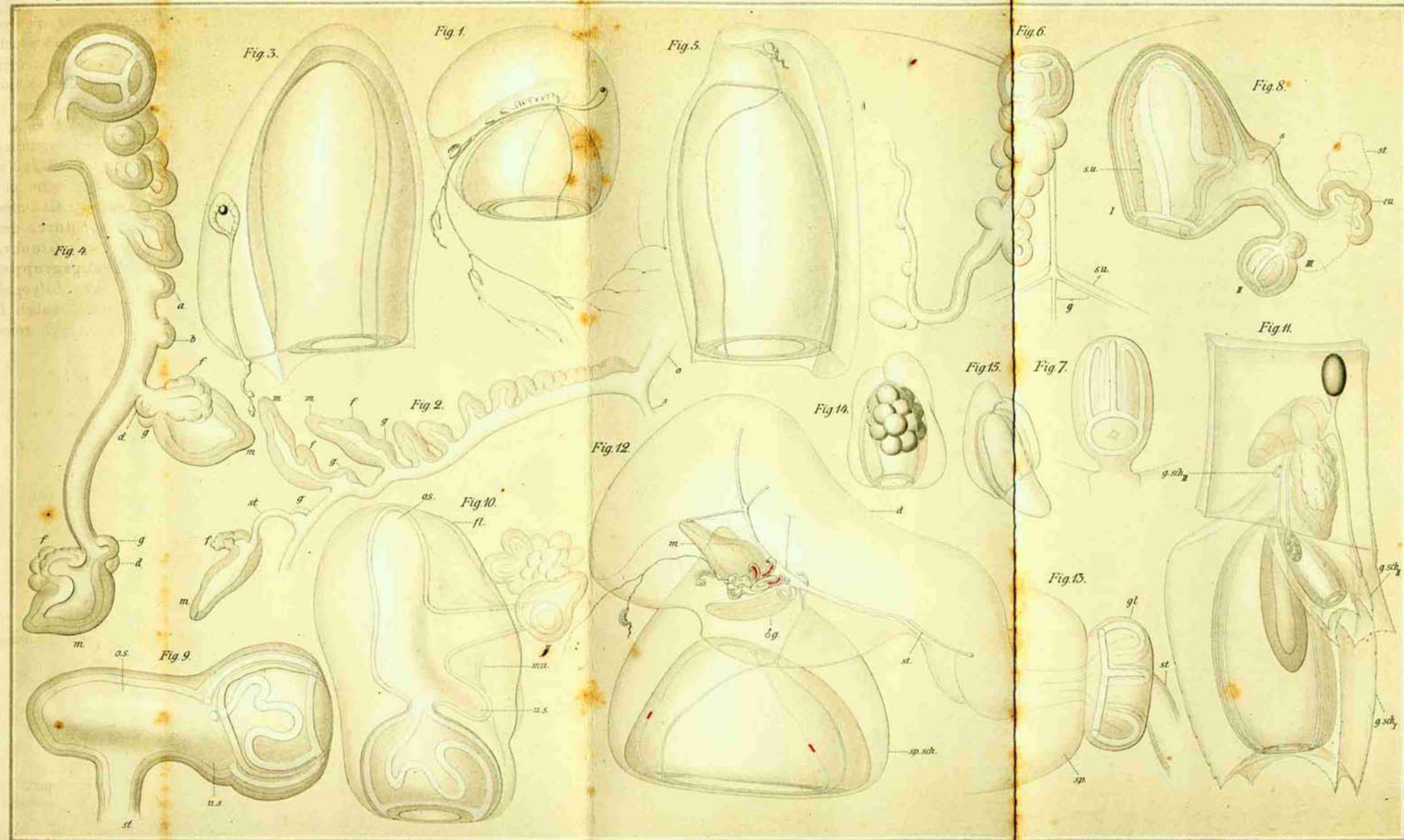
Fig. 12. *Lilyopsis rosea* n. g. und n. sp. Männliche Anhangsgruppe des Stammes, *d* Deckschuppe, *m* Magenschlauch mit Fangfaden, ♂ *g* männliche Gonophoren, *sp. sch.* Specialschwimmglocke, *st* Stelle, wo der Stamm abgerissen ist. $\frac{15}{1}$

Fig. 13. *Lilyopsis rosea*. Anfangstheil einer männlichen Gemme, *st* Stiel, *gl* Glockenmantel mit den Radiärgefässen, *sp* mit Sperma erfüllter Magenschlauch. $\frac{140}{1}$

Fig. 14. *Praya maxima*. Weibliche Genitalschwimmglocke. } Loupen-

Fig. 15. *Praya maxima*. Männliche Genitalschwimmglocke. } vergr.





A rough translation made by transferring the original text into Google Translate, and then making a few corrections to try to make better sense.

Chun (1885)
On the cyclical development of siphonophores.

In an earlier report to the royal Academy of Sciences¹ I sought to prove that the development cycle the Calyphoridae is more complicated than one was so far expected to believe. A small well-distinguished Monophyid with a five-ridged nectophore, which WILL² described as *Diphyes Kochii*, and BUSCH³ as *Muggiaea pyramidalis*, in its earlier development stages possessed a single heteromorph cap-shaped swimming bell, which preceded the definitive bell precedes and after the latter was budded it was dropped. I called this Monophyid *Muggiaea Kochii*, by a combination of the names selected by its discoverers, and I sought to prove further that their eudoxid is identical to WILL'S *Ersaea truncatca* and BUSCH'S *Eudoxia Eschscholtzii*.

From these observations it became very probable that the entire Calyphoridae exhibit a similar alternation of heteromorphic swimming bells and that also they go through a stage characterised by me as *Monophyes primordis*, its cap-shaped swimming bell not changing into the definitive upper bell, but is dropped after the later heteromorphic bells were budded off. If in the development of the Calyphoridae the *Monophyes primordis*-like stage is thus recapitulated, then I called the latter the "stem form" [must be a better word] of the Siphonophorae.

In a critical discussion of my observations CLAUS⁴ considered that he had to argue against my interpretations. That statement forms the starting point of his discussion that *Muggiaea Kochii* is not a Monophyid, but represents a separate Diphyid, so that accordingly *Monophyes primordialis* is not a separate asexual generation, but can be judged as equivalent to a separate larva, which we cannot then regard as the "stem form" of the Siphonophorae.

The speculations concerning the phylogenetic development course of the Siphonophorae that he followed on with contain some applicable remarks with which we can all the more agree, as CLAUS after LEUCKART'S precedence considers the polymorphic Hydroid colony, which when prevented from fixation were forced to remain in their floating condition for further nourishment, as the starting point of his representation.

On the other hand, I have to declare myself against Claus's view that *Muggiaea* represents a diphyid. In order to make such an erroneous claim, which was the starting point for his whole presentation, Claus was read by two conditions which are not correct. In his opinion, on the one hand the type of floating bells and the groups of individuals developing into eudoxias certainly indicate *Diphyes* which one of the two floating bells regressed and lost at an early stage (p. 526), on the other hand the evidence was provided by myself, that the flank-edged floating bell of the *Muggiaea* is different from the primary bell of the previously known *Monophyes* species and represents a later development, identical to a diphyid bell (p. 527). As far as the first prerequisite is

¹ Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften, LII. 1882. S. 1155 bis 1172, Taf. XVII.

² Horae Tergestinae 1844 S. 77, Taf. II Fig. 22.

³ Beobacht. über Anat. und Entwicklungsgesch. einiger wirbelloser Seethiere. 1851 S. 46 & 48

⁴ Über das Verhältniss von *Monophyes* zu den Diphyiden, sowie über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Siphonophoren in: Arbeiten d. Zool. Instit. Wien. Bd. V, S. I 5 bis 27.

concerned, we have to avoid using the shape of the floating bells and the eudoxia groups against placing the *Muggiaea* among the monophyids. Among the diphyids, we observe at least the same differences between the shape of the bells and eudoxid groups of *Abyla*, on the one hand, and *Praya*, on the other, as are observed between the bell-only *Muggiaea* and the other monophyids.

Through the munificence of the Royal Academy of Sciences I was given during the Easter of 1884 the opportunity to continue my investigations on the Siphonophoren at the zoological station at Naples. For such an honour I express my grateful thanks to the Royal Academy, and I allow myself to submit to them a short report concerning my observations in connection with the questions raised above, and refer more detailed statement to a forthcoming monograph on the Siphonophoren. Firstly I describe the cyclical development of the Monophyiden and will link it with a discussion of the development procedures at the start of the trunk of the Diphyidae, in order to use the observations to characterise the two families. Finally, some remarks are included concerning the sexual conditions of the Diphyidae.

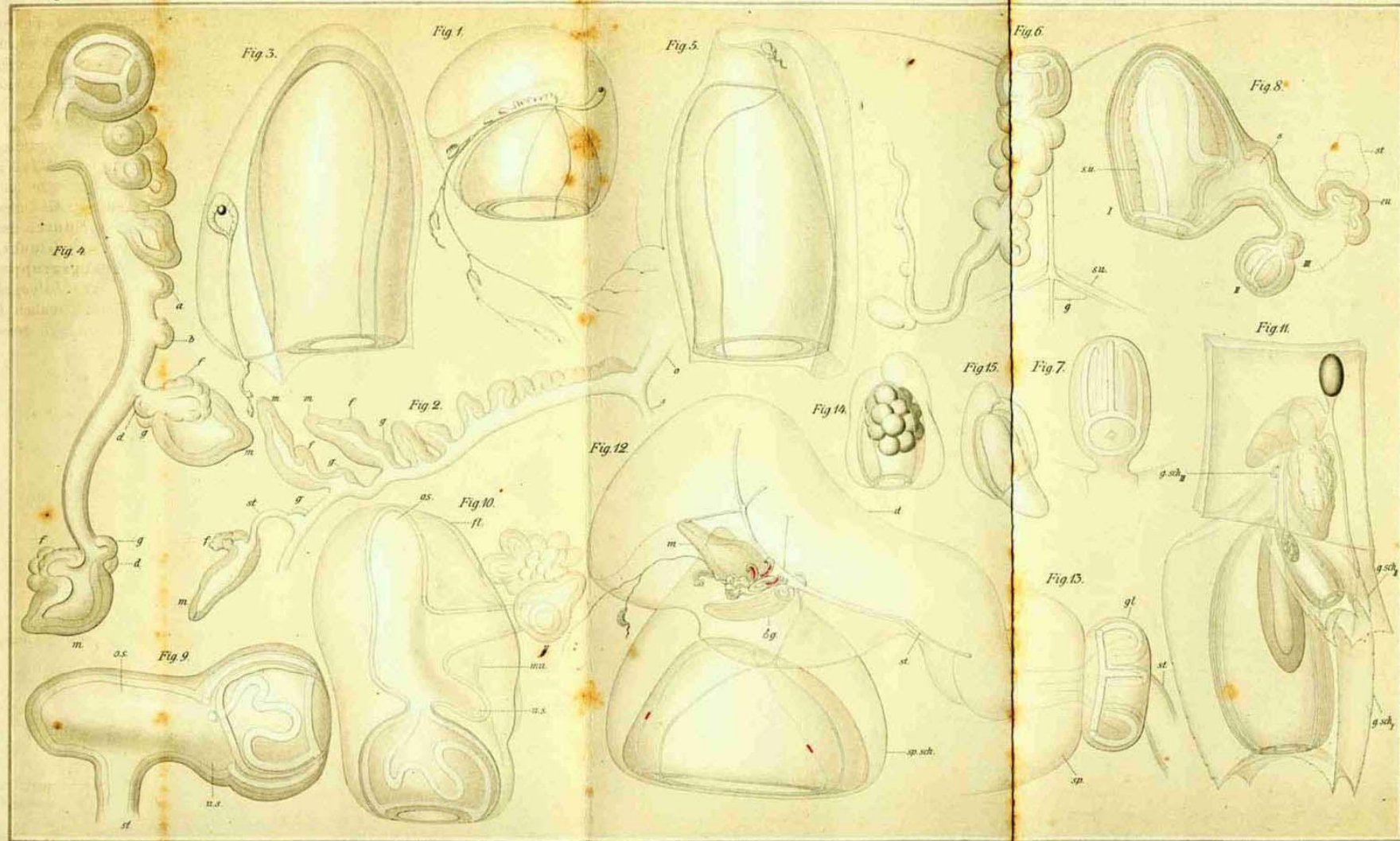
I . The cyclical development of Monophyids..

Through HUXLEY, PAGENSTECHER and CLAUS our attention has been drawn to a small siphonophore stock, which at first sight seems to resemble a medusa, but with a closer examination, however, shows a laterally attached trunk [siphosome] with groups of buds. HUXLEY called this delicate colony *Sphaeronectes Köllikeri*, while CLAUS in consideration of the existence always of only one swimming bell selected the designation *Monophyes*. Since the latter generic name has gradually been adopted, as it expresses the characters of the genus and family of Diphyids, then I will hold to that designation. CLAUS distinguished two species occurring in the Mediterranean, i.e. *Monophyes gracilis* (perhaps identically to *Sphaeronectes Köllikeri* HUXL) with a deep hydroecium allowing the enclosure of the trunk and *M. irregularis* with a short and flattened hydroecium. He proved further that the *Diplophysa* (*Ersaea truncata* WILL) that WILL and GEGENBAUR described represented the sexually mature eudoxid that detached from the trunk of a Monophyid. Regarding the structure of these simple Monophyids I refer to Fig. 1, which represents *Monophyes gracilis* with the initial part of the trunk, and to the detailed representation by CLAUS. The two species appear rather frequently in the Gulf of Naples from Autumn to Spring; they begin to disappear during the Spring and are rarely found during the hot season before finally re-emerging during the course of September and October. In the collecting jar they can survive for a long time (2 - 3 weeks), provided one repeatedly adds fresh sea water. This makes it easy then to state that its groups of appendages develop into the *Diplophysa*. CLAUS only saw very imperfectly developed groups of individuals on the trunk and believed that they, with further differentiation and completed development, became the *Diplophysa*. His conclusion that *Diplophysa inermis* GGBR is to be regarded as the eudoxid of *Monophyes gracilis* is based on the fact that there were good reasons to identify on the basis of its tentilla. However, by culturing the Monophyids or by carefully examining the pelagic catch, one can develop perfectly formed *Diplophysa* groups provided with nearly ripe sexual products at the end of the trunk of both species. By these observations it becomes highly improbable that larval forms of the *Monophyes* species represent higher order Calycophorids as CLAUS recently assumed, at least for *M. irregularis*. Since the existence of sexually-ripe larval forms was, however, recently proven specifically to exist within the Coelenterata, so stricter proof for the independent position of the Monophyidae

can then be furnished only if it is proven that their swimming bells persist and are not replaced by heteromorphic reserve bells. Firstly from a careful examination of the initial part of the trunk of numerous specimens of both species I was unable to find a bud for the reserve bell. Fig. 2 represents the initial part of the trunk of *Monophyes gracilis*. One notices at the point of insertion of the trunk onto the somatocyst (o) and into the canal (s) [pedicular canal] numerous groups of buds extending down to the subumbrella of the genital bell [?], of these meanwhile none can be instantly recognised as having the shape of a swimming bell. Rather the hemispheric buds arranged on one side at the trunk form the buds of the gastrozoid (m), catch thread (f) and the originally united bud for the bract and genital bell (g). CLAUS has already drawn attention to the fact that for the groups of buds of *Monophyes gracilis* the gastrozoid and tentacle become separated from the bud of the bract and genital bell by a peduncle-like extension (st), while with *M. irregularis* this peduncle appears so strongly shortened that the latter bud sits directly next to the gastrozoid and tentacle. On this peculiarity we will have to pay particular attention to the latter statements.

Thus neither for *Monophyes gracilis*, nor for *M. irregularis* are the swimming bells dropped and replaced by reserve bells, so they also cannot represent larval forms, but to be regarded as separate independent species, for them the medusa-shaped curved swimming bells represent definitive bells.

Now the further question develops as to whether these definitive bells represent primary or secondary ones, i.e. whether the swimming bell bud developing on the embryo persists or whether it is dropped, after which a heteromorphic bell is budded off. I tried at first to study the embryonic development of the two Monophyids, but unfortunately without success. The *Diplophysa* is always found with the rudiments of eggs or, respectfully, sperm in the genital manubrium, however I was unsuccessful at finding at the same time a female *Diplophysa* with fertilizable eggs and a male with moving Spermatozoa so as to achieve an artificial fertilization. Besides, in the stormy Spring weather, I could only be provided with meagre material. Nevertheless in order to arrive at a decision, I began to survey the pelagic plankton for young stages of Monophyids. I succeeded in finding very young specimens with groups of buds still imperfectly developed of *M. gracilis* and *irregularis* with short trunks and, yet the swimming bells showed the characteristic shape of the mature bell despite their small size (they measured 1 – 1.5 mm) and nevertheless the funnel-shaped concavity was still short for *M. gracilis*. The minuteness of the swimming bells nevertheless did not exclude the possibility that they, by analogy to the development by *Muggiaea*, would proceed to form a heteromorphic bell, and in such a way I finally began to survey the isolated bells, drifting about in the pelagic plankton in great quantities, of siphonophores and to determine their affiliation to well-known species. Since, as I proved in former times, the swimming bell of an eudoxid is subjected to a constant change and within a short time is replaced by supplies of reserve bells, since further, as I will state in more detail, similar procedures at the analogous beginning of the Diphyids take place, so it may not appear strange, if an abundance of bells, some filled with sexual products, some empty, so possessing no manubrium, are to be found in the pelagic plankton. In addition it appears that in stormy weather or with careless catching methods the tender colony is easily mutilated and all swimming bells are denuded when the time comes for observations. Under such circumstances it is wearisome and time-consuming work to give an exact account regarding the nature of the available isolated bells.



Amongst these isolated swimming bells to me two forms were noticeable, which despite their varying shapes have so far not been mentioned in the literature. They took up all the more my interest, as their appearance stood in a certain relationship with the appearance of the Monophyid. If the latter had arrived in larger number for observation, then I could also be sure that the swimming bells in question would be found at the same time. Thus it is also correct, that I found in the autumn 1882 despite scanning for weeks the plankton these bells (mid October) only one at a time, when also the first Monophyids arrived for observation.

One of the bells under discussion (Fig. 3) resembled in its habit the upper Diphyid- specifically *Muggiaea* - bell. However the five ridged shape of the exumbrella is absent and also a lateral funnel-shaped area is missing and also a lateral funnel-shaped area is missing to a second lower bell for the admission of the trunk respectfully, of a second lower bell or of the trunk respectfully. On the other hand, like the species mentioned, it possesses a lateral oil reservoir, its lower section narrowed to a tube, while the upper end is inflated and contains the characteristic oil droplets. Also the deep concavity of the subumbrella lined with the characteristic transverse epithelial muscle cells and the course of the canals on it is in harmony with a Diphyid. From the end of the oil reservoir a canal extends, almost at a right-angle, to the subumbrella, where it divides into the four canals. One runs in the median line up to the summit of the nectosac, before descending and joining the ring canal, while the two lateral canals ascend and descend forming an arc; the fourth short branch connects the ring canal to the point where the other three aforementioned canals branch off. A contractile velum is present. The bell reaches a length of 5-6 mm; it becomes thus about as large as the swimming bells of the Monophyids. In what relationship with the known Siphonophores does this bell stand? Does it represent the swimming bell of a new Monophyid or does it belong to the development cycle to a well-known species? For a long period I only observed isolated bells, until I was finally successful using careful collecting techniques, to capture some of them, which when compared with the large bell could be called minute and one siphonophore stem that can easily be observed with the naked eye strongly attached at the base of the oil reservoir. The microscopic examination of these stems showed now that in all cases on the initial part of the trunk a reserve bell is present and that further down the groups of buds on the trunk are identical to the corresponding groups of *Monophyes irregularis*. In Fig. 4 I the figure longest stem that I was able to observe. The reserve bell is spherical and clearly shows four canals, which rise not precisely to the upper pole of the bud, but somewhat laterally, in order to have a straight course to connect with the ring canal. Among them one finds a number of hemispheric buds, all of which by growth and lateral extensions later give rise to a *Diplophysa* group, consisting of gastrozoid (m), tentacle (f), bract(d) and genital bell (g). In order to prove the very significant identity of the groups of buds, I examined in more detail the initial part of the trunk of numerous specimens of *Monophyes irregularis* in the adult and young stages. With the latter one often finds a smaller number of buds, as I have represented in Fig. 4 for the longest stem available for observation. On the other hand the swimming bell developed substantially - a circumstance that cannot be surprising, since, as I will state for the reserve bells of the Diphyids, a half a day is sufficient time for the development of the spherical bud into an actively moving bell. The identity of the stem appendages nevertheless stand out so remarkably, that it probably could just as validly be the trunk of a young *Monophyes irregularis* as Fig. 6 shows. The fact that we do not have to do it on the trunk of *M. gracilis* suggests at first sight the position of the buds for cover piece and genital bell, which directly connect with the gastrozoid and tentacle. What the young groups show is that the four buds face each other diagonally as seen from above. I noticed

several times that on the stem between well-developed groups of buds, still connected to the bell described above, are inserted only the buds for the bract and genital bell (Fig. 4 a and b). While studying the stem appendages of mature Monophyids one occasionally finds also, both with *M. irregularis* and *M. gracilis*, the same imperfect buds. I have never noticed such incomplete eudoxid groups on the trunk of the Diphyids.

So readily the mature Monophyid also gives itself a longer time to breed, so perishable are their primary heteromorphic bells. I could keep the latter alive for hardly longer than one day and had, to my disappointment, had to do without seeing the reserve bell reach their definitive development in connection with the primary bell. A strong contraction of the subumbrella was quite sufficient to detach the fragile stem with the bell bud. Even if I was never able to observe completely the embryonic development of *Monophyes irregularis* and furnish the proof that the swimming bell bud of the embryo develops into a diphyid-like primary bell, nevertheless I believe I can present with sufficient reasons the view, in consideration to the course of development of *Muggiaea* described in former times by me, that from the fertilized eggs of the *Diplophysa* descendant of *Monophyes irregularis* a diphyid-like, weakly five ridged, swimming bell, equipped with a lateral oil and reaching a substantial size is developed beside gastrozoid and tentacle, after extension of the remaining relatively small trunk comes to be repelled by the definitive heteromorphic cap-shaped swimming bell.

The cyclical development of lower animals and especially Siphonophores shows such an abundance of surprising features that it would not be remarkable if I the developmental cycle of the second larger *Monophyes* species, i.e. *M. gracilis*, adds a swimming bell, which not only possesses a most original shape, quite different from the definitive bell from which it so remarkably deviates, that one could hardly consider the large differences in the configuration of two associated swimming bells as belonging to the same animal. In Fig. 5 I figure that second bell, whose appearance in a certain relationship with the occurrence of the Monophyids. It is slightly larger than the primary bell of *M. irregularis* described a while ago and like those shows a substantial sized deep nectosac and a probably mature velum, together with the complete lack of an oil reservoir and the peculiar courses of the canals are very characteristic. In the middle of the two wings of the exumbrella a canal descends to the summit of the subumbrella, in order to divide there into four radial canals, which continue to the velar edge, as is evident from the illustration, and connect with the ring canal. The insertion of the tiny Siphonophoren stem is even more peculiar, which after a longer futile search for some specimens I was able to observe. It attaches itself to the initial part of the canal descending to the nectosac high up over the summit of the subumbrella between the two wings. With regard to the construction of this stem, then we observe there a reserve bell and also groups of buds, which have a great similarity to the groups beginning to bud on the trunk of *Monophyes gracilis*. The stem exhibits a very exposed attachment, if it is direct exposed to the resistance of the water with the contraction of the nectosac. So it may be explained, on the one hand, that it easily detaches and on the other hand only a very small stem was present at the time of observation, their groups of buds being little differentiated. Fig. 6 represents the longest stem I found, at whose base, underneath the reserve bell, numerous hemispherical buds arose. Unfortunately however, the two last groups, which would have delivered the safest evidence concerning its affiliation to *M. gracilis*, were incompletely developed, with only the joint bud for genital bell and bract arising there: a behaviour, which we emphasized above, as a peculiarity of the Monophyids. If it is also impossible for me to state with the same decisiveness as with *M. irregularis* the affiliation with the stems to *M. gracilis*, nonetheless on the other hand it is not easy to foresee to which well-known Diphyid it belongs to. As for Diphyids that were accessible to me, I examined the

initial part of the trunk and to the same conditions I can state, those, as I will directly state, the Monophyids are strange. Firstly they always showed a much more rapid development of the four matching eudoxid groups (see Fig. 8), as it with the Monophyids with where one observes its numerous more closely timed buds projecting through the hemispherical form. There also from the shape of the swimming bell bud, before it differentiated the mesogloea, a completely safe conclusion cannot be drawn (in Fig. 7 I figure the largest reserve bell of a stem, found by me on the day of my departure, at the end of April, so that it could only be roughly sketched), so I would like to express myself more carefully and in consideration of the simultaneous occurrence, regarding the almost identical development of the slightly differentiated buds is probably analogous in both *Muggiaea* and *Monophyes irregularis*, that also *Monophyes gracilis* is equipped with a five ridged, primary heteromorphic swimming bell, showing two lateral wings, but without an oil reservoir, on which the tiny trunk equipped with the definitive bell bud is attached high above the nectosac.

We include now in conclusion a summary of the ascertained results in such a way can we state that all Monophyids, i.e. *Muggiaea Kochii*, *Monophyes irregularis* and *Monophyes gracilis* represent independent species, their primary swimming bells are caducous are replaced by definitive heteromorphic bells, always only one. My earlier view that *Muggiaea* represents a Monophyid, I must justifiable explain in relation to the erroneous opinion of CLAUS, who considered it Diphyid. Whether we explain now the primary bells as asexual, on whose the trunk the reserve bell are budded, or whether we should regard it as larval form, that can be left to the discretion of the individual. Who puts the main interest on the preponderant development of a substantial bell, becomes inclined toward the first view; who is again Amongst these isolated swimming bells to me two forms were noticeable, which despite their varying shapes have so far not been mentioned in the literature. They took up all the more my interest, as their appearance stood in a certain relationship with the appearance of the Monophyid. If the latter had arrived in larger number for observation, then I could also be sure that the swimming bells in question would be found at the same time. Thus it is also correct, that I found in the autumn 1882 despite scanning for weeks the plankton these bells (mid October) only one at a time, when also the first Monophyids arrived for observation. It, as CLAUS emphasizes correctly, is attracted to the alternation of heteromorphic bract and tentacles as similar features with Siphonophores, they will decide for the latter opinion.

II. On the relationship of the Monophyidae to the Diphyidae und Polyphyidae.

From the proof that with the Monophyiden one swimming bell, which is dropped, precedes the heteromorphic definite swimming bell, such a behavior for the entire Calyophoriden became highly probable. I have already, in former times, drawn attention to the fact that from GEGENBAUR's and METSCHNIKOFF's descriptions of larval bells of *Diphyes* and *Epibulia aurantiaca* they do not, as has been assumed up to now, form upper the swimming bell, but that they represent separate heteromorphe primary bells, which are dropped. However this relationship has not yet been proved. The difference between Monophyiden and Diphyiden would then simply be, that with the former with the construction of the definite bell, which corresponds to the upper definite Diphyid bell, one always finds the termination of the production of swimming bells, while with the Diphyids yet another second definite bell it developed. The number of the definite swimming bells thus would have to be considered for the characterisation of the three primary Calyophorid families - and also all the more correct, as the shape of the bells not only with close related species, but also in the developmental cycle of one and the same

species one recognises remarkable differences. With regard to the more detailed investigation of the stem of the Diphyids meanwhile I found conditions, which still more sharply express on the one hand the differences between them and the Monophyids, and on the other hand the relations between the Polyphyids and Diphyids that appear to be very close. Regarding those procedures, which have been described, occasionally they have already received the attention of previous researchers, but without proving their general validity for the entire Diphyidae and specific relations.

LEUCKART and GEGENBAUR have already drawn attention to the fact that occasionally Diphyids arriving for investigation, possess three, even four mature swimming bells. LEUCKART stated for *Epibulia aurantiaca* that consistently there were 2-3 swimming bell buds, which he interprets with absolute correctness as spare bells, which occasionally begin their further development even with presence of the main swimming bells. Unfortunately these interesting data seem to have been considered little; at least KOROTNEFF recently described the same behavior describes for *Epibulia*, without knowing the data of the researcher mentioned. I observed occasionally both with *Praya* (the spare bells of which LEUCKART likewise paid attention to) and with *Epibulia* individuals with increased bell numbers and began to investigate these features at the beginning of the stem of the Diphyids of all species accessible to me. The result is the same for all examined species of Diphyids and can therefore be summarized briefly: The two swimming bells of the Diphyids are subject to a steady replacement by reserve swimming bells of the same shape. In order to show some specific examples of this behavior, thus I illustrate first in Fig. 8 the initial part of the trunk of *Diphyes turgida* GEGBR after removal of the two mature swimming bells. One saw first a nearly completely developed bud (I) for the upper swimming bell at the beginning of the stem, except for the characteristic container process that one recognises as the bud of the somatocyst. Under it the reserve bud for the lower bell (II) is inserted, above which a still smaller differentiating bud (III) is to be seen, which will later displace bud I and develop into the upper bell.

Ein besonders geeignetes Object zum Studium des Schwimmglockenwechsels gibt *Praya raxirna* ab. Sie lässt sich nämlich lange Zeit in Gefassen am Leben erhalten und zeigt dabei sehr hübsch das Abstossen der grossen Glocken und das allmähliche Heranwachsen der Reserveglocken. Sobald die Reserveglocken, deren man an kleineren Exemplaren drei bis vier zwischen den ausgebildeten Glocken wahrnimmt, die ersten Entwicklungsstadien durchlaufen haben, sind sie von origineller in Fig. 9 dargestellter Form. Sie sitzen nämlich dem Anfangstheil des Stammes (*st.*) vermittelst eines langen Anhanges auf, der im Querschnitt nicht drehrund erscheint, sondern gegen die Einmündung des Stammes zu seitlich comprimirt ist. Neben dem Schwimmsack ist eine leichte Ausbuchtung (*u. s.*) der stielförmigen Verlängerung angedeutet, deren spätere Configuration wir gleich erwähnen werden. Der Gefassverlauf auf dem Schwimmsack, insbesondere die bogenförmigen Krümmungen der seitlichen Gefasse stimmt bereits mit dem definitiven Verhalten überein. Bei warmem Wetter und günstiger Ernährung nimmt die Knospe innerhalb einer einzigen Nacht den in Fig. 10 dargestellten Habitus an. Zwischen Ekto- und Entoderm werden ansehnliche Mengen von Gallerte ausgeschieden und es zieht sich in Form zweier Flügel (*fl*) die Exumbrella über den Stammtheil weg. Der stielförmige Anhang der jungen Knospe (*o. s.*) bildet sich zu dem die Gallerte durchziehenden Gefass aus, während die vorhin erwähnte Ausbuchtung sich zu dem unteren neben dem Schwimmsack verlaufenden Divertikel (*u. s.*) differenzirt. Es liegt auf der Hand, dass wir die beiden in Rede stehenden Gefassschenkel als Homologon des Saftbehälters auffassen dürfen. Von den Enden der beiden Schenkel verstreichen kräftige ektodermale Muskelfasern, zu zwei dreieckigen Platten angeordnet (*mu*), gegen den

Anfangstheil des Stammes. Die ganze Schwimmglockenanlage ähnelt so sehr der ausgebildeten Glocke, dass es nicht schwer fällt, in ihr die der unteren Diphyidenglocke homologe Glocke zu erkennen, während die der oberen Glocke entsprechende Knospe (II) in dem vorliegenden Falle noch wenig entwickelt ist. Ein Exemplar der *Praya maxima*, das ich länger als eine Woche am Leben erhielt, stiess während dieser Zeit nach einander beide Schwimmglocken ab und ersetzte sie durch Reserveglocken, welche nach Ablauf mehrerer Tage nahezu die Grösse der früheren erreicht hatten. Am Anfangstheil des Stammes zeigte sie wiederum drei Reserveglockenanlagen: ein Beweis dafür, dass dieser Wechsel von Glocken ziemlich rasch sich abspielt. Die abgestossenen Glocken treiben sich noch längere Zeit im Wasser umher, ehe sie zerfallen.

Praya maxirna [*Rosacea cymbiformis*] is a particularly suitable object for studying swimming bell changes. It can be kept alive in vessels for a long time and shows very nicely the pushing off of the big bells and the gradual growth of the reserve bells. As soon as the reserve bells, of which three to four can be seen between the mature bells on smaller specimens, have passed through the first stages of development, they are of the original form shown in FIG. 9. They sit on the top of the trunk (st.) By means of a long pedicle, which does not appear to be circular in cross-section, but is compressed laterally towards the confluence of the trunk. In addition to the nectosac, a slight bulge (see below) of the stem-shaped extension is indicated, the configuration of which we will mention later. The course of the vessel on the nectosac, in particular the curvatures of the lateral vessels, already corresponds to the definitive behaviour. In warm weather and good nutrition, the bud assumes the habit shown in Fig. 10 within a single night. Considerable quantities of jelly are inserted between the ecto- and entoderm and the exumbrella extends in the form of two wings (fl) over the trunk. The pedicle of the young bud (top) forms the vessel that runs through the jelly, while the aforementioned bulge differentiates into the lower diverticulum (see below) next to the nectosac. It is obvious that we can regard the two legs of the vessel in question as the homologue of the juice container. Strong ectodermal muscle fibres, arranged in two triangular plates (mu), run from the ends of the two legs against the initial part of the trunk. The whole floating bell system is so similar to the mature bell that it is not difficult to recognize in it the bell homologous to the lower diphyid bell, while the bud (II) corresponding to the upper bell is still not very developed in the present case. A specimen of the *Praya maxima*, which I kept alive for more than a week, pushed off both swimming bells in succession during this time and replaced them with reserve bells, which after several days had almost reached the size of the previous ones. At the beginning of the stem, it again showed three reserve bell systems: proof that this change of bells takes place fairly quickly. The repelled bells float around in the water for a long time before they disintegrate.

Die beiden hier angeführten Beispiele mögen genügen, um die bei allen übrigen untersuchten Diphyidengattungen in analoger Weise sich abspielenden Vorgänge zu illustriren. Wir entnehmen aus den selben nun die Thatsache, dass die Unterschiede zwischen Monophyiden und Diphyiden noch schärfer sich präcisiren lassen, insofern nämlich bei ersteren mit der Bildung der einen definitiven Glocke überhaupt kein weiterer Glockenwechsel auftritt, sondern ihre heteromorphe definitive Glocke der zuerst gebildeten heteromorphen oberen Glocke der Diphyiden homolog ist. Da es sich empfehlen wird, überhaupt bei den Calycophoriden zwischen primärer Glocke und heteromorphen secundären zu unterscheiden, so können wir das Verhältniss auch präcis folgendermaassen formuliren: Bei den Monophyiden repräsentirt die einzige secundäre heteromorphe Glocke eine definitive, bei den Diphyiden unterliegen die zwei secundären heteromorphen Glocken einem ständigen Ersatz durch Glocken von identischer Form. Denken wir uns nun andererseits, dass die secundären Glocken der Diphyiden nicht

abgestossen werden, sondern neben dem Nachschub jüngerer Glocken am Stamme zweizeilig sich gruppieren und identische Form annehmen (wie ja schon bei *Praya* die obere und untere Glocke sich auffällig ähneln), so erhalten wir die Vertreter der Polyphyiden, nämlich *Hippopodius* und *Vogtia*.

The two examples given here may suffice to illustrate the processes taking place in an analogous manner in all the other diphyid species examined. From the same we now take the fact that the differences between monophyids and diphyids can be made even more precise, insofar as with the former there is no further bell change with the formation of the one definitive bell, but rather its heteromorphic definitive bell of the first heteromorphic upper bell formed the diphyids are homologous. Since it is advisable to differentiate between the primary bell and the heteromorphic secondary in the case of the calycophorids, we can formulate the relationship precisely as follows: for the monophyids, the only secondary heteromorphic bell represents a definitive one; for the diphyids, the two secondary heteromorphic bells are subject a constant replacement with bells of identical shape. On the other hand, if we now think that the secondary bells of the diphyids are not rejected, but in addition to the replenishment of younger bells on the trunk, they are grouped in two lines and assume an identical shape (as the upper and lower bells in *Praya* are strikingly similar), we get the representatives of the polyphyids, namely *Hippopodius* and *Vogtia*.

III. Über die Eudoxiengruppen der Diphyiden und deren Geschlechtsverhältnisse.

III. About the eudoxia groups of the diphyids and their gender relationships.

Bekanntlich bestehen die von dem Stamme der Monophyiden und Diphyiden sich loslösenden, als Eudoxien resp. Diplophysen bezeichneten Anhangsgruppen aus einem Magenschlauche mit dem Fangfaden, aus einer Deckschuppe und der Genitalschwimmglocke. Sie treiben sich, wie dies LEUCKART zuerst klar erkannte, lange Zeit nach ihrer Loslösung von dem Stocke umher und vermögen sich selbständig zu ernähren und fortzupflanzen, da ihnen ja alle Attribute einer kleinen Colonie zukommen. Wie ich schon friiherhin nachwies, so werden die Genitalglocken nach Entleerung ihrer Geschlechtsproducte durch Reserveglocken ersetzt, so dass hier ein ähnlicher Wechsel der medusenförmigen Schwimmglocken vorliegt, wie ich dessen soeben von den Diphyidenschwimmglocken Erwähnung that. In den früher von mir angezogenen Fällen wechselten die Ersatzglocken nie das Geschlecht - ein Verhalten, das ich auch für die Diplophysen von *Monophyes gracilis* und *irregularis* bestätigen kann. Wenn es nun auch nahe lag, die Eudoxien überhaupt als getrennt geschlechtliche Colonien aufzufassen, so lehrten doch fortgesetzte Beobachtungen, dass eine solche Verallgemeinerung nicht zutreffend ist. In Fig. 11 bilde ich lässt, dass die grosse männliche Geiitalglocke (*g. sch.*) von einer weiblichen Reserveglocke (*g. sch. 2*) verdrängt wird. Für die Geschlechtsverhältnisse der Diphyiden erscheint dieses Verhalten insofern von Interesse, als ja bekanntlich männliche und weibliche Eudoxiengruppen bald monöcisch an demselben Stamme knospen (z. B. *Praya*, *Diphyes Sieboldii* KÖLL., *D. turgida* GGBR.,) bald diöcisch auf verschiedene Stöcke vertheilt sind (*Diphyes acuminata* LEUCK, *Galeolaria aurantiaca* VOGT). Gerade von *Abyla pmtagona* geben VOGT und LEUCKART übereinstimmend an, dass sie eine diöcische Colonie repräsentirt, und zwar konnten heide Forscher lediglich männliche Colonien beobachten. Sollte es sich nun herausstellen, dass die Eudoxiengruppen diöcischer Colonien nach der Loslösung sowohl männliche als weibliche Genitalglocken produciren, so kann von einer Vertheilung der Geschlechter auf verschiedene Stöcke nur mit gewisser Reserve gesprochen werden. In unserem Falle wäre es z. B. möglich, dass zuerst lediglich männliche Genitalglocken

gebildet werden, denen ein Nachschub weiblicher folgt, nachdem die Eudoxien vom Stamme sich loslösten. Weitere Untersuchungen müssen über das Schicksal der von monöcischen Colonien abstammenden Eudoxien Aufschluss geben.

As is known, the detaching from the tribe of monophyids and diphyids exist, as Eudoxids resp. Diplophysen designated groups of attachments from a gastric tube with the tentacle, from a bract and the genital swimming bell. As LEUCKART first recognized clearly, they float around for a long time after they have freed themselves from the stem and are able to feed and reproduce independently, since they have all the attributes of a small colony. Like me, as has already been demonstrated earlier, the genital bells are replaced by reserve bells after their sex products have been emptied, so that there is a similar change in the medusa-shaped floating bells as I have just mentioned from the diphyid floating bells. In the cases I used to wear, the replacement bells never changed sex - a behaviour that I can also confirm for the diplophysen of *Monophyes gracilis* and *irregularis*. Even though it was obvious to consider the eudoxids as separate sex colonies at all, continued observations taught that such a generalization is not correct. In Fig. 11 I can see that the large male bell (g. Sch.,) is replaced by a female reserve bell (g. Sch. 2). This behaviour appears to be of interest to the sex relations of the diphyids insofar as, as is well known, male and female eudoxid groups soon bud monociously on the same stem (e.g. *Praya*, *Diphyes Sieboldii* KÖLL., *D. turgida* GGBR .,) and soon dioecially distributed on different sticks are (*Diphyes acuminata* LEUCK *Galeolaria aurantiaca* VOGT). *Abyla pstagona*, in particular, VOGT and LEUCKART agree that they represent a dioecious colony, and heathen researchers could only observe male colonies. If it now turns out that the eudoxia groups of diöecious colonies produce both male and female genital bells after detachment, it can only be said with a certain reserve that the sexes are divided between different stocks. In our case it would be e.g. it is possible, for example, that only male genital bells are formed first, followed by a replenishment of female bells after the eudoxids detach from the stem. Further research needs to shed light on the fate of eudoxid from monoecious colonies.

Sehr auffällig weichen nach C. VOGT'S Entdeckung die Anhangsgruppen der *Praya diphyes* von dem Typus der Eudoxien ab. Sie besitzen nämlich ausser den charakteristischen vier Constituenten: Magenschlauch, Fangfaden, Deckstück und Genitalschwimmglocke noch eine "Specialschwimmglocke", d. h. eine medusenförmige Glocke, welcher jede Andeutung eines Magenstieles fehlt. Dagegen treten neben der Specialglocke zahlreiche Genitalglocken von sehr reducirter Form gleichzeitig auf. Freilich wurden die Angaben VOGT'S vielfach in Zweifel gezogen und als GEGENBAUR die Geschlechtsverhältnisse der *Praya maxima* klargelegt hatte, glaubte man auch diejenigen der *Praya diphyes* als identisch gebildete in Anspruch nehmen zu müssen. Von besonderem Interesse war mir daher der Fund einer reizenden neuen Diphyide, welche an ihren Eudoxiengruppen genau dieselben Verhältnisse erkennen liess, wie sie Vogt für *Praya diphyes* beschreibt. Erst später wurde ich darauf aufmerksam, dass eine der von mir gefundenen Diphyide offenbar sehr nahe stehende Art durch Metschnikoff in einer wenig bekannten und russisch geschriebenen Arbeit als *Praya medusa* geschildert wird. Ich verzichte darauf, an dieser Stelle eine eingehende Schilderung der neuen Form zu geben und erwähne lediglich, dass die beiden Schwimmglocken von fast gleicher Grösse sind luul von der Seite gesehen eine keilförmige Gestalt besitzen. Ihr Schwimmsaek ist von ansehnlicher Grösse und auf ihm verlaufen die beiden seithchen Gefässe nicht gerade gestreckt, wie dies Fewkes von einer offenbar mit der *Praya medusa* identischen Diphyide aljbildet, sondern in grossen Bogen wie bei *P. maxlma*. An beiden von mir aufgefundenen Exemplaren waren drei bereits weit entwickelte Reserveglocken ausgebildet.

According to C. VOGT'S discovery, the attachment groups of *Praya diphyes* deviate very conspicuously from the type of eudoxid. In addition to the characteristic four constituents: gastrozoid, tentacle, cover piece and genital swimming bell, they also have a "special swimming bell", ie. a medusa-shaped bell, which lacks any hint of a manubrium. On the other hand, in addition to the special bell, numerous genital bells of a very reduced form occur simultaneously. Of course, VOGT's information was often questioned and when GEGENBAUR clarified the gender relationships of the *Praya maxima*, it was also believed that those of *Praya diphyes* had to be used as identically educated. Of particular interest was therefore the discovery of a lovely new diphyid, which showed exactly the same conditions in its eudoxid group as Vogt describes for *Praya diphyes*. It was only later that I became aware that one of the diphyids that I found apparently very close is described by Metschnikoff in a little-known and Russian-written work as *Praya medusa*. I refrain from giving an in-depth description of the new shape at this point and only mention that the two floating bells are almost the same size and have a wedge-shaped shape when seen from the side. Its nectosac is of considerable size and the two side vessels do not run straight on it, as Fewkes forms from a diphyid that is obviously identical to *Praya medusa*, but in a large arc as in *P. maxima*. On both of the specimens I found, three reserve bells were already well developed.

The groups of appendages on the trunk show from their earliest development stages to be composed of five buds, which develop into the stomach, the tentacle, bract, gonophore and special swimming bell. Beside the bud for the gonophore arise rapidly four to six further buds, so that on the fully developed eudoxid group, as Fig. 12 represents, a raceme of sexual capsules is inserted. The form is referred to as monoecious, like their near relatives *Praya diphyes* and *P. medusa*. Male and female sex caps do not occur however beside each other in the same eudoxid group, each being strictly dioecious. With regard to the make-up of the fully mature eudoxid group, as in Fig. 12 where a male group is represented, as the bract (d) resembles inasmuch as a *Praya*, is rather strangely arranged, elongated and with a widened end with two lateral wings and equipped with an arrangement of six blindly ending canals, passing through it. The gastrozoid with the tentacle is inserted close to the centre of the segment; the cnidobands a bright orange colour. The sexual racemes behave rather differently depending on the sex. Which concerns first the males (♂ g), so important to them is the strong development of the gastrozoid, while on the other hand the rudimentary development of the bells appears not less remarkable. Promptly the lower half of the bell is pushed backwards as a consequence of the rapid development of the gastrozoid peduncle, so that the top of the exumbrella leading to the radial canals matches its contour and only the lower part of the umbrella has a free surface (Fig. 13). On the female gonophores, however, limited room remains on the manubrium for a limited number of eggs (three to four) enveloped by the bell. Both male and female bells have four canals, that link up with a ring canal. The rudimentary development of the umbrella may have given rise to, as with the two main swimming bells, thus also a manubrium is missing to the special bells. Their exumbrella is widened on one side and gives off a wing-shaped process, so that the canal running from the trunk to the subumbrella lies laterally. On reaching the latter it divides into four radial canals, which do not radiate from one point, but separate into two pairs connected by an arc-shaped canal. On all special bells two canals that arise together are distinguished by an intensively red pigment spot. The pigment is in the endoderm cells and developed directly close to cells of the cavity lamella. On the edge of bell margin, as Metschnikoff emphasised also for *Praya medusa*, tiny red marks – comparable to rudimentary marginal bodies – are inserted between numerous pear-shaped tubercles, which are accordingly perhaps rudimentary tentacles.

The previously described groups of appendages differ markedly from the comparable groups of *Praya maxima*. Gegenbaur first recognized the sexual conditions of the latter and showed, that it is not only monoecious, but also, that their groups of appendages are constructed quite similarly to those of the remaining Diphyids. However fully sexually mature specimens of *P. maxima* were not observed yet and I want therefore not to fail to illustrate them, with mature sexual products filling the genital bells, under weak enlargement in Fig. 14 and 15 is illustrated. The ovarium, as we may briefly call the sexual manubrium, filled with eggs, does not completely fill the subumbrella cavity, while the testicle shows an enormous development, so that a third of it protrudes beyond the umbrella. Only the largest specimens of *P. maxima* appear to be sexually mature – at least the gonophores illustrated come from a large animal, exhibiting more than one hundred groups on its trunk. None of the smaller specimens, of which numerous arrived for observation, showed completely ripe sexual products. As characteristic of *P. maxima* I would like to stress further that on nearly all groups of appendages the sexual products ripen at the same time - a behaviour, which does not suggest that the successive eudoxid groups detach themselves from the trunk and lead a free existence. Under the generic name *Praya* up to now two categories of Diphyids were accordingly summarised, one, represented by *P. maxima*, shows groups of appendages, which possess the usual four constituents of a eudoxid group, while the other category, namely *P. diphyes*, *P. medusa* and the new form described by me one recognises not only a remarkable reproduction of the gonophore equipped with rudimentary umbrella, but also the possession of a special nectophore which distinguishes them from all other Diphyids. I believe a particular importance probably can be attached to this latter character particular importance and accordingly suggest to distribute the species so far described under the common generic name *Praya* into two genera. For those so far described species *maxima* or *cymbiformis*, described in detail by Gegenbaur I maintain the generic name *Praya*, while for the other diphyids, which are distinguished by the possession of gonophore manubrium with rudimentary bells and by special nectophore amongst the groups of appendages on the trunk, I assign them to a new genus *Lilyopsis*. Up to now we know of three species of *Lilyopsis*, namely *L. diphyes* of Vogt and Kölliker, *L. medusa* Metschnikoff and *L. rosea*, as I designate the species described by me.