

Vortrag des Herrn Dr. WOLTERBECK (Leipzig):

**Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren,  
mit Demonstrationen.**

(II. Planktologische Mitteilung aus der Zool. Station in Villefranche s. m.)

**I. Einleitung: Gibt es genetische Beziehungen zwischen  
Narcomedusen und Siphonophoren?**

Die Zusammenstellung dieser beiden Tiergruppen erfordert dringend eine Motivierung, wenn auch Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den achtstrahligen, proliferierenden Narcomedusen und den Röhrenquallen von der Wissenschaft schon lange gesucht werden, um ein Verständnis der letzteren zu gewinnen.

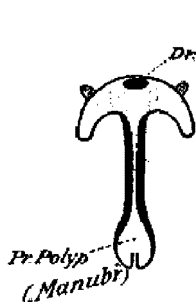


Fig. 1. Ableitung der Chondrophoren nach HAECKEL. Die Proliferationszone (schwarz, ebenso in Fig. 2 —4, 16) und der Primärpolyp bilden das »Manubrium«, die Luftflasche entsteht als apicale Drüse (Dr).

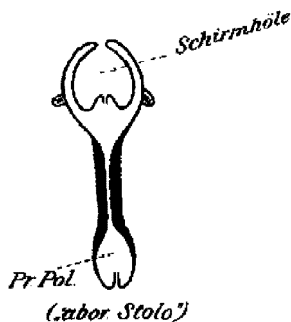


Fig. 2. Ableitung der Chondrophoren (und übr. Siphon.) von einer Narcomeduse mit aboralem Stolo (= Proliferationszone) und Primärpolyp. (Vgl. DELAGE-HÉROUARD, Traité de Zool. Concr. II, 2, p. 290.)

Bekannt ist ja HAECKELS Ableitung der Chondrophoren (*Veella*, *Porpita*) von der »Disconula«, einer achtstrahligen, narco- bzw. trachomedusenartigen Larve, deren Exumbrella das Floß liefert,

während ihr Manubrium zum Centralpolypen wird, der die Knospungszone trägt. Auf dem Scheitel der Exumbrella entsteht die Luftflasche als ein drüsenartiges Organ (Fig. 1).

Ein modernerer Ableitungsgedanke, der im Handbuch von DELAGE-HÉROUARD diskutiert wird, legt das Hauptgewicht (mit Recht) darauf, daß die Narcomedusen pelagische Cölenteraten sind, welche Proliferation, und zwar am aboralen Pol zeigen. Er stellt, ebenfalls an sich mit Recht, die HAECKELsche Disconula gerade auf den Kopf, indem er die Ursprungs-Meduse mit der Subumbrella nach oben, mit dem aboralen Pol (Stolo, vgl. Fig. 2) nach unten orientiert, so daß die Terminalmeduse (Luftflasche, primäre Schwimmglocke, Gasflasche) der heutigen Siphonophoren das primäre Individuum, der Centralpolyp das distale Ende des Stolo prolifer vorstellt. Dieser Gedanke — ich weiß nicht, wer ihn zuerst ausgesprochen hat — wird von DELAGE-HÉROUARD als z. Z. beste Art der Medusenableitung (*assez séduisante*\*) bezeichnet, wenn er auch nicht von ihnen selbst acceptiert wird.

Merkwürdigerweise sind beide Ableitungen, obwohl sie mit Recht und in entgegengesetzter Weise von proliferierenden Narcomedusen ausgehen, gleich unsinnig, wenn man sie mit den ontogenetischen Tatsachen vergleicht.

Auf der einen Seite (HAECKEL): Das Chondrophorenfloß entsteht nicht als Schirm einer Meduse, deren Subumbrella und Manubrium (= Centralpolyp) nach unten sieht, während der obere Pol ein Scheitelorgan entwickelt (Fig. 1), sondern im Gegenteil: aus einer Meduse mit der Subumbrella nach oben (= innere Wand der Luftflasche) und dem Pol nach unten. Mit diesem Pol haftet sie am Centralpolyp, der also keinesfalls ein Manubrium darstellen kann.

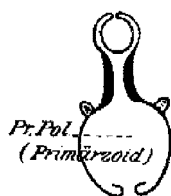


Fig. 3. Wirkliche Entstehung der Chondrophoren aus einem Narcomedusen-artigen Primärzoid (= Primärpolyp) mit aboralem Stolo (= Proliferationszone und Terminalmeduse).

Auf der andern Seite: Dieser Centralpolyp ist aber durchaus kein aborales Produkt der Meduse, sondern vielmehr das durch Umbildung der Planula entstehende Primärzoid der Kolonie (Fig. 4, 5). Die medusoide Luftflasche ist das erste, von jenem aboral geknospte Sekundärzoid. Also kann unmöglich umgekehrt der Centralpolyp (Primärpolyp) als aboral produziertes Stolo-Ende seines eignen Geschöpfs, der Terminalmeduse, aufgefaßt werden.

Beide Vorstellungen (Fig. 1 u. 2) sollten endgültig aus der Diskussion ausgeschaltet werden, ebenso wie das »losgerissene Hydroidenstöckchen« und die METSCHNIKOFFsche Meduse mit umgeklapptem

Schirm und proliferierendem Manubrium. Die Entwicklungsgeschichte erlaubt uns nur, zum historischen Ausgangspunkt die pelagische Larve einfachster »Polypen« zu nehmen, welche selbst zum Primärzoid (Primärpolyp, Endpolyp, Centralpolyp) wird und welche nun am aboralen Pol eine Art Stolo entwickelt (Fig. 3). Dieser



Fig. 4. Chondrophorenschema (junge *Verella*). Unten Primärpolyp, oben die umgewandelte Terminalmeduse (mit Porus = Schirmrand, Randsaum und Tentakeln). Zwischen beiden die scheiberringförmige Proliferationszone.

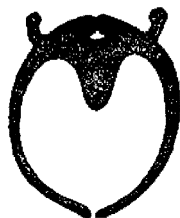


Fig. 5. Jüngste Larve von *Verella*, bestehend aus dem Planula-Primärzoid (mit 2 Narcomedusen-Tentakeln) und der aboralen Medusenanlage (oben). Ectoderm schwarz, Entoderm grau. (Näheres s. Zool. Jahrb. Suppl. VII.)

Stolo besteht aus zwei typischen Bestandteilen, die ich als Terminalmeduse (Luftflasche, primäre Schwimmglocke, Gasflasche) und proliferierende Zwischenzone unterscheiden möchte. Die letztere (der »Stamm«) ist bekanntlich von ringförmiger, scheibenförmiger, röhrenförmiger Gestalt, je nach dem Habitus der Kolonie und erzeugt nach Art der Hydroiden sowohl Polypen als Glockenkernmedusen (als Sekundär- bzw. Tertiärzoide). Über jene von ihm aufgedeckte, wichtige Übereinstimmung der verschiedenen Terminalmedusen hat CHUN, zuletzt an dieser Stelle, eingehend Bericht erstattet (Kiel, 1897).

Ich glaube nun den Nachweis führen zu können, daß wir jenes polypoide Primärzoid, bei den Chondrophoren wenigstens, mit gewissem Recht (dem gewissen Recht aller solcher Vergleiche)<sup>1</sup> einer Narcomeduse gleichsetzen dürfen. Dieses Gleichsetzen bedeutet nur, daß wir an jenem Ausgangspunkt (»pelagische Larve einfachster Polypen«) Formen annehmen können, aus denen sich einerseits die Narcomedusen, andererseits die Siphonophoren (und Hydroiden) von heute herausgebildet haben. Immerhin kann, wie gezeigt werden soll, diese Auffassung des Primärzoids für unser Verständnis der Siphonophoren-Organisation nützlich werden.

Nabe können die Beziehungen naturgemäß nicht sein, denn die Produkte des Siphonophoren-Stolo sind, wie auch das terminale Sekundärzoid, »Glockenkernmedusen«. Die außerdem produzierten

<sup>1</sup> Vgl. über die Berechtigungsbedingungen phylogenetischer Hilfsvorstellungen in meiner Studie »Wurmkopf usw.« (Zool. Anz. Bd. 28) S. 285 u. 305

Polypen dagegen können keine Schwierigkeit bereiten, sobald wir nachweisen, daß sich der Centralpolyp (Primärzoid) in der Tat mit einer Narcomeduse vergleichen läßt<sup>2</sup>.

Das macht nun wider Erwarten nicht viel Schwierigkeit, denn einen prinzipiellen Unterschied (wie er zwischen Hydromedusen und Hydropolypen<sup>3</sup> besteht) gibt es zwischen Narcomedusen und Hydropolypen nicht.

Beide entstehen entweder direkt aus dem Ei, durch Umbildung der Planula — die echten Hydromedusen<sup>4</sup> entstehen niemals aus dem Ei! — oder dadurch, daß an einer Knospenerhebung der Mund durchbricht. So entsteht ein offener zweischichtiger Schlauch, der Polyp oder die junge Narcomeduse. — [Eine Hydromeduse wird bekanntlich niemals anders gebildet, als mit einem Glockenkern, dessen Wand zur Subumbrella wird. Ihre primäre Öffnung ist also der spätere Schirmrand, und erst sekundär tritt am Boden der Glockenhöhle die Manubrierhebung mit der Mundöffnung auf. Die Narcomedusen besitzen entweder keinen Schirm, oder sie bilden um die Basis ihres kegelförmigen Körpers sekundär einen Ringwall, der zu einer Art Fallschirm wird und m. E. mit dem Hydromedusen-Schirm genetisch nicht mehr zu tun hat, als das fallschirmartige Deckstück der Siphonophorenlarve (Fig. 21) — oder der Mundscheibenschirm der Strobilameduse, dem er genetisch weit eher verglichen werden könnte. Die auftretenden Ähnlichkeiten sind durch gleiche Bedürfnisse und Konvergenz eher erklärbar, als es eine so grundverschiedene Genese morphologisch gleichwertiger Schirme — trotz gleicher Bedürfnisse verschieden — sein würde.]

Die Präparate (Fig. 9 u. 10) werden Ihnen denn auch die detaillierte

<sup>2</sup> Deckstücke und Nesselfäden sind nicht als Personen, sondern als vervielfältigte Organe aufzufassen und schalten daher aus (vgl. die Siphon.-Arbeit in Z. w. Zool. 82).

<sup>3</sup> Hier ist der prinzipielle Unterschied der stets geknospten, durch Glockenkern angelegten Hydromedusen von den Polypen um so schärfer zu betonen. Eine Klärung der Cölenteraten-Beziehungen wird m. E. erst eintreten, wenn wir nicht mehr so heterogene Dinge als »Individuen« vergleichen und voneinander ableiten, sondern mit HUXLEY als Individuum nur die ganze Formenfolge vom Ei bis zum Ei bezeichnen und weiterhin scharf zwischen den Organ-Zoiden (Medusen, Deckstück, Senkfäden usw.) und Person-Zoiden der Kolonie (Polypen usw.) unterscheiden. Auch die selbständige Hydromeduse entsteht nie aus dem Ei und vermag wohl in einigen Fällen weitere Organzoide, nie aber Personzoide zu produzieren. — Morphologisch vergleichen können wir nur Primärzoide (und diesen gleichwertige Personzoide) miteinander: also Hydropolyp, Scyphistoma, Aktinie, Narcomeduse, Ctenophore.

<sup>4</sup> Nicht dazu gehören die Trachomedusen, denen eine Sonderstellung neben den Narcomedusen zukommt. Beide werden bekanntlich als Trachylinae (HAECKEL) oder Hochseemedusen vereinigt; ob sie eines Stammes sind, ist sehr zweifelhaft.

Gleichheit in der Anlage und Gestaltung einer *Sobmundella* und einer *Tubularia-Actinula* erweisen.

Man könnte also den Primärpolypen der Siphonophoren an sich mit ruhigem Gewissen auf eine aboral proliferierende Narcomeduse beziehen — zumal übrigens die Siphonophorenpolypen nicht einmal typische Hydropolypen (mit Mundtentakeln), sondern einfache Schläuche sind. Aber: er produziert typische Glockenkernmedusen, die jenen »Pseudohydromedusen« gänzlich fehlen.

Und dieser Umstand könnte, ob wir nun die Glockenkernmedusen als vollwertige Personen oder als selbständig gewordene Organzoide auffassen, den Vergleich mit Narcomedusen beinahe wertlos machen, trotz der — dem gegenüber zu allgemeinen — Kriterien: Achtstrahligkeit und aborale Proliferation, auf die man sich bisher berief.

Aber unerwarteterweise fand sich an dem Planula-Primärzoid von *Verella* ein ganz spezieller Hinweis gerade auf die einfachsten, zweitentakligen Narcomedusen in Gestalt von zwei dem Aboralpol genäherten, von solider Entodermachse erfüllten Tentakeln, die nur von geringer Länge und nur bei sehr jungen Stadien vorhanden sind und spurlos verschwinden, ehe die Differenzierung der terminalen Ectodermeinstülpung (zu einer Luftflasche) beginnt. Inzwischen wurde meine Vermutung, daß diese Tentakel bei noch jüngeren Exemplaren, als ich bisher beschrieb, länger sein möchten, bestätigt. Bei einer »*Conaria*« mit noch ganz kleinem aboralen Glockenkern sind sie aboralwärts leicht gekrümmt und enden mit deutlichen Nesselknöpfen (Fig. 5). Noch jüngere Exemplare dieser kostbaren Tiefseelarve<sup>5</sup> sind abzuwarten. Aber schon läßt sich diesem Befund entnehmen, daß der alte Gedanke der Zusammengehörigkeit von Siphonophoren, speziell Chondrophoren mit Narcomedusen, trotz jener großen Schwierigkeit, nicht vernachlässigt werden darf.

[Allerdings müßte dieser Zusammenhang in eine sehr frühe Periode zurückverlegt werden, wo es noch keine Glockenkernmedusen gab, wo also weder Hydroidenkolonien noch Siphonophoren existierten, sondern nur die allereinfachsten (aber bereits durch Knospung sich

<sup>5</sup> Dieselbe ist jedoch nur in den höheren Wasserschichten so überaus selten. — Die jungen *Conarien* dieses Jahres verdanke ich wiederum dem Laboratoire Russe in Villefranche an der Riviera. Hier kommen alljährlich ungeheure Schwärme von *Veellen* zur Beobachtung. Die jungen Larven, die ich in etwas größerer Anzahl erst in Tiefen von etwa 1000 m fand, müssen aus den größeren Tiefen von 2000—2500 m zu Zeiten massenhaft heraufzuholen sein.

Leider war es in diesem Frühjahr zu spät geworden, um die großartige Gelegenheit zu solchen Fängen, welche ich der Liebenswürdigkeit des Fürsten von Monaco und des Herrn Prof. RICHARD zu danken hatte, mit entsprechendem Erfolg ausnützen zu können.

vermehrenden) Urpolyphen lebten. Sie und ihre vorhin erwähnte pelagische Larve mußten immerhin, auch wenn wir sie uns als simple zweischichtige Säckchen vorstellen, bereits zweipolig differenziert sein, in Mundpol und Haftpol (Haftscheibe). Von solchen bipolaren Larven läßt sich nun zwangslos die Grundform der drei pelagischen Primärzoidtypen: Narcomeduse, Ctenophore, Siphonophore ableiten. Wenn nämlich die Larve pelagisch blieb, so mußte die massive Polplatte zur Prädislokationsstelle für Differenzierungen werden und die Proliferation wurde an diesem, schon durch die Platte schwereren Pol aus statischen Gründen lokalisiert. Denken wir uns eine derartige »Bipolaria« achtstrahlig, mit einer verdickten Wimperplatte oder Einsenkung am Pol und mit zwei soliden Schwebtentakeln am Äquator,

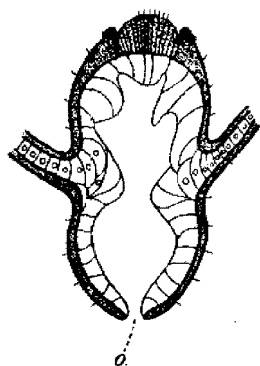


Fig. 6. Längsschnitt durch eine *Actinula* mit verdickter Aboralhaftscheibe, an deren Rande die Ausscheidung des erstarrenden Secrets (schwarz) beginnt.

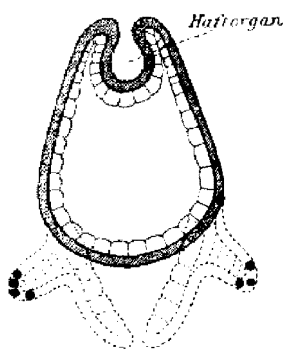


Fig. 7. Planula eines *Eutima*-Hydropolypen (nach Brooks, aus Zool. Anz. 28. S. 291). Aborales Haftorgan flaschenförmig vertieft; es secerniert ebenfalls eine erstarrende Substanz.

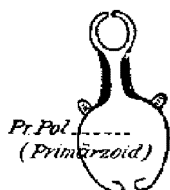


Fig. 8. Die Terminalmeduse von Chondrophoren und Calycophoriden entsteht als aborales Flaschenorgan (das bei *Velella*, vom Rande beginnend, ein erstarrendes Secret ausscheidet).

so haben wir den möglichen Ausgangspunkt der Äginopsiden (Fig. 11) und Ctenophoren und fügen wir die Tendenz zu circumpolarer Proliferation hinzu, den der Cuninen und Siphonophoren. Von der Haftscheibe der *Actinula* (Fig. 6) können wir weiterhin die mit dem gleichen erstarrenden Secret bedeckte Luftflasche der *Velella* ableiten, durch Vermittlung des tief flaschenförmigen Haftorgans der *Eutima*-Planula (Fig. 7). Und von dem letzteren führt auch ein Weg zu der primären aboralen Schwimglocke der Calycophoriden, wobei wir allerdings, dem unzweifelhaft »medusoiden Charakter« dieser Siphonophoren-Endorgane dadurch Rechnung tragen mußten, daß wir die Entstehung der Glockenkernmedusen überhaupt auf solche Haft- und

Flaschenorgane uralter Polypenplanulae im letzten Grunde zurückführten. Einen Weg dazu habe ich a. a. O. kurz skizziert.

Mag dem im einzelnen sein wie ihm wolle; die möglichen Beziehungen<sup>6</sup> der verschiedenen Primärzoidpolorgane, — der Haftscheibe aller Polypenlarven, der Wimperplatte der Narcomedusen und Ctenophoren (und Trochophoren), der aktiven und passiven Schwimmgorgane des Siphonophorenpols — sollten ebenso im Auge behalten werden, wie die der circumpolaren Proliferationszone von Siphonophorenlarven (\*Stamm\*) und Narcomedusenlarven.

Wenigstens läßt sich nicht leugnen, daß hier die Möglichkeit einer einheitlichen und großzügigen Cölenteraten-Auffassung eher vorliegt als bei der jetzt herrschenden Gruppierung.]

Die Anfeizung dieser Beziehungsmöglichkeiten hat natürlich hauptsächlich einen programmatischen Wert. Sie soll zu neuer Fragestellung anregen und zur Untersuchung weit auseinanderliegender Ontogenien (Narcomedusen, Siphonophoren, Ctenophoren, Anneliden) unter gemeinsamen Gesichtspunkten.

\*                      \*

So ergaben sich denn nach den Befunden an *Veella* zunächst zwei Aufgaben, deren Inangriffnahme mir wiederum durch die dankenswerte Gastlichkeit des Laboratoire Russe de Zoologie in Villafranca und seines Leiters Dr. v. DAVIDOFF ermöglicht wurde.

Einmal galt es, die Entwicklung anderer Siphonophoren, zumal der typischen Pneumatophoriden, in vergleichende Untersuchung zu ziehen, anderseits mußte den scheinbaren Beziehungen zu Narcomedusen durch embryologische Arbeit nachgegangen werden.

Das Resultat widersprach auf beiden Seiten meinen Erwartungen: von den **Pneumatophoriden**, die nach METSCHNIKOFFS, CHUNS u. a. Forschungen den Chondrophoren im wesentlichen konform sich entwickeln sollten, erwartete ich nichts prinzipiell Neues, wohl aber eine detaillierte Übereinstimmung der Gasflaschenanlage mit der Luftflaschenentwicklung von *Veella*. Statt dessen ergab sich ein so tiefgreifender Unterschied, daß eine Ableitung des einen Organs vom andern unmöglich — und damit die Zugehörigkeit der Chondrophoren zu den Pneumatophoriden ausgeschlossen wurde.

Die *Veella*-Luftflasche ist eine manubriumlose Schwimmglocke, welche Luft durch die Schirmrandöffnung in die Glockenhöhle einpumpt (beim Auftauchen auf die Meeresoberfläche). Die Pneumatophoriden-Gasflasche, wie ich sie bei Agalmiden studierte, ist eine Meduse, deren (ectodermales)

<sup>6</sup> D. h. ihre Zurückführbarkeit auf die Aboralplatte der „Bipolaria“.

Manubrium, mit selbsterzeugtem Gas erfüllt, die Glockenhöhle restlos verdrängt.

Bei den **Narcomedusen** anderseits durfte ich kaum erwarten, nähere ontogenetische Belege für meine theoretischen Vorstellungen zu gewinnen, oder überhaupt wesentlich über **METSCHNIKOFFS** berühmte Arbeiten hinauszukommen, bot doch bei diesen einfachen Geschöpfen die moderne Technik nicht soviel Vorsprung gegenüber älteren Beobachtern, wie bei den Siphonophoren.

Doch gelang es immerhin, erstens bei der einen Gruppe, den nicht proliferierenden Äginiden, den Nachweis zu führen, daß die Entwicklung auch im einzelnen der Hydropolypontogenese (speziell bei *Tubularia*) gleicht. Zweitens wurde bei derselben Gattung *Solmundella* am Aboralpol die wimpernde Polscheibe, von der schon die Rede war, gefunden, welche hier die Stelle des bekannten Aboralstolo der proliferierenden Cunanthiden (Fig. 9a) vertritt. Endlich gelang es, bei einem Vertreter dieser zweiten Hauptgruppe der Narcomedusen, *Cunina parasitica*, die Entwicklung und die aborale Proliferation des Primärzoids festzustellen, sowie die bisher für die einzelnen *Cunina*-Arten divergierenden Befunde über Entstehung des Primärzoids zu einem einheitlichen Bilde zu ergänzen.

\* \* \*

Die Resultate können im einzelnen hier nur soweit geschildert werden, als für das Verständnis der Präparate bzw. Abbildungen notwendig ist. Eine eingehendere Schilderung der Agalmidenbefunde steht in der Zeitschrift für wissensch. Zoologie (Bd. 82) bevor, während ein näheres Eingehen auf die merkwürdigen Narcomedusenverhältnisse leider (im Interesse anderer Arbeiten) auf unbestimmte Zeit vertagt werden muß.

## II. Zur Narcomedusen-Entwicklung.

### 1. Die Larve von *Solmundella* (= *Aeginopsis*) *mediterranea* und die *Actinula* von *Tubularia*.

Die in Fig. 9 u. 10 wiedergegebenen Präparate zeigen zwei Längsschnitte von sehr ähnlicher Erscheinung. Der Polyp wie die Narcomeduse stellen einen zweischichtigen ovalen Sack dar, dessen einer Pol vom Mund eingenommen wird, während das Ectoderm des andern Pols verdickt ist.

Bei *Solmundella* sah ich hier (am lebenden Objekt) eine dichte Ansammlung von Nesselkapseln und eine terminale Gruppe von zartesten langen Wimpern, während das übrige Epithel nur kurz und



sehr spärlich bewimpert ist. Die Polplatte setzt sich erst später deutlicher gegen das Epithel ab (s. Abschnitt 2). Die beiden langen Tentakel entspringen zwischen Äquator und Aboralpol, sie sind von einer Reihe umgebildeter Entodermzellen (wie bekannt) ausgefüllt und enden mit je einem ovalen Nesselknopf (wie es übrigens auch die beiden ephemeren *Conaria*-Tentakel tun).

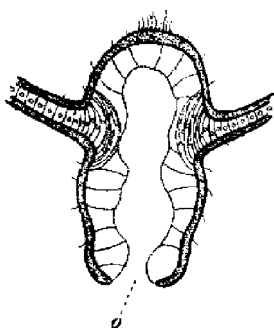


Fig. 9. Längsschnitt durch eine Larve der Narcomeduse *Solmundella* mit der Anlage der aboralen Wimperplatte (vgl. Fig. 11).

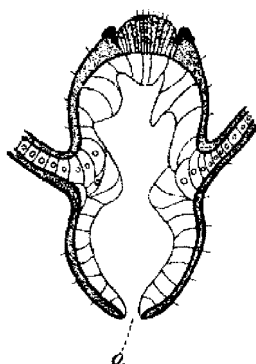


Fig. 10. Längsschnitt durch eine Larve des Hydropolypen *Tubularia* mit aboraler Haftscheibe.

Der *Actinula*-Schnitt zeigt eine Aboralplatte, die aus hohen pigmentierten Zylinderzellen gebildet wird und von einem Ringwall umgeben ist. Während die

Platte auf jungen Stadien bewimpert ist, scheidet sie später, vom Rande her beginnend, ein Secret aus, das beim demnächstigen Festsetzen gebraucht wird. (Es verhält sich färberisch genau so wie das Secret des aboralen *Conaria*-Pols, das nicht nur in der Luftflasche ausgeschieden wird, sondern auch außerhalb des Porus in dicker Schicht dem Pol aufliegt<sup>7</sup>).

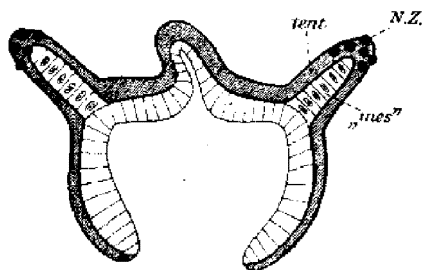


Fig. 9a. Optischer Längsschnitt durch eine *Gamina*-Larve mit der Anlage des aboralen Stolo prolifer (nach METSCHNIKOFF, aus Zool. Anz. Bd. 28. S. 290).

<sup>7</sup> Zu bemerken ist, daß bei der *Conaria* sowohl wie bei der *Actinula* der Ausscheidung des erstarrenden Secrets (Haftsubstanz = »Chitin«) das Auftreten von vielen kleinen pigmentartigen Körnchen im Plasma vorhergeht, die sich mit Eisenhämatein in beiden Füllen ganz ebenso schwärzen wie jene Secrete.

Vgl. »Entw. d. *Teilella*«, Zool. Jahrb. 04. Taf. 18, Fig. 9.) — Die Figuration des Ganzen entspricht genau dem *Solmundella*-Schnitt. Die Tentakel entspringen in gleicher Weise, ihre Entodermachse verhält sich ebenso zum Magenentoderm; nur sind auf diesem Stadium der *Actinula* natürlich bereits mehr als die zwei vom Schnitt getroffenen Tentakel vorhanden. Auch die Cunanthiden (Fig. 9a) entwickeln ja mehr als die zwei Primärtentakel.

## 2. Die Polplatte der ausgebildeten *Solmundella* (spec.?).

Bei einer Anzahl kleinerer Medusen mit bereits ausgebildeten Geschlechtsorganen, die den Tiefenplankton-Fängen des Laboratoire Russe entstammen, liegt am aboralen Pol eine gegen das flache Epithel scharf abgegrenzte, ovale Platte von dichtgedrängten Zylinderzellen, die eine Gruppe sehr zarter Wimpern tragen und eine Anzahl Nesselkapseln umschließen (Fig. 11). In der Umgebung dieser Platte fanden sich auf Flachpräparaten einige faserig verzweigte Zellen, in denen man, da sich identische Elemente auch im Epithel der Tentakel, zumal in der Nähe der Hebemuskeln derselben, fanden, vielleicht nervöse Elemente vermuten darf.

Diese Differenzierung fand sich nicht bei den gewöhnlichen *S. mediterranea*, die ich in größerer Anzahl, z. T. durch die Liebenswürdigkeit Prof. MAAS', von Neapel erhielt und auch in der Adria und bei Villafranca

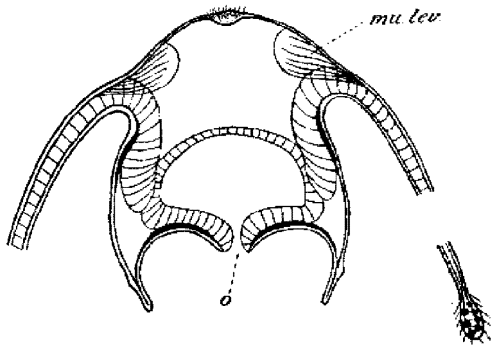


Fig. 11. Ausgebildete *Solmundella* (spec.?) mit aboraler Wimperplatte. *mu. lev.* epithelialer Hebemuskel der Tentakel. Rechts Tentakelende.

selbst an der Oberfläche fing. Es ist also denkbar, daß wir es mit einer neuen Abart oder Art, die besonders in größerer Tiefe lebt, zu tun haben. Die systematische Prüfung steht noch aus.

Der Befund erhält gleichwohl eine gewisse Bedeutung, wenn wir ihn mit der Mitteilung DAWYDOFFS zusammenhalten, der in der Sundasee ein Tier (*Hydraetema*) fand, das bis auf ein tief eingesenktes Wimperorgan des Scheitels und die komplizierte ebenfalls Ctenophoren-ähnliche Gestaltung des Magens durchaus einer typischen *Solmundella* gleicht (Zool. Anz. XXVII. S. 223).

Fig. 12.

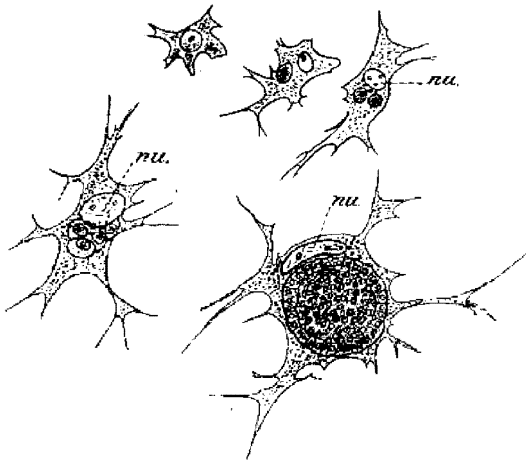


Fig. 13.

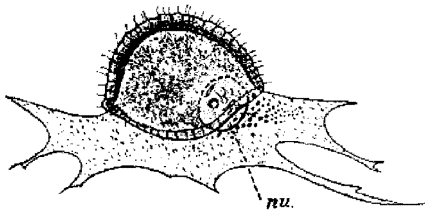


Fig. 14.

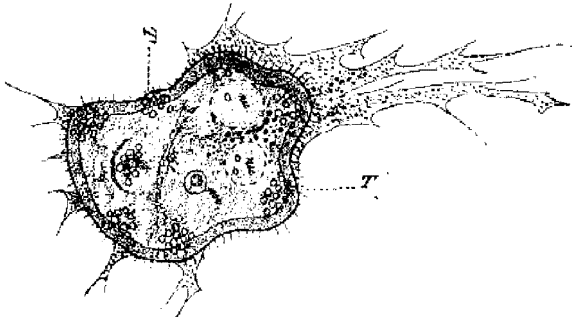


Fig. 12—14. Entwicklung von *Cunina parasitica* in der Gallerte und dem Gastrovascularsystem von *Carmarina*.

Fig. 12 oben: 3 Amöboid-Stadien aus der Gallerte. Larvenzellen (dunkle Kerne) noch nicht abgegrenzt. Unten: 2 Larven aus dem Ringkanal. Die Larvenzellen innerhalb der Phorocyte abgegrenzt, als Zellhaufen bzw. Zellplatte. *nu.* Kern der Phor. — Fig. 13: Die kappenförmige Larve, bestehend aus bewimpertem Ectoderm, mit darunterliegender Entodermis, sitzt der Phorocyte auf. — Fig. 14. Ältere Larve mit 8 rudimentären Tentakeln *T* (veränderliche Buckel mit je einer Nesselkapsel-Anhäufung). *por.* Schornsteinartige Anlage der ersten Knospe, auf der freien (aboralen) Fläche der Larve. *schl.* Schlitzöffnung der oralen Fläche, durch welche die Pseudopodien der Phor. austreten. *nu.* 2 Kerne der Phor. (Vorbereitung zur Teilung des Ganzen).

### 3. Zur Entwicklung von *Cunina* (*Cunoctantha*) *parasitica*.

Diese Narcomeduse schmarotzt auf dem Mundkegel von *Carmarina hastata*, wo sie die bekannten »Knospenähren« (HAECKEL, F. E. SCHULZE, MAAS) ausbildet.

Der Erzeuger dieser Stolonen sollte in die *Carmarina* als bewimperte Larve einwandern, die von ULJANIN fälschlich als *Gastrula* (»*Archigastrula invaginata*«!), von METSCHNIKOFF richtig als jedes Hohlraums entbehrende *Planula* (»*Amphiblastula*«, »*Parenchymella*«) beschrieben worden ist (Z. wiss. Zool. Bd. 36).

Die Larve enthält eine Riesenzelle, der sie als eine winpernde, zweischichtige Kappe aufsitzt, und welche METSCHNIKOFF geneigt ist, als entodermalen Ursprungs aufzufassen (während ULJANIN sie für eine Secretmasse hielt). Die Herkunft und erste Entwicklung der Einwanderer blieb unbekannt.

An *Cunina proboscoidea* machte METSCHNIKOFF eine andre Beobachtungsreihe, die mit dem eben Skizzierten nichts zu tun zu haben schien (Embr. Stud. an Medusen. Wien 86. Tafel XI).

Aus den ♂ und ♀ Gonaden dieser Tiere wandern amöboide Keimzellen aus, die sich in ihre Gallerte und Entodermkanäle begeben und sich hier durch Teilung vermehren. Solche »Amöboid-Zellen« legen sich schließlich zu je zwei zusammen (?) und die Zelle Nr. 1 nimmt die Zelle Nr. 2 in sich auf. Nr. 2 teilt sich dann als »Spore« innerhalb der stets ungeteilt verharrenden Nr. 1. Die »Spore« entwickelt sich so, immer von Nr. 1 umschlossen, zu einer *Planula*, bis die Wimpern hervorbrechen und die bereits vorher geschrumpfte Hüllzelle Nr. 1 abfällt.

Ein Hauptresultat meiner eignen *Cunina*-Untersuchung ist nun die sichere Homologie jener Hüllzelle bei *C. proboscoidea* mit der Tragzelle (*Phorocyte*) bei *C. parasitica*. Die immerhin noch genügend komplizierten Geneseverhältnisse der *Cuninen* werden dadurch wenigstens einigermaßen einheitlich.

Es zeigte sich folgendes (Fig. 12—14): In der Gallerte einer jungen *Carmarina* fanden sich in Mengen amöboide Zellen, teils mit einem, teils mit zwei, drei und mehr Kernen. Bei dreikernigen Stadien kann man den großen blasigen Kern der Amöboidzelle von den kleineren, in ihr enthaltenen Kernen der Larve deutlich unterscheiden, bei vier Larrenkernen kann man auch die Abgrenzung der einzelnen Zellen in der großen Zelle unterscheiden und schließlich gibt es ganz dasselbe Bild wie bei *C. proboscoidea*: Ein vielzelliger Keim wird von einer Zelle mit großem jetzt etwas flachgedrückten Kern umschlossen gehalten<sup>8</sup> (Fig. 12 rechts unten).

<sup>8</sup> Dieses Stadium hat, wie ich bei der Korrektur finde, auch KOROTNEFF beobachtet (Z. wiss. Zool. Bd. 51. S. 618).

Jetzt erst tritt eine Divergenz in der Entwicklung auf: während bei *C. proboscidea* die Hüllzelle zu schrumpfen beginnt, wächst sie bei unsrer Art mächtig heran. Die Larve aber befreit sich mit der äußeren wimpernden Fläche aus dem umhüllenden Plasma und sitzt nunmehr der Amöboid-Zelle wie die Schale der Schnecke auf (Fig. 13). Die Larve zeigt weiterhin sogar noch etwas von dem radiären Bau der medusenartigen *C. proboscidea*-Larve, indem nahe dem Rande ihrer flachen Außenseite acht geringe Anschwellungen (Tentakel) auftreten, die mit Nesselkapseln vollgestopft sind. Dadurch wird die Außenseite als Aboralfläche, ihre Mitte als Aboralpol sicher gestellt.

Schon sehr früh beginnt die Proliferation der auf ihrer Phorocyte ziemlich lebhaft herunkriechenden Larve. In ihrer Mitte zeigen sich eine oder mehrere lebhaft wimpernde Öffnungen, die zu kleinen Schornsteinen auswachsen und die ersten Knospen darstellen (vgl. CHUNS Schemata im BRONN, Cölenterata). Das weitere Auswachsen der Außenfläche zum Proliferationsschlauch ist bekannt, diese »Knospenähren« haften nach wie vor vermittelt der Phorocyte auf dem *Carmarina*-Mundkegel, auf den sie hingewandert sind.

Es bleibt die Frage offen, die uns aber in dem Gedankengang dieses Vortrags nicht zu beschäftigen braucht: woher kommen die einzelligen Amöboidzellen in der *Carmarina*-Gallerte? Sind es Eier oder sind es auch ungeschlechtliche »Sporen«-Zellen?<sup>2</sup>)

### III. Zur Entwicklung der Agalmiden (*Agalma Sarsii* und *Halitemma rubrum*).

Hier will ich mich sehr kurz fassen. Das Hauptresultat wurde bereits angegeben. Es zeigte sich, daß der Luftflasche und der Gasflasche nur die Anlage als Glockenkern gemeinsam ist. Die Glockenhöhle bei *Veella* wird ein mächtiger, luftgefüllter Hohlraum mit einer »chitin-artigen« Wandbekleidung (Fig. 15). Die Glockenhöhle der Agalmiden wird sehr frühzeitig schon ganz verdrängt, indem sich an ihrem Boden ein Kegel erhebt, den ich als Manubrium auffasse und der einen zweiten Hohlraum enthält (Fig. 17—19). Nach der Glockenhöhle zu ist er von einer dichten Substanz bekleidet,

<sup>2</sup> Nebenbei sei auch noch auf die eigentümliche Erscheinung hingewiesen, daß diese Larven sich auf allen Stadien zu teilen vermögen, und zwar ad libitum äqual, inäqual, in zwei oder mehr Teile. Zuerst teilt sich der Kern der Phorocyte, zuletzt der umschlossene oder aufsitzende Embryo. Diese starke Vermehrung ist um so weniger verständlich, als schließlich alle Larven den Mundkegel aufsuchen, wo sie sich in Mengen zusammendrängen und wo doch schließlich nur 2 bis 3 ausgebildete Knospenähren Platz und Nahrung finden.

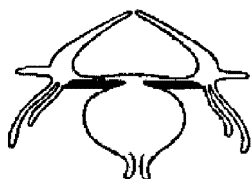


Fig. 15. Chondrophoren-Schema. Terminalmeduse mit geräumiger manubriumloser Glockenhöhle.



Fig. 16. Schema der typischen Pneumatophoridenlarve mit provisorischem Fallschirmdeckstück (punktiert) und einer Terminalmeduse, deren Glockenhöhle durch den Manubriumzapfen (grau) verdrängt wird.

die zum »chitinösen« Gasbehälter wird. Dieser Belag erreicht als bald die Wandung des Höhlenlumens, das damit definitiv verschwindet; an dem Übergang zwischen Manubrium und Glockenwandung (bei *Ri* Fig. 17) hört der Manubriumbelag natürlich auf und bildet

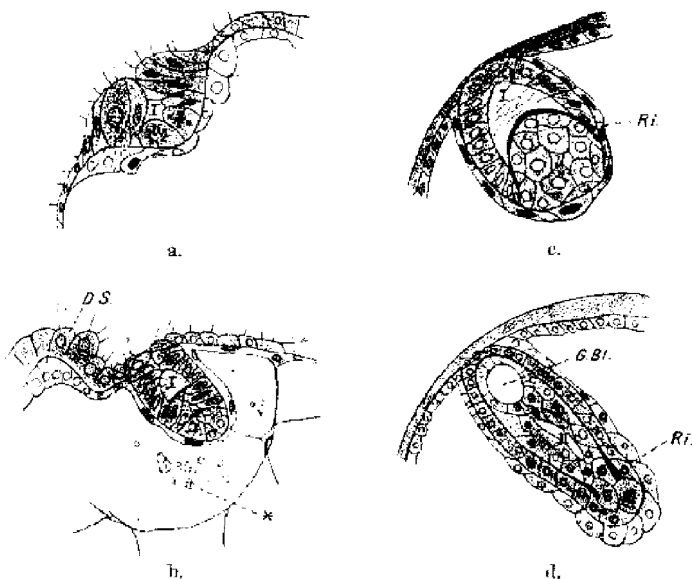


Fig. 17. Pneumatophorenentwicklung bei *Agalma*. a. Glockenkern mit Glockenhöhle (I). b, c. Am Boden der Glockenhöhle wächst der Manubriumzapfen mit Höhlung (II) und »Chitin«-belag (schwarz) hervor. *Ri*. Rand der Chitinkappe oder -flasche. d. Die Glockenhöhle ist durch den Manubriumzapfen ausgefüllt, dessen Zellen unter Bildung der primären Gasblase (*G.Bl.*) in Zerfall geraten.

hier den bekannten verdickten Ring, der bei allen Pneumatophoren die untere Öffnung der Chitinflasche umgibt (Cnux). Die Wurzel des Manubriums wächst unter Verlängerung der ganzen Flaschenanlage nach unten zu aus und bildet die Anlage des »Trichters« der Pneumatophore.

Der weitere Verlauf der Dinge ist kurz gesagt der: Die Zellen des Manubriums beginnen, sobald dasselbe die Glockenhöhle ganz erfüllt, der Aufquellung und sodann der Auflösung zu verfallen, und zwar im obersten Abschnitt, unter der Kuppel der Chitinflasche, zuerst. Dabei verschwindet häufig die Manubriumhöhle ganz oder

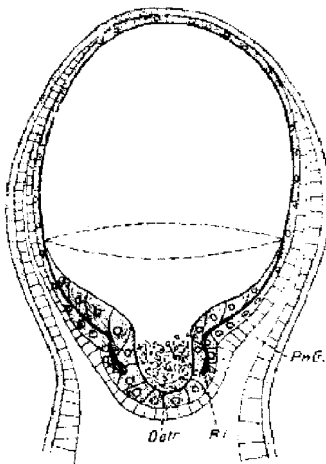


Fig. 18. Pneumatophore mit Gas erfüllt, das die Manubriumzellen bis auf den »Gasdrüsen«belag (durch die punktierte Linie nach oben begrenzt) von der Chitinflasche abgedrängt hat. Zellreste als Detritus (Detr.) im Trichter. Pn.G. Entodermgefäße.

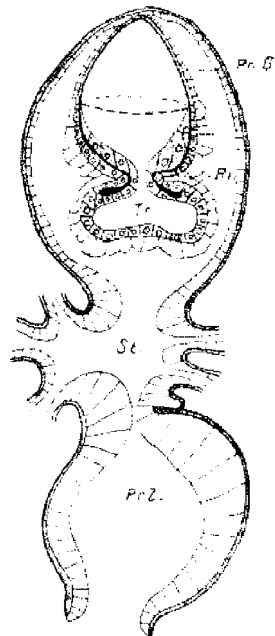


Fig. 19. Fertige *Agalma* Larve, bestehend aus der Pneumatophore mit geräumigem Trichter (Tr.), der Proliferationszone = Stamm (St., von den Anhängen sind nur die Ansätze gezeichnet) und dem Primärpolypen (Primärzoid Pr.Z.). Vgl. Fig. 16.

wenigstens bis auf einen schmalen Längsspalt. Nun tritt die erste Gasblase in dem zerfallenden Gewebe auf, die sich dann bald vergrößert, und das Manubriumgewebe allmählich nach dem Trichter zu verdrängt, während die Chitinflasche, bis auf einen bleibenden Belag im unteren Abschnitt (»Gasdrüse« Cnux), vom Gewebe (das sie ausgeschieden hat) ganz entblößt wird. Von den zerfallenen (wie ver-

brannten; Zellen bleibt schließlich im Trichter nur ein Häufchen körnigen Detritus übrig (Fig. 18), bis auch dieser verschwindet und nunmehr das bekannte typische Bild der Pneumatophore hergestellt wird (Fig. 19).

Soweit die Pneumatophore, die wahrscheinlich in allen Fällen — der allgemeinen Homologie des Baues (CHUN) entsprechend — in gleicher Weise entsteht.

Weiterhin zeigt sich, daß den Gattungen *Agalma* und *Halistemma* (*rubrum*) dieselbe Larvenform zukommt, die auch für *Physophora*, *Crytallodes*, *Athorybia* bekannt ist und als typische Pneumatophoridenlarve angesehen werden kann (Fig. 20 u. 21). Der von MERTSCHNIKOFF beschriebene abweichende Entwicklungstypus von *H. rubrum* konnte, ebenso wie ein dritter, für *H. (Cupulita) pictum* geschilderter Modus, auch bei *Agalma* künstlich — durch Sauerstoffmangel — hervorgerufen werden. (Näheres s. Z. wiss. Zool. Bd. 82.)

Die typische Pneumatophoridenlarve unterscheidet sich, außer durch die abweichende Bildung der Terminalmeduse, von den Larven der Calycophoriden und Chondrophoren auch durch das provisorische Fallschirmdeckstück, dessen Auftreten und Wiederverschwinden der Fertigstellung jener Meduse vorhergeht (Fig. 20, 21).

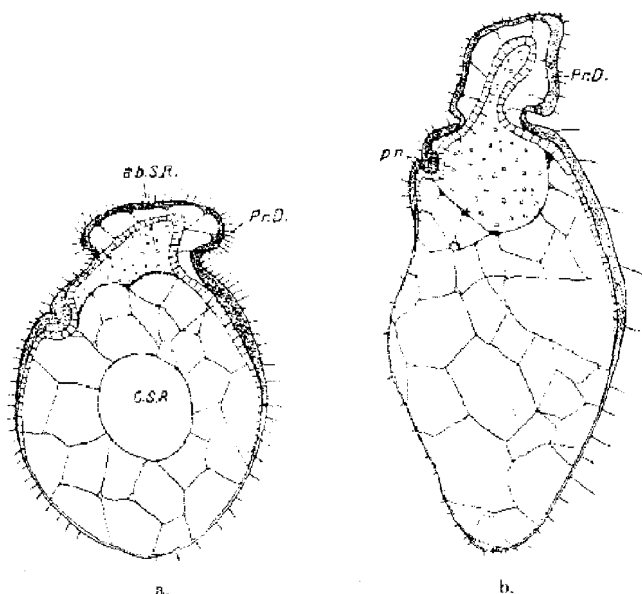


Fig. 20. Junge Larven von *Agalma* (a) und *Halistemma rubrum* (b).  
Pr.D. Fallschirmdeckstück-, pn. Pneumatophoren-Anlage (aus Z. w. Z. Bd. 82.)



Allen Siphonophorenlarven ist jedoch gemeinsam, daß sie bestehen aus:

Planula-Primärzoid . . . . .	= 1) Endpolyp, Centralpolyp,	
Aborale	{ circumpolare Prolife-	
Knospungszone		rationszone . . = 2) Stamm,
(Stolo) desselben		Terminalmeduse. = 3) primäre Schwimm-
	glocke, Luftflasche,	
	Gasflasche.	

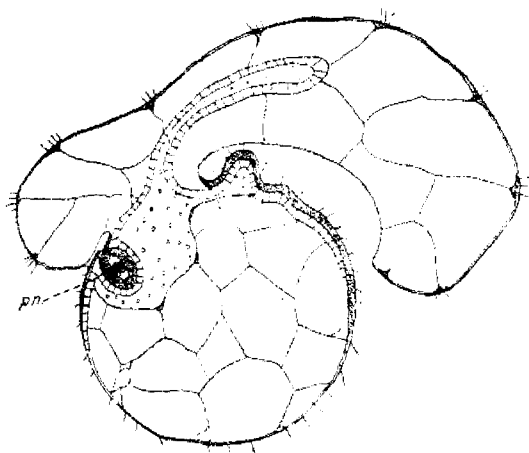


Fig. 21. *Agalmella*-Larve mit fertigem Fallschirmdeckstück. Pneumatophore wie Fig. 17 b.

Dadurch ist es ermöglicht, alle Siphonophoren von jenen pelagischen (den heutigen Narcomedusen relativ ähnlichen) Bipolarien<sup>10</sup> abzuleiten, die in der Vorgeschichte auch anderer Tierformen (z. B. Ctenophoren) eine bedeutsame Stellung einnehmen dürften. Die drei Wege zu den heutigen Chondrophoren, Calyphoriden und zumal Pneumatophoriden müssen sich frühzeitig getrennt haben.

<sup>10</sup> Vgl. S. 111.