

(Aus der Zoologischen Station Neapel¹.)

BEOBSACHTUNGEN ÜBER DAS SCHWEBEN DER SIPHONOPHOREN.

Von

WERNER JACOBS, München.

Mit 13 Textabbildungen (26 Einzelbildern).

(Eingegangen am 4. Mai 1937.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Einleitung	583
2. Beobachtungen an Physophoren	585
A. <i>Stephanomia bijuga</i>	585
Der normale Schwebezustand.	585
Die Gasabgabe	586
Die Neufüllung der Gasflasche	587
Die Feinheit der Regulation	591
Volumänderung der Gasflasche durch Muskeltätigkeit	592
B. Beobachtungen an anderen Physophoren	593
3. Beobachtungen an Calycophoren	596
4. Die Lage der Siphonophoren im Raum	599
Zusammenfassung	600
Schriftenverzeichnis	601

1. Einleitung.

Bei den Bewohnern des freien Wasserraumes kann man unterscheiden zwischen „Schwimmern“ und „Schwebern“. „Schwimmer“ sind Lebewesen, die stets schwerer sind als das Wasser und das Absinken durch aktive Körperbewegungen verhindern; die „Schweber“ dagegen können sich ebenso schwer wie das Wasser machen. Die Siphonophoren hat man wohl immer zu den Schwebern gerechnet. Aber es fehlt bisher an planmäßigen Beobachtungen hierüber. MOSER (1925) sagt in der Tat mit Recht: „Über die Physiologie der Siphonophoren ist so gut wie nichts bekannt.“ Das mag seinen Grund vor allem darin haben, daß diese sehr empfindlichen Lebewesen nur in warmen Meeren in größerer Menge auftreten, sich aber auch hier nur bei gutem Wetter erbeuten lassen und sich auch an Ort und Stelle nur kurze Zeit in Behältern halten lassen. Als man auf sie aufmerksam wurde, stand das Bestreben, ihren verwickelten Aufbau gestaltlich zu deuten, im Vordergrund. Es wurde sehr viel fixiertes Expeditionsmaterial bearbeitet. So kommt es, daß wir insbesondere in den zahlreichen Abhandlungen etwa aus der Mitte des

¹ Die Arbeit wurde durchgeführt mit Unterstützung der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Hierfür sowie für das weitgehende Entgegenkommen des Leiters der zoologischen Station Neapel, des Herrn Professor R. DOHRN, danke ich herzlich.

vorigen Jahrhunderts wohl eine Reihe von Gelegenheitsbeobachtungen am lebenden Tier finden, aber auch nicht mehr.

Das „Schweben“ von Tieren im Wasser wird erreicht durch Einlagerung leichter Stoffe. Diese können zusammendrückbar (Gase) oder nicht zusammendrückbar (Flüssigkeiten) sein. In dem einen Fall sind bezüglich des Schwebens ganz andere Bedingungen gegeben als in dem anderen. Ein „Flüssigkeitsschweber“ ist unabhängig von Druckänderungen, insbesondere unabhängig von dem Druck der auf ihm lastenden Wassersäule. Ein „Gasschweber“ kann mit einer bestimmten Gasmenge immer nur in einer bestimmten Wassertiefe schweben; mit dem Tiefer- und Höhersteigen ändert sich das Gasvolumen und damit das spezifische Gewicht. Gasschweber müssen daher in ausgedehntem Maße zu einer Regulation des Gasvolumens fähig sein. Für die Fische mit ihrer Schwimmblase liegen hierüber zahlreiche Untersuchungen vor (JACOBS, 1935). Das Verhalten der Siphonophoren ist im einzelnen nicht bekannt.

Man unterscheidet bei den Siphonophoren zwischen *Calycophoren* und *Physophoren*. Die letzteren tragen am oberen Ende des Stammes eine Gasflasche (Pneumatophor), die den ersteren fehlt. Diese Gasflasche wurde schon immer als hydrostatischer Apparat aufgefaßt. Mit ihrer Hilfe sollte der ganze Stock nicht nur zum Schweben, sondern durch Änderungen des Gasvolumens vielleicht auch zum Auf- und Absteigen gebracht werden. Nur MOSER (1924) meint, daß die Gasflasche bei vielen Arten nicht so sehr ein hydrostatisches als ein Sinnesorgan sei, da sie in der Regel viel zu klein sei, den oft sehr großen Stock zu tragen. Wir kommen später auf die Berechtigung dieses Einwandes zurück.

Bei einigen Physophoren (*Physalia*, *Veella*, *Porpita*) wird die Gasflasche so groß, daß die Tiere während des größten Teils ihres Lebens an der Wasseroberfläche treiben. Diese Arten, von denen ich keinen Vertreter beobachten konnte, scheiden wir weiterhin aus der Betrachtung aus.

Bei den Calycophoren wurde meistens der sog. „Saftbehälter“ (Somatocyste, Abb. 10) mit dem in ihm häufig vorhandenen Öltropfen als „Schwebeorgan“ gedeutet. Der Saftbehälter ist eine mit Entoderm ausgekleidete, blind geschlossene (selten verzweigte) Ausstülpung des obersten Teils der Stammhöhle; sie erstreckt sich in einen bestimmten Teil einer oder mehrerer Schwimmglocken, neben der Glockenhöhle hinziehend, und besitzt nicht selten eine für die Systematik verwertbare, bezeichnende Gestalt. Die Entodermzellen des Saftbehälters sind in bestimmten Teilen seiner Wand zu großen, mit Zellsaft gefüllten blasigen Gebilden umgewandelt; man erhält daher in bestimmter Ansicht den Eindruck eines grobmaschigen Wabenwerkes. Im blindgeschlossenen Ende des Saftbehälters liegt in der Regel ein (oder mehrere) Öltropfen. Und da nun mal Fett oben schwimmt, ist es verständlich, daß man den Saftbehälter mit dem Schweben in Zusammenhang brachte. Aber mehrere Untersucher wiesen schon darauf hin, daß dieser Öltropfen keineswegs immer

vorhanden ist (z. B. GEGENBAUR, 1854; MOSER, 1913). Man hat ihn auch des öfteren als Nahrungsreserve gedeutet. CHUN (1892) ist wohl der einzige, der einmal den Gedanken ausspricht, der wässrige Inhalt der außerordentlich stark vakuolisierten Zellen des Saftbehälters könne leichter sein als Meerwasser und so den Stock tragen. Genaues ist nicht bekannt. Wie die Calycophoren zu schweben vermögen, bleibt also einstweilen gänzlich dunkel.

Ich hatte Gelegenheit, in mehr oder weniger zahlreichen Stücken folgende Arten zu beobachten:

Physophoren: *Stephanomia bijuga* (DELLE CHIAJE) (= *Halistemma tergestinum* CLAUS), *Agalma elegans* (SARS) FEWKES, *Forskalia contorta* MILNE EDWARDS, *Forskalia edwardsi* KÖLLIKER, *Rhizophysa filiformis* (FORSKÅL) LAMARCK.

Calycophoren: *Galeolaria quadrivalvis* (BLAINVILLE), *Diphyes appendiculata* ESCHSCHOLTZ (= *D. sieboldii* KÖLLIKER), *Hippopodius hippopus* (FORSKÅL) SCHNEIDER (= *H. neapolitanus* KÖLLIKER).

Eine ebenso unerquickliche als verwickelte Angelegenheit ist die Systematik der Siphonophoren. Ich habe mich nach BIGELOW (1911) gerichtet, bei dem eine ausführliche Synonymie zu finden ist. Bezüglich der umstrittenen Systematik der Gattung *Forskalia* verweise ich auf BEDOT (1893), dessen Benennungsweise ich gefolgt bin.

2. Beobachtungen an Physophoren.

A. *Stephanomia bijuga*.

Diese Art, die ich am häufigsten beobachten konnte, ist schon des öfteren eingehend beschrieben worden (z. B. CLAUS, 1878; BIGELOW, 1911). Der sehr kontraktile Stamm mit seinen verschiedenen Anhängen hängt in der Ruhe stets senkrecht herab (Abb. 7b); auffallend gegenüber anderen Arten ist die geringe Zahl von Deckstücken. Den oberen Teil des Stammes nimmt die Säule der zweizeilig angeordneten Schwimglocken ein, die je nach der Größe der Kolonie in verschiedener Zahl ausgebildet sind. An der Spitze des Stammes steht die Gasflasche.

Der normale Schwebezustand der Tiere war in meinen Beobachtungsgläsern nur selten so, daß man von einem Schweben im freien Wasserraum sprechen konnte. Sie waren entweder zu schwer — d. h. sie lagen mit einem Teil ihres Stammes auf dem Boden, der Glockenteil mit der Gasflasche über dem Boden erhoben — oder zu leicht. In letzterem Falle steht die Gasflasche, oft sogar etwas umgebogen, direkt unterm Wasserspiegel, der Stamm hängt senkrecht nach unten. Dieser Ruhezustand wird oft unterbrochen durch Bewegungsvorgänge: durch plötzliche Stammkontraktionen wird der obere Teil mit Schwimglocken und Gasflasche nach unten, der untere Stammteil nach oben gezogen; der Stamm streckt sich wieder; in dem Augenblick, in dem die Gasflasche den Wasserspiegel berührt, zuckt der Stamm wieder zusammen;

mit Hilfe der Schwimmglocken kann das Tier wieder in die Höhe schwimmen, oder es steigt passiv auf. Auf dieses nervöse Auf und Ab, das ich auch im freien Meer vom Boot aus beobachten konnte, folgt eine mehr oder weniger lange Ruhepause.

Daß das Zuleichtsein ausschließlich durch die Gasflasche bedingt ist, zeigt ein einfacher Versuch: Abschneiden der Gasflasche bewirkt stets ein schnelles Absinken des Stammes. Auch kleine Stammstücke mit ihren Anhängen sowie einzelne Schwimmglocken sind stets schwerer als das Wasser. Die Gasflasche trägt also allein das ganze Tier. Wenigstens für diese Art besteht der Einwand MOSERS (1924), die Gasflasche sei zu klein als tragendes Organ, zu Unrecht.

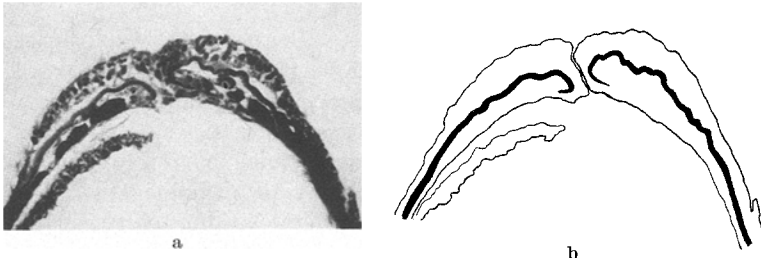


Abb. 1a und b. *Stephanomia bijuga*. a Längsschnitt durch das distale Ende der Gasflasche mit geschlossenem Porus; man sieht deutlich die Unterbrechung der Stützlamelle. b Umrißzeichnung der Aufnahme mit etwas verdeutlichter Wiedergabe des Porus (alle Zeichnungen fertigte Dr. R. EHRLICH an).

Die Gasabgabe. Das gleiche Tier kann leichter und schwerer sein als das Wasser. Es ist also ein Regulationsvermögen vorhanden; dabei muß das Volumen der Gasflasche sich ändern. Wenn man ein zu leichtes Tier reizt, z. B. durch Schütteln oder durch Anstoßen, so sieht man meistens nach einiger Zeit am distalen Ende der Gasflasche eine Gasblase austreten, die größer wird, noch einige Zeit an der Gasflasche haftet und sich dann löst. Das Tier sinkt dann meist zu schwer herab, flieht auf diese Weise in die Tiefe. Tiere, die bereits zu schwer sind, können durch Reizung ebenfalls noch zur Gasabgabe bewegt werden, auch wenn die Gasflasche nur noch schwach gefüllt ist. Spontane Gasabgabe, d. h. ohne daß der Beobachter einen Anlaß dafür bemerken kann, findet gelegentlich statt. Leicht aber gelingt es, bei Unterdruck die Tiere zur Gasabgabe zu veranlassen; sie verhalten sich dann ähnlich wie die physostomen Fische, die bei Unterdruck ebenfalls Gas aus der Schwimmblase austreten lassen. Die Gasabgabe wird ermöglicht durch einen distalen Porus der Gasflasche (Abb. 1), der durch einen Sphinkter verschlossen werden kann. In der Literatur gehen die Angaben über das Vorhandensein oder Fehlen eines distalen Porus bei verschiedenen Physophoren recht weit auseinander; sogar für die gleiche Art sind die Meinungen nicht immer übereinstimmend. Das mag einerseits an der verschiedenen

Feinheit der Untersuchungsverfahren liegen, andererseits aber ist zu beachten, daß die Arten sich nicht gleich verhalten, ein offener Porus kann da sein oder fehlen (CHUN, 1892). SCHNEIDER (1898) und neuerdings auch noch MOSER (1925) verwerten dies Merkmal sogar für die Systematik. MOSER unterscheidet bei den Physophoren zwei große Gruppen: 1. *Physonecta*, Gasflasche ohne distalen Porus; hierzu gehören u. a. *Forskalia*, *Agalma*, *Stephanomia*. 2. *Anecta*, mit distalem Porus, z. B. *Rhizophysa*. Wir stellen also fest, daß *Stephanomia bijuga* in dies System nicht hineinpaßt, daß demnach Vorhandensein oder Fehlen eines distalen Porus in der angegebenen Weise nicht systematisch ausgewertet werden kann. Durch Untersuchung weiterer Arten muß hier zunächst Klarheit geschaffen werden.

Man kann den Vorgang der Gasabgabe an einer abgeschnittenen Gasflasche unter dem Mikroskop genauer verfolgen (Abb. 2). Dann sieht man — dasselbe kann man auch am unverletzten Tier mit der Lupe beobachten —, wie vom Stamm her in Abständen von vielen Sekunden Kontraktionswellen über die Außenhaut der Gasflasche hinlaufen, hervorgerufen durch Kontraktionen der entodermalen Ringmuskulatur (CHUN, 1892). Die Folge ist eine bezeichnende Formveränderung der Gasflasche und des eigentlichen Gasbehälters: Er wird länger und schmaler. Wenn die Gasflasche stark gefüllt ist, sieht man nicht selten, wie die Gasblase einen basalen Buckel bekommt (Abb. 2b); es tritt also offenbar Gas in den „Trichter“ (Abb. 3) ein. Dieser Buckel ist gewöhnlich das Anzeichen dafür, daß distal bald Gas austreten wird (Abb. 2c). Dieser Austritt kann sehr schnell erfolgen. Manchmal aber sieht man die Gasblase ganz langsam vortreten; bei einer Kontraktionswelle der Ringmuskulatur wird das Gas zum Porus hinausgedrückt, ebbt die Welle ab, so kann das Gas sogar wieder in die Gasflasche zurücktreten. Es sind also bei der Gasabgabe Muskelkräfte tätig; das wird vor allem auch dann der Fall sein, wenn aus der bereits weitgehend entleerten Gasflasche noch Gas ausgestoßen wird. Am stärksten ist, wie man direkt sieht, die Muskulatur der Außenhaut der Gasflasche beteiligt. Über die Tätigkeit der sehr zarten Muskulatur des eigentlichen Gasbehälters vermag ich nichts zu sagen. Auch wie weit etwa die Elastizität der Gasblasenwand oder der Stützlamelle beteiligt ist, muß noch untersucht werden.

Die Neufüllung der Gasflasche. Daß eine entleerte Gasflasche sich sehr schnell wieder füllt, haben schon frühere Untersucher angegeben (z. B. CHUN, 1897; KEFERSTEIN-EHLERS, 1861). Bei *Stephanomia* konnte ich das gleiche beobachten. Ein Protokollauszug mag das zeigen.

Tier Nr. 27, gefangen am 22. 8. 36, beobachtet am 23. 8. 36. Das Tier befindet sich in einem Zylinder mit Zentimetereinteilung, so daß man ablesen kann, wie tief unter der Oberfläche die Gasflasche steht.

14⁵⁵: zu leicht am Wasserspiegel, so auch weiterhin, bis 15²⁷ bei einem plötzlichen Zusammensinken des Stammes Gas abgegeben wird. Das Tier sinkt ab. — 15³⁵: Gasflasche bei 24 cm, Stamm zum Teil am Boden aufliegend. — 15⁴¹: beginnt

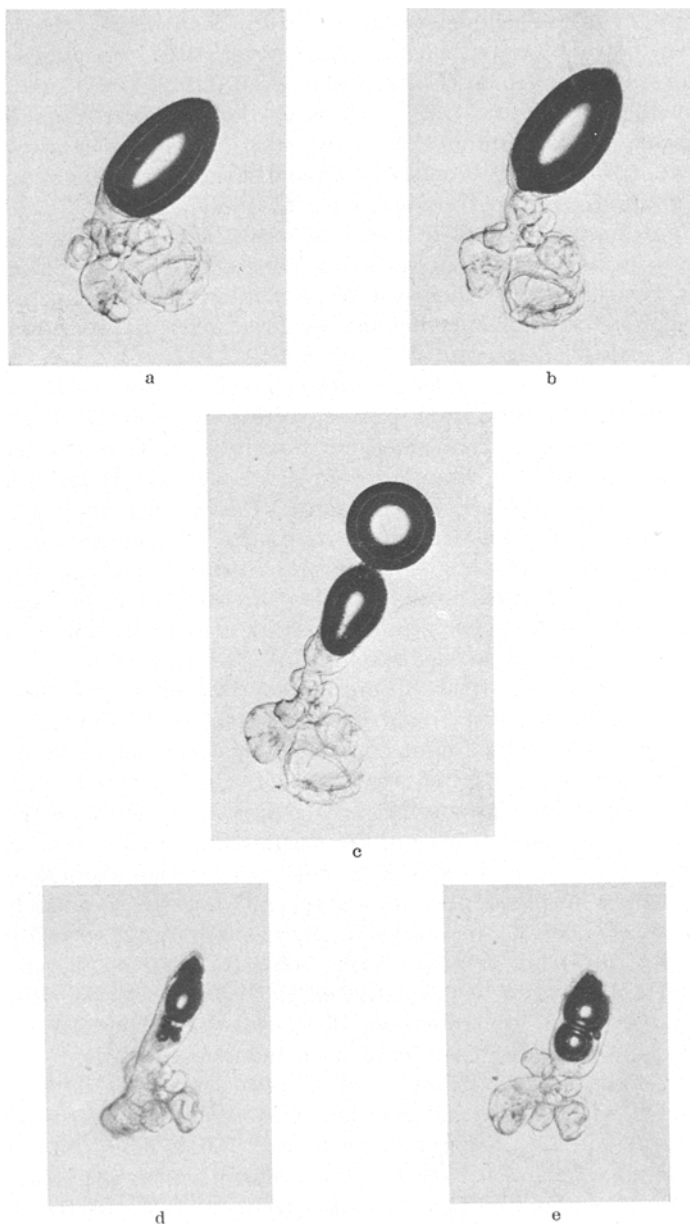


Abb. 2a—e. *Stephanomia bijuga*, die gleiche abgeschnittene Gasflasche in fünf kurz aufeinanderfolgenden Stadien: a normal gasgefüllt; b erstes Anzeichen baldiger Gasabgabe, Auftreten eines basalen Gasbuckels, bedingt durch Kontraktion der Gasflaschenmuskulatur; c Gasabgabe. Weiterhin wurde durch Druck auf das Deckgläschen das Gas größtenteils ausgetrieben. Darauf erfolgt d Neubildung von Gas als kleine Bläschen unter dem in der Gasflasche gebliebenen Gasrest; e die rasch größer werdenden neuen Gasbläschen fließen zu größeren Blasen zusammen.

langsam passiv zu steigen. — 16⁰⁰: schnell steigend, Gasflasche bei 4 cm. — 16⁰²: zu leicht am Spiegel. — 16¹⁵: spontane Abgabe von viel Gas, Absinken. — 16³⁰: schwebend, Gasflasche bei 21 cm. — 16⁴³: passiv aufsteigend. — 16⁵⁰: zu leicht am Spiegel.

Künstlich zu schwer gemachte Tiere (Gasabgabe bei Unterdruck, Verkleinerung der Gasflasche durch Überdruck) stellen ebenfalls das ausreichende Gasvolumen wieder her. Eine direkte Messung der sehr

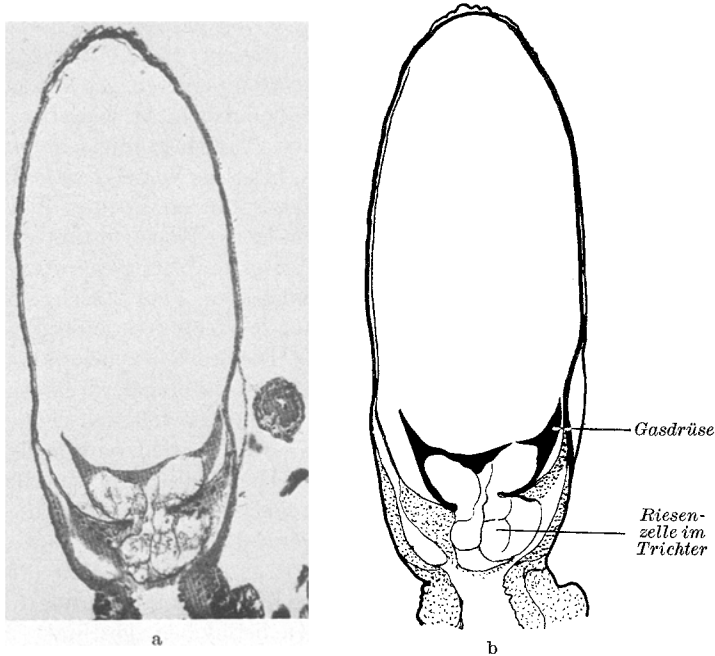


Abb. 3a und b. *Stephanomia bijuga*. Längsschnitt durch die Gasflasche, distaler Porus nicht getroffen. Die (etwas geschrumpfte) „Gasdrüse“ bildet den unteren Teil der Wand des Gasraumes. In die Gasdrüse dringen von unten aus dem „Trichter“ stark vakuolisierte „Riesenzellen“ ein.

kleinen Gasvolumina war bisher nicht möglich. Man kann den Erfolg der Gasbildung am Schwebeverhalten ablesen. Ein indirektes Bild vom Ablauf der Volumänderungen kann man auf folgende Weise gewinnen.

Auch eine abgeschnittene Gasflasche ist noch zur Gasneubildung fähig. Man bringt sie in eine Glasröhre, deren Oberfläche an einem Ende leicht ausgeblasen und abgeplattet ist und die an eine Apparatur zur Erzeugung von Über- oder Unterdruck angeschlossen wird. Die Röhre kommt unter das Mikroskop, der Schattenriß der Gasblase in der Gasflasche tritt sehr deutlich hervor; ihr Umriß in Seitenansicht wird mit Hilfe eines Zeichenapparates aufgezeichnet. Dabei ist darauf zu achten, daß man wirklich die volle Seitenansicht hat. Bei einigermaßen gefüllten Gasflaschen ist das stets der Fall. Indem man den Flächeninhalt der

unter verschiedenen Bedingungen gezeichneten Gasblasenumrisse ausmisst (z. B. durch Wägung der ausgeschnittenen Umrisse oder mit dem Planimeter), erhält man zugleich einen Anhaltspunkt über die Volumänderungen der Gasblase. Es war leider nicht möglich, den Umriß der Gasblase als Grundlage einer genauen volumetrischen Berechnung zu nehmen, da er keine regelmäßige Figur (Kreis oder Ellipse) darstellt.

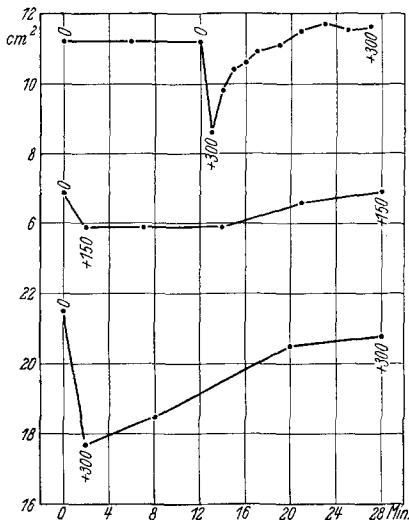


Abb. 4. *Stephanomia bijuga*. Volumzunahme der Gasflasche bei 3 verschiedenen Tieren, abgelesen an der Veränderung des Schattenrisses der Gasflasche. Abszisse: Zeit in Minuten, von Versuchsbeginn an gerechnet; Ordinate: Quadratcentimeter der Schattenrißfläche der Gasflasche bei der betreffenden Vergrößerung. Die Zahlen 0, 150 und 300 geben die Höhe des Überdruckes zur betreffenden Zeit in Millimeter Quecksilber an.

Eine volumetrische Auswertung wäre auch schon deshalb unstatthaft, da in diesem Falle — mangels einer vollkommeneren Apparatur — die Silhouette nicht zwischen zwei planen Platten gezeichnet wurde, also wohl etwas verzerrt war. Es wurden daher die ermittelten Flächenwerte direkt zur Konstruktion von Kurven verwertet, die gleichwohl ein zwar indirektes, aber anschauliches Bild von den Volumveränderungen geben.

Die drei Kurven der Abb. 4 zeigen, wie das durch Überdruck zu klein gewordene Gasvolumen bei bleibendem Überdruck wieder ausgeglichen wird.

Die Neubildung von Gas ist besonders eindrucksvoll dann zu sehen, wenn die Gasflasche ganz oder fast ganz entleert ist. Man erreicht das leicht durch einen Druck auf das mit Wachsfüßchen gestützte Deckglas. Sofort nach der Entleerung sieht man am Grunde des Gasbehälters, in der Region des „Trichters“ eine Reihe von kleinen Gasblasen auftreten

(Abb. 2d), die im Laufe weniger Sekunden größer werden und miteinander verschmelzen (Abb. 2e). Man kann diesen Versuch bei der gleichen Gasflasche 3—4mal kurz hintereinander machen; die Gasbildung erfolgt dabei immer langsamer und versiegt schließlich ganz.

Als Ort der Gasbildung wird in der Literatur (CHUN, 1897) immer die sog. „Gasdrüse“ (Abb. 3) angegeben. SCHNEIDER (1898) nimmt an, daß auch die vom Trichter in die Gasdrüse eindringenden verzweigten „Riesenzellen“ mit sehr lockerem Plasma irgendwie an der Gasbildung beteiligt sind. Aus eigener Erfahrung kann ich über den genauen Ort der Gasbildung wie über die Natur des Gases (für die üblichen Analyseverfahren zu geringe Gasmengen) bisher noch nichts aussagen. Die Untersuchungen werden aber fortgesetzt.

Die Feinheit der Regulation. Es liegt nahe, die Gasflasche der Siphonophoren mit der Schwimmblase der Fische zu vergleichen. Auch die Fische haben nur deshalb einen großen Vorteil von ihrer Schwimmblase, weil sie das Schwimmblasenvolumen verschiedensten Bedingungen anpassen können (JACOBS, 1935). Diese Anpassung arbeitet bei manchen Fischen außerordentlich fein. Bei Barschen z. B. werden schon die durch größere normale Luftdruckschwankungen bedingten Volumschwankungen der Schwimmblase ausgeglichen. Die Elritze antwortet auf Druckänderungen von wenigen Millimetern Quecksilber mit kompensatorischen Flossenbewegungen und Volumänderungen der Schwimmblase (FRANZ, noch unveröffentlicht). Wie verhält sich demgegenüber vergleichsweise *Stephanomia*? Es war schon erwähnt, daß *Stephanomia* in den oberen Wasserschichten meistens nicht schwebt, sondern zu leicht an der Wasseroberfläche steht. Es ist also gar nicht der so empfindliche Zustand des Schwebens in einer bestimmten Wasserebene gegeben; in einem gewissen Bereich bleiben daher z. B. Druckänderungen ohne Einfluß auf den Schwebezustand. Die Größe dieses Spielraums ist verschieden. Das erkennt man daran, wann bei Druckzunahme das Tier gerade zu sinken beginnt. Manchmal genügt ein Überdruck von 60 mm Hg, um das Tier zum Sinken zu bringen, bei einem anderen Tier reichen 300 mm Hg noch nicht dazu aus. Auch das gleiche Tier, das zu leicht am Spiegel hängt, beginnt zu verschiedenen Zeiten bei verschiedenem Überdruck zu sinken, hat also verschieden viel Gas in der Gasflasche.

In diesem Zustand des Zuleichtseins macht es offenbar gar nichts aus, ob etwas mehr oder etwas weniger Last an der Gasflasche hängt. Es gelingt durch einen raschen Schnitt Stücke vom Stamm zu entfernen, ohne daß diese Gewichtserleichterung durch eine kompensatorische Gasabgabe ausgeglichen wird. Es gelingt sogar, die Gasflasche eines zu leichten Tieres abzuschneiden, ohne daß längere Zeit darauf eine Gasabgabe einsetzt. Und wenn schon wegen der starken Reizung eine teilweise Entleerung der isolierten Gasflasche stattfindet, so füllt sie sich doch in der Regel wieder zu der normalen Größe auf. Mit der verschieden starken Füllung der Gasflasche wird es auch zusammenhängen, daß man verschieden starke Unterdrucke anwenden muß, um Gasabgabe zu erzwingen. In einer Reihe von Versuchen mit Tieren, die zu leicht am Wasserspiegel hingen, betrug der Spielraum — 78 bis — 300 mm Hg. Ziemlich häufig trat bei — 160 bis — 180 mm Hg Gas aus. Andererseits fand ich nicht selten, daß bei einem Unterdruck von — 200, ja sogar von — 300 mm Hg in einer längeren Beobachtungszeit kein Gas abgegeben wurde. Es ließ sich ferner keine klare Beziehung zwischen der Menge des abgegebenen Gases — abgelesen am Schwebeverhalten — und der Stärke des Reizes finden. Der Erfolg der Gasabgabe ist ein sehr verschiedener. Bei spontaner Gasabgabe z. B. braucht durchaus nicht immer ein Absinken des Tieres die Folge zu sein; die abgegebene

Gasmenge kann so klein sein, daß das Tier zu leicht bleibt. Auch bei der Gasabgabe bei Unterdruck ist das Ergebnis verschieden. Eine genaue Dosierung der Gasabgabe findet offenbar nicht statt.

Volumänderung der Gasflasche durch Muskeltätigkeit. Volumänderungen durch Gasabgabe und Gasneubildung spielen zweifelsohne die Hauptrolle bei *Stephanomia*. Da jedoch in der Gasflaschenwand eine wohlausgebildete Muskulatur vorhanden ist (CHUN, 1897, SCHNEIDER, 1898) und da wir diese Muskulatur beim Vorgang der Gasabgabe in

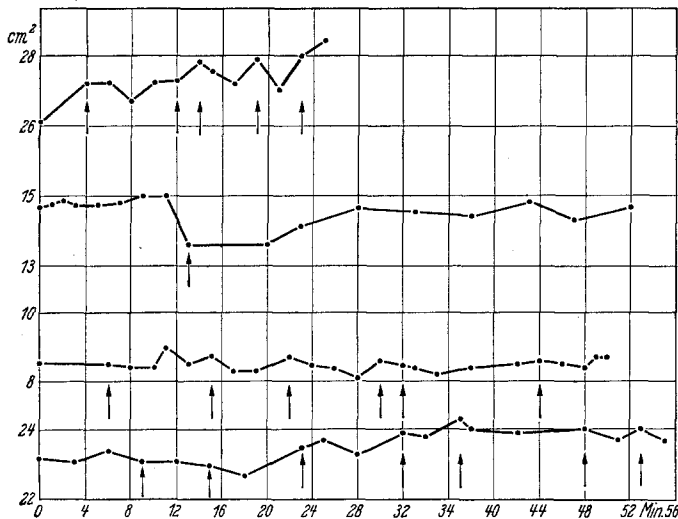


Abb. 5. *Stephanomia bijuga*, geringe Volumschwankungen 4 isolierter Gasflaschen bei mechanischer Reizung (Schütteln, Berühren), abgelesen an der Änderung der Schattenrißfläche. Abszisse: Zeit von Versuchsbeginn an. Ordinate: Quadratcentimeter der Schattenrißfläche. Die Pfeile geben an, daß kurz vor dem Meßpunkt, unter dem sie stehen, mechanisch gereizt wurde. Die Reizung kann ganz ohne Einfluß sein, hat häufiger eine geringe Volumzunahme, gelegentlich eine Volumabnahme zur Folge.

Tätigkeit sehen, ist die Frage berechtigt, ob nicht auch ohne Änderung der Gasmenge, allein durch die Tätigkeit der Muskulatur, z. B. durch Volumverkleinerung das Schwebeverhalten beeinflußt werden kann. Eine entsprechende Vorstellung für die Schwimmblase der Fische hatte bekanntlich BORELLI entwickelt; sie hat sich für die mit Schwimmblasenmuskulatur versehene Elritze neuerdings in gewissen Grenzen als richtig erwiesen (FRANZ, noch unveröffentlicht). Ähnliche Ansichten sind auch hier und da für die Siphonophoren geäußert worden (CHUN, 1892).

Bei einem kleinen Tier mit 2 Glocken und etwa 12 cm langem Stamm konnte ich folgendes beobachten:

Stephanomia Nr. 38; 22. 9. 36, in einem Zylinder mit Zentimetereinteilung.

Etwa 15²²: Hinteres Stammende am Boden aufliegend. Beginnt auf leichte Erschütterung passiv zu steigen, bis die Gasflasche bei 6 cm (unter dem Wasserspiegel) steht, dann Absinken bis der Stamm gerade den Gefäßboden nicht berührt. — 15³⁰: passiv steigend, Gasflasche bei 16 cm. — 15³²: Gasflasche bei 10,5 cm, beginnt

passiv zu fallen. — 15³⁴: Gasflasche bei 13 cm; passiv fallend; Austritt einer Gasblase; sinkend. — 15³⁵: Gasflasche bei 30 cm, Stamm am Gefäßboden aufliegend. — 16²⁰: schwebt gerade, Stammende dicht über dem Boden, Gasflasche bei 22 cm. Dann ganz langsam steigend, bis die Gasflasche bei 8 cm ist. Dann wieder sinkend (keine Gasabgabe). — 16³⁰: Gasflasche bei 25,5 cm, Stamm zum Teil am Boden aufliegend. — 16⁴⁰: beginnt langsam zu steigen. — 16⁴⁴: Gasflasche bei 6 cm; Stillstand. — 16⁴⁵: langsam sinkend. — 16⁴⁷: Gasflasche bei 11 cm; rasch sinkend. — 16⁵⁰: Gasflasche bei 25 cm; Stamm zum Teil am Boden aufliegend.

Diese Beobachtungen sind nur so zu begreifen, daß das Gasvolumen des zu leichten, aufsteigenden Tieres aktiv verkleinert wurde, so daß ein Absinken ohne Gasabgabe eintreten konnte. Für das Vorhandensein einer Gasabsorption, die hier sehr schnell stattfinden müßte, habe ich überhaupt keine Anhaltspunkte. Es ist vielmehr anzunehmen, daß die Volumverminderung durch Muskelkraft geschah. Daß es etwas Derartiges gibt, dafür sprechen auch noch einige andere Beobachtungen.

Bei mechanischer Reizung isolierter Gasflaschen kann man nicht selten leichte Volumveränderungen, teils Zunahme, teils Abnahme, bemerken. Das zeigen die nach der Schattenrißmethode konstruierten Kurven Abb. 5; daß es sich bei diesen Volumänderungen um Muskeltätigkeit handelt, kann man manchmal direkt beobachten.

Wenn man auf eine Gasflasche Unterdruck einwirken läßt, so ist gewöhnlich Gasabgabe die Folge. Aber manchmal sieht man, daß zuvor die durch den Unterdruck erweiterte Gasblase in wenigen Minuten wieder etwas kleiner wird (Abb. 6). Auch das ist wohl nur durch die Tätigkeit der Muskulatur zu begreifen.

Gleichwohl darf man die Bedeutung der Gasflaschenmuskulatur für aktive Volumänderung bei *Stephanomia* nicht überschätzen, da die Gasflaschenfüllung in der Regel nicht auf das Schweben in einem bestimmten Wasserhorizont unter der Oberfläche eingestellt ist. Die vorherrschende Art der Regulierung ist bei *Stephanomia* die durch Gasabgabe und Gasneubildung.

B. Beobachtungen an anderen Physophoren.

Die außer *Stephanomia* von mir beobachteten 4 Arten (*Rhizophysa filiformis*, *Agalma elegans*, *Forskalia contorta* und *F. edwardsi*) lassen sich nach Bau und Verhalten in zwei Gruppen ordnen.

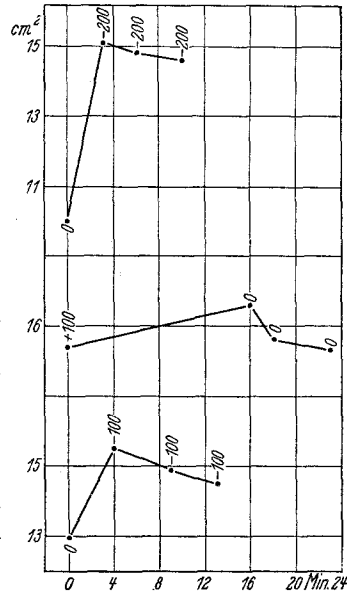


Abb. 6. *Stephanomia bijuga*, Volumabnahme isolierter Gasflaschen bei Unterdruck, ohne Gasabgabe, festgestellt nach der Schattenrißmethode (wie Abb. 4 und 5).

1. *Agalma* und *Forskalia*: Schwimmglocken und sehr viele gallertartige Deckstücke vorhanden (Abb. 7c). Ruhelage: Stamm nicht senkrecht herabhängend, sondern mehr oder weniger horizontal, guirlandenartig.



Abb. 7a—c. Vereinfachte Habitusbilder (ohne Fangfäden) von a *Rhizophysa filiformis* (im Anschluß an HAECKEL, 1888), b *Stephanomia bijuga* (im Anschluß an CHUN, 1897), c *Agalma elegans* (nach fixiertem Präparat). *Rhizophysa*: keine Deckstücke, keine Schwimmglocken, Gasflasche mit distalem Porus, *Stephanomia*: Wenig Deckstücke, Schwimmglocken, Gasflasche mit distalem Porus. *Agalma* (ähnlich auch *Forskalia*): massenhaft gallertige Deckstücke, die leichter sind als Wasser, Schwimmglocken, Gasflasche ohne distalen Porus.

2. *Rhizophysa*: Keine Schwimmglocken und keine Deckstücke vorhanden (Abbildung 7a). Ruhelage: Stamm in der Ruhe stets senkrecht herabhängend. In bezug auf die Bewegungsorgane und den gerade durch die Deckstücke mitbestimmten Habitus sind also große Unterschiede da. Bei *Forskalia*, insbesondere bei *F. edwardsi* fällt die Kleinheit der Gasflasche gegenüber dem oft sehr mächtigen Körper besonders in Erscheinung.

Wieweit die Gasflasche tatsächlich Trägerin des ganzen Körpers ist, kann wiederum die Zergliederung zeigen. Bei *Rhizophysa* trägt wie bei *Stephanomia* die Gasflasche allein den ganzen Körper. Anders *Agalma* und *Forskalia*. Schneidet man bei diesen die Gasflasche ab, so ändert sich kaum etwas an der Gesamthaltung des Tieres; nur das Vorderende des Stammes neigt sich nach unten. Zerlegt man den Körper einer *Agalma* oder *Forskalia* weiter, so zeigt sich, daß ein Einzelstück dann zu schweben vermag, wenn es mit einer genügenden Zahl von Deckstücken besetzt ist.

Bei der Gattung *Forskalia* sitzen die Freßstücke mit einem ziemlich langen Stiel am Stamm. Stämme und Stiele sind von einer Unzahl vollkommen durchsichtiger gallertiger Deckstücke besetzt; wenn man ein Tier aus dem Wasser hebt, sieht es aus wie ein Tannenzapfen aus Gallerte. Schneidet man ein Stück von dem Stamm ab, so schwebt es genau so im Wasser wie vorher. Dasselbe gilt für einen Freßpolypen mit Stiel, wofern

es nur gelingt, die sehr lose sitzenden Deckstücke zu schonen. Der Freßpolyp allein aber sinkt rasch zu Boden. Isolierte Deckstücke sind stets leichter als Wasser. Da sie sehr leicht abfallen, findet man in einem Glas mit einer stark gestörten *Forskalia* die Wasseroberfläche bedeckt mit einer Unzahl von Deckstücken; eine ganze Gallertschicht schwimmt auf dem Wasser; nicht anders ist es bei *Agalma elegans*.

Auch die Schwimmglocken von *Agalma* und *Forskalia* sind im Gegensatz zu denen von *Stephanomia* leichter oder ebenso schwer wie das Wasser. Wie die Abb. 8 zeigt, ist bei den Glocken von *Agalma* und *Forskalia*, im Gegensatz zu den absinkenden Glocken von

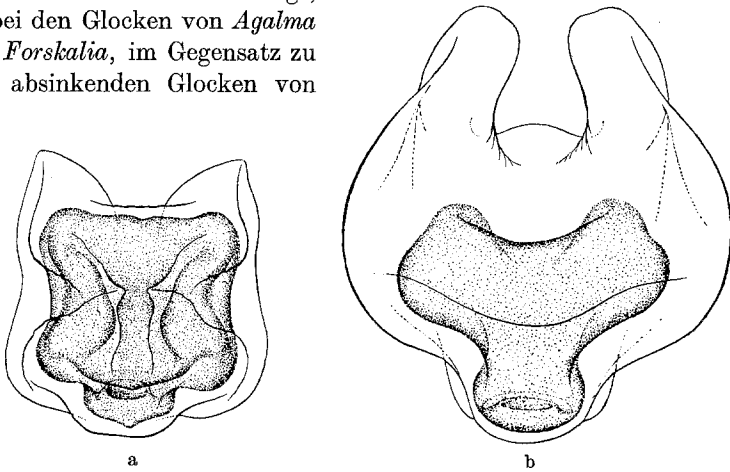


Abb. 8a und b. Schwimmglocken von a *Stephanomia bijuga*, mit wenig Gallertmasse, sinken im Wasser ab; b *Agalma elegans* mit viel Gallertmasse, sind ebenso schwer oder leichter als Wasser.

Stephanomia der Gallertteil gegenüber dem Glockenhöhhlenteil stärker ausgebildet.

Die Haupttragearbeit wird bei *Forskalia* und *Agalma* also durch Gallertmassen geleistet, im Gegensatz zu *Stephanomia* und *Rhizophysa*, die ganz auf die Gasflasche angewiesen sind. Es ist zu erwarten, daß diese Verschiedenheit sich auch in dem Regulationsvermögen widerspiegelt. Mir standen leider nur 2 Exemplare von *Rhizophysa* zur Verfügung. An dem einen konnte ich distal Gasabgabe beobachten. Das stimmt überein mit Beobachtungen von HAECKEL (1869) und FEWKES (1879) und mit den Angaben von CHUN (1897), der auf Schnitten durch die Gasflasche einen distalen Porus fand und abbildete. Ferner konnte ich einmal beobachten, daß ein Tier ohne aktive Stammbewegung und ohne Gasabgabe auf- und abstieg. Es dürfte sich hierbei um Volumänderungen der Gasflasche durch Muskelwirkung handeln. Weitere Beobachtungen sind erwünscht.

Bei *Forskalia* konnte ich auch bei Unterdruck von — 300 mm Hg, bei *Agalma* von — 460 mm Hg distal keine Gasabgabe erzwingen. Die

Folge so starker Druckminderung war vielmehr, daß sich die Gasblase in den Trichter hinein vorwölbte, und daß schließlich Gas in den Hohlraum des Stammeseintrat (Abb. 9).

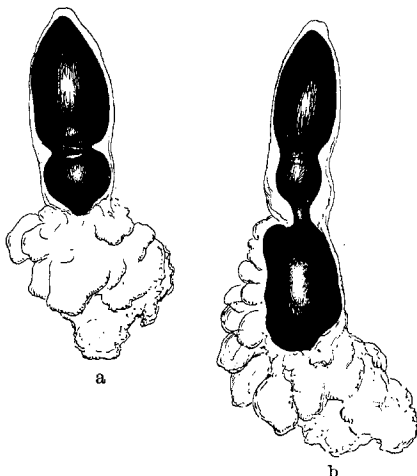


Abb. 9a und b. Gasflasche von *Agalma*, a normal, b bei Unterdruck von — 460 mm Hg. Da ein distaler Porus fehlt, tritt das Gas bruchsackartig in den Stamm ein (nach einer Aufnahme).

Die Gasflasche besitzt also offenbar keinen distalen Porus; an Schnitten durch die Gasflaschen der drei Arten konnte ich das bestätigen. Für diese Arten sind also die Angaben von SCHNEIDER (1898) bzw. MOSER (1925) richtig. Gasabgabe für eine Flucht in die Tiefe hätte hier wegen des Auftriebes der gallertartigen Deckstücke auch keinen Sinn.

Unabhängig von der systematischen Eingliederung lassen sich bezüglich der Bedeutung der Gasflasche die von mir beobachteten Arten in einer biologischen Reihe ordnen:

<i>Rhizophysa</i>	<i>Stephanomia</i>	<i>Agalma</i> , Forskalia
Gasflasche trägt allein den Körper. Keine Deckstücke und Schwimglocken, Auf- und Absteigen durch Stammkontraktionen und durch Volumänderung der Gasflasche. Gasabgabe durch distalen Porus möglich	Gasflasche trägt allein den Körper. Wenig Deckstücke. Auf- und Absteigen durch Stammkontraktionen mit Hilfe der Schwimglocken und durch Volumänderungen der Gasflasche. Gasabgabe durch distalen Porus; rege Gassekretion	Gasflasche trägt nur das vorderste Stammende mit den jungen Schwimglocken; alles andere tragen die zahlreichen gallertigen Deckstücke. Auf- und Absteigen durch aktives Schwimmen; Änderungen des spezifischen Gewichtes bisher nicht beobachtet. Gasabgabe nicht möglich, da kein distaler Porus vorhanden

Weitere Untersuchungen müssen zeigen, in welcher Weise das biologische System, das sich hier anbahnt, in die Tiefe und die Breite zu ergänzen ist.

3. Beobachtungen an Calycophoren.

Meine Beobachtungen erstrecken sich auf die beiden Diphyiden: *Galeolaria quadrivalvis* und *Diphyes appendiculata*, und auf die Polyphyide *Hippopodius hippopus*. Alle drei vermögen im Wasser zu schweben und nehmen dabei eine bestimmte Haltung ein. *Hippopodius* und *Diphyes* können auch zeitweise schwerer oder leichter sein als Wasser;

doch spielen sich diese Änderungen des spezifischen Gewichtes nur recht langsam, im Verlauf von $\frac{1}{2}$ —1 Stunde ab.

Welches ist der tragende Körperteil? Zunächst ließ sich für die drei beobachteten Arten eindeutig feststellen, daß der Öltropfen in der Somatocyste nicht als Schwebevorrichtung aufzufassen ist. Bei *Diphyes* und *Galeolaria* besitzt nur die Oberglocke einen Saftbehälter (Abb. 10). Dieser ist bei *Galeolaria* sehr klein und bedeutungslos für das Schweben. Denn die Zergliederung des Körpers von *Galeolaria* zeigt, daß nicht die Vorderglocke, sondern die aufwärts gerichtete, mit einer dicken Gallertwand versehene Hinterglocke leichter als Wasser und das Stammvorderende trägt. *Diphyes* hat zwar einen großen Saftbehälter,

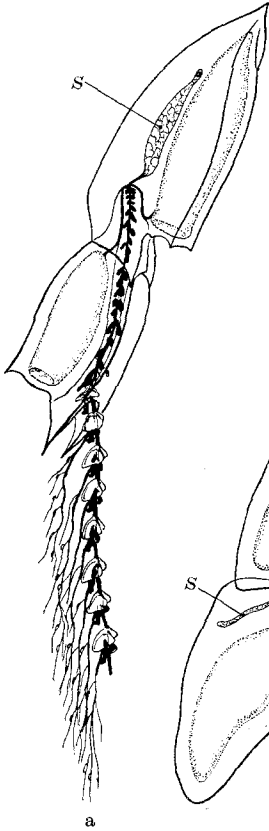


Abb. 10a und b.

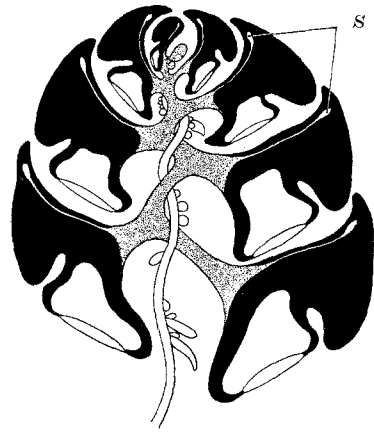
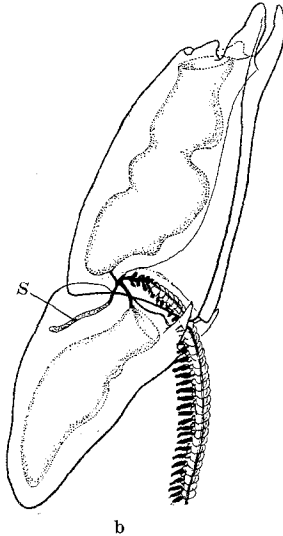


Abb. 11.

Abb. 10a und b. Vorderende von a *Diphyes appendiculata*, b *Galeolaria quadrivalvis* in natürlicher Lage (nach Photographien). Bei *Diphyes* ist die Oberglocke leichter als die Unterglocke und daher aufwärts gerichtet; bei *Galeolaria* ist das Umgekehrte der Fall. S Saftbehälter in der Oberglocke.

Abb. 11. *Hippopodius*. Längsschnitt durch den Schwimmglockenteil; Gallerte schwarz. (In Anlehnung an RICHTER, 1907.) S Saftbehälter.

doch ist nicht immer ein Öltropfen vorhanden. Das gleiche Tier kann, ob es nun einen Öltropfen besitzt oder nicht, schwerer, leichter oder ebenso schwer wie das Wasser sein. *Hippopodius* (Abb. 11, 13) besitzt in jeder seiner mit dicker Gallerthaube versehenen flachhöhligen Schwimmglocken einen zarten Saftbehälter. Tragendes Element sind diese gallertigen Schwimmglocken. Wenn man ein schwebendes Tier zergliedert, so

erweisen sich die großen Glocken stets als leichter, alle anderen Teile aber schwerer als Wasser. An diesem Verhalten ändert sich auch dann nichts, wenn man den Saftbehälter aus den Schwimglocken herauspräpariert.

Während für *Diphyes* das tragende Prinzip noch nicht einwandfrei erkannt ist, steht für *Galeolaria* und *Hippopodius* fest, daß das Tier durch die Gallertmassen der Schwimglocken, bei *Galeolaria* insbesondere der Hinterglocke, getragen wird. Dazu kommen bei *Galeolaria* noch die

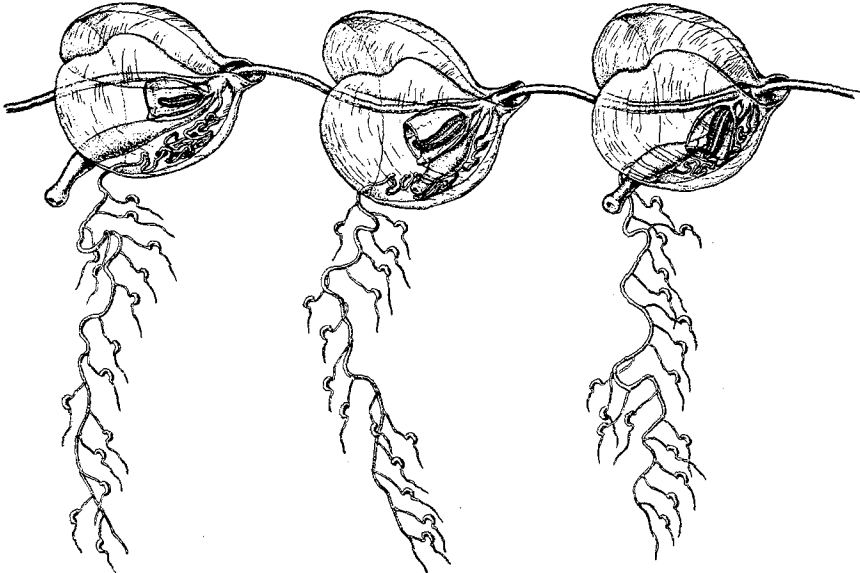


Abb. 12. *Galeolaria quadrivalvis*, 3 Stammgruppen. Freßstück, Fangfaden und Geschlechts-glocke sind von dem gallertigen Deckstück, das leichter ist als Wasser, mantelartig umhüllt.

gallertigen Deckstücke, von denen je eines jede Stammgruppe (Eudoxie) umhüllt (Abb. 12). Während nämlich bei *Hippopodius* und *Diphyes* der gestreckte Stamm mit seinen Anhängern in der Ruhe senkrecht herabhängt, liegt bei *Galeolaria* der sehr lange Stamm guirlandenartig im Wasser; dabei liegt insbesondere der hintere Teil des Stammes hoch. Es wird ausschließlich durch die gallertigen Deckstücke der Stammgruppen getragen. Der vordere Teil des Stammes aber, an dem die noch unentwickelten Stammgruppen sitzen, ist stets schwerer als Wasser und wird durch die gallertige Hinterglocke gehalten.

Wie bei *Agalma* und *Forskalia* sind es bei *Hippopodius* und *Galeolaria* Gallertmassen, die durch ihre Leichtigkeit ein Schweben ermöglichen. Welcher Mechanismus dem zugrunde liegt — etwa Salzarmut der Gallerte? —, wie insbesondere das Schwerer- und Leichterwerden zustande kommt, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

4. Die Lage der Siphonophoren im Raum.

Die meisten Bewohner freier Räume (Wasser, Luft) nehmen eine Lage ein, die nicht dem stabilen Gleichgewicht entspricht. Sie besitzen vielmehr Sinnesorgane, mit denen sie Änderungen ihrer Normallage wahrnehmen, und die es ihnen so ermöglichen, durch kompensatorische Haltungen und Bewegungen ihre labile Normallage zu bewahren. Es gibt nur verhältnismäßig wenig Tiere, deren Haltung ausschließlich durch die Lage des Schwerpunktes bedingt ist. Zu ihnen gehören die Siphonophoren, wenigstens die von mir beobachteten Arten. Irgendwelche statocystenähnliche Sinnesorgane sind bei Siphonophoren nicht bekannt. Während der aktiven Schwimmbewegungen kann der Körper die verschiedensten Lagen einnehmen, je nach der Form des Körpers und der Tätigkeit

der Schwimmglocken. Aber in der Ruhe wird sofort wieder

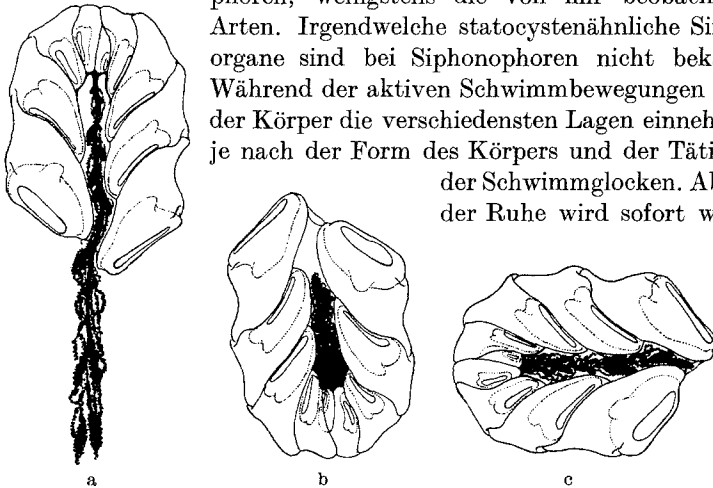


Abb. 13a—c. *Hippopodius hippopus*, drei verschiedene Lagen eines schwebenden Tieres, bedingt durch den verschiedenen Kontraktionszustand der schweren Stammteile und die dadurch bedingte Verlagerung des Schwerpunktes. a Aufrechte Lage bei gestrecktem Stamm; b Kopflage bei stark kontrahiertem Stamm; c Schräglage bei schwach gestrecktem Stamm.

die Normallage hergestellt, die ausschließlich durch die Verteilung leichter und schwerer Körperteile bestimmt ist. Bei den Physophoren *Rhizophysa* und *Stephanomia* hängt der schwere Stamm mit seinen Anhängern senkrecht herunter, getragen von der Gasflasche am oberen Ende; bei *Forskalia* und *Agalma* ist die Masse der Gallertdeckstücke wesentlich mitbestimmend für die mehr horizontale Lage. Auffallend verschieden ist die Haltung der beiden Diphyiden *Galeolaria quadrivalvis* und *Diphyes appendiculata*. Bei *Galeolaria* zeigt die leichte Hinterglocke, bei *Diphyes* die leichte Vorderglocke nach oben (Abb. 10). Jede Glocke zeigt für sich auch wieder eine bezeichnende Gleichgewichtslage.

Besonders eindrucksvoll ist die Abhängigkeit der Lage im Raum von der Schwerpunktslage bei *Hippopodius*. Die Normallage mit herabhängendem Stamm zeigt die Abb. 13a. In der Schwimmglockensäule liegen jetzt die schwereren jüngeren Glocken oben, die gallertreichen alten Glocken unten, und zwar deshalb, weil der schwere Stamm mit

seinen Anhängen weit abwärts gestreckt ist. Reizt man das Tier, so wird der Stamm plötzlich kontrahiert und mitsamt seinen Anhängen weit in die Höhle der Schwimmglockensäule zurückgezogen. Zugleich kippt das Tier um (Abb. 13 b) und kann lange in dieser verkehrten Lage frei schweben. Das Umkippen ist ausschließlich durch die Schwerpunktsverlagerung bedingt, aktive Schwimmbewegungen spielen dabei keine Rolle. Der biologische Sinn des Umkippens ist wohl darin zu suchen, daß in dieser Haltung durch Schwimmbewegungen der beiden größten Schwimmglocken eine Flucht in die Tiefe stattfindet. Läßt man das Tier jetzt in Ruhe, so sieht man, wie nach einiger Zeit der Stamm wurmartig in der Schwimmstückhöhle in die Höhe kriecht; je höher er kommt, desto schräger wird die Lage des Tieres ((Abb. 13 c). Ist die Hauptöffnung erreicht, so daß der Stamm senkrecht herabhängen kann, so wird mit der weiteren Streckung bald die Normallage wieder erreicht. Dies neckische Stehaufmännchenspiel kann man mit einem gesunden Tier beliebig oft hintereinander machen. Die Bemerkung früherer Untersucher, man könne bei *Hippopodius* nicht von einer Normallage reden, da das Tier alle möglichen Lagen einnehme, findet damit ihre Deutung. Gelegentlich kommt es vor, daß der Stamm aus der „Kopflage“ nicht den richtigen Ausgang findet, sondern sich durch einen Spalt zwischen den Schwimmglocken hindurchzwängt. Die Folge ist eine anormale Schiefelage.

Zusammenfassung.

1. Bei *Stephanomia* trägt ausschließlich die Gasflasche das ganze Tier. Eine schnelle Änderung des spezifischen Gewichtes ist möglich. Gasabgabe erfolgt durch einen terminalen Porus in der Gasflasche; die Gasflaschenmuskulatur spielt hierbei eine unterstützende Rolle. Die Gasneubildung in dem basalen Teil der Gasflasche ist sehr rege. Dabei treten einzelne Gasblasen auf, die sehr schnell größer werden.

2. Die Volumregulation der Gasflasche arbeitet bei *Stephanomia* nicht so fein wie bei der Schwimmblase mancher Fische.

3. Eine gewisse, aber geringe Rolle spielt bei der Regulation des spezifischen Gewichtes von *Stephanomia* die Gasflaschenmuskulatur durch aktive Zusammenpressung des Gasvolumens.

4. *Rhizophysa* wird wie *Stephanomia* ausschließlich durch die Gasflasche getragen.

5. Bei *Agalma* und *Forskalia* dagegen sind es vor allem die zahlreichen gallertigen Deckstücke, die leichter sind als Wasser. Die Gasflasche ist nur für die aufrechte Haltung des Vorderendes von Bedeutung. Dementsprechend ist eine rasche Änderung des spezifischen Gewichtes durch Gasabgabe nicht möglich; ein terminaler Gasflaschenporus fehlt.

6. Die beobachteten *Calycophoren*-Arten (*Galeolaria*, *Diphyes*, *Hippopodius*) vermögen frei im Wasser zu schweben. Das wird dadurch erreicht, daß bestimmte Teile des Körpers leichter sind als Wasser; bei *Galeolaria*

und *Hippopodius* sind es Gallertteile der Schwimmglocken oder gallertige Deckstücke. Für *Diphyes* ist die Sachlage noch nicht geklärt.

7. Der Öltropfen im Saftbehälter der Calycephoren ist nicht als Schwebeorgan aufzufassen.

8. *Diphyes* und *Hippopodius* können ihr spezifisches Gewicht ändern; der Regulationsmechanismus ist noch unbekannt.

9. Die Lage der Siphonophoren im Raum ist ausschließlich durch die Verteilung der leichten und schweren Körpersubstanzen bedingt; die Tiere befinden sich in der Ruhe immer im stabilen Gleichgewicht. Das zeigt sich besonders deutlich bei *Hippopodius*, das je nach der Lage des Schwerpunktes eine verschiedene Stellung einnimmt.

Schriftenverzeichnis.

- Bedot, M.:** Revision de la famille des Forskalidae. Rev. suisse zool. **1**, 231 (1893). — **Bigelow, H. B.:** The Siphonophorae. Mem. mus. comp. Zool. Harvard Coll. **38**, 1 2 (1911). — **Chun, C.:** Die kanarischen Siphonophoren. 2. Die Monophyiden. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. **18**, 57 (1892). — Coelenterata. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1892. — Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verh. zool. Ges. **7**, 48 (1897). — **Claus, C.:** Über *Halistemima tergestinum* n. sp. Abh. zool. Inst. Wien **1**, 1 (1878). — **Fewkes, J. W.:** Note on the structure of *Rhizophysa filiformis*. Proc. Bost. soc. nat. hist. **20**, 292 (1879). — **Gegenbaur, C.:** Beiträge zur näheren Kenntnis der Schwimmpolypen. Z. Zool. **5**, 285 (1854). — **Haeckel, E.:** Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht 1869. — Report on the Siphonophorae. Rep. Challenger, Zool. **28** (1888). — **Jacobs, W.:** Das Schweben der Wasserorganismen. Erg. Biol. **11**, 131 (1935). — **Keferstein, W. u. E. Ehlers:** Zoologische Beiträge. I. Beobachtungen über die Siphonophoren von Neapel und Messina. Leipzig 1861. — **Moser, F.:** Der Glockenwechsel der Siphonophoren, Pneumatophoren, Urknospen, geographische Verbreitung und andere Fragen. Zool. Anz. **43**, 223 (1913). — Die Siphonophoren der deutschen Südpolarexpedition. Erg. Südpol.-Exp. **17**, Zoologie **9** (1924). — Siphonophoren. Kükenthals Handbuch der Zoologie, Bd. 1. Leipzig 1925. — **Richter, W.:** Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren. Z. Zool. **86**, 557 (1907). — **Schneider, C.:** Mitteilungen über Siphonophoren III. Zool. Anz. **21**, 51 (1898).
-