



Dr. Richard Meitwig

Meisendorff Riffarth & Co, Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

FESTSCHRIFT
ZUM
SECHZIGSTEN GEBURTSTAG
RICHARD HERTWIGS
(MÜNCHEN)

GEBOREN DEN 23. SEPTEMBER 1850
ZU FRIEDBERG I. H.

ZWEITER BAND:
ARBEITEN MORPHOLOGISCHEN, BIOLOGISCHEN UND
DESZENDENZTHEORETISCHEN INHALTS

MIT 30 TAFELN UND 100 TEXTFIGUREN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910

**IHREM LIEBEN UND VEREHRTEN
LEHRER**

GEWIDMET

VON SEINEN DANKBAREN SCHÜLERN

Inhaltsverzeichnis zu Band II.

	Seite
I. SCHTSCHELKANOWZEW, J. P., Der Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes. Zur Kenntnis der Stellung der Chelonethi im System. Mit Tafel 1 und 5 Textfiguren	1—38
II. WAHL, BRUNO, Beiträge zur Kenntnis der Dalyelliiden und Umagilliden. Mit Tafel 2 und 1 Textfigur	39—60
III. KUSCHAKEWITSCH, SERGIUS, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Mit Tafel 3 bis 13 und 13 Textfiguren	61—224
IV. LEHRS, PHILIPP, Ueber eine Lacerta aus dem hohen Libanon (L. Frasii n. sp.) und andere Montanformen unter den Eidechsen. Mit Tafel 14	225—238
V. SASAKI, C., Life History of Schlechtendalia chinensis Jacob Bell (a Gall-producing Insect). With Plates 15 and 16	239—252
VI. GOLDSCHMIDT, RICHARD, Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megaloccephala. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. III. Teil. Mit Tafel 17—23 u. 29 Textfig.	253—354
VII. STECHE, O., Das Knospungsgesetz und der Bau der Anhangsgruppen von Physalia. Mit 10 Textfiguren	355—372
VIII. MARCUS, HARRY, Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. IV. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. II. Teil. Mit Tafel 24 und 25 und 39 Textfiguren	373—462
IX. SCHWANGART, Ueber die Traubenwickler (Conchylis ambiguella Hüb. und Polychrosis botrana Schiff) und ihre Bekämpfung, mit Berücksichtigung natürlicher Bekämpfungsfaktoren. Mit Tafel 26—28	463—534
X. PLATE, L., Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Antrittsvorlesung bei Uebernahme der zoologischen Professur in Jena, gehalten am 15. Mai 1909. Mit Tafel 29 und 3 Textfiguren	535—610
XI. STROMER, ERNST, Ueber das Gebiß der Lepidosirenidae und die Verbreitung tertiärer Lungenfische. Mit Tafel 30	611—624

VII.

**Das Knospungsgesetz
und der
Bau der Anhangsgruppen von Physalia.**

Von

**Privatdozent Dr. O. Steche,
Leipzig.**

Mit 10 Textfiguren.

In ihrer Bearbeitung der von der Siboga-Expedition erbeuteten Siphonophoren sprechen Fräulein LENS und VAN RIEMSDIJK ihr Bedauern darüber aus, daß noch kein klares Verständnis des Baues der Anhangsgruppen von Physalia erzielt sei. Auch ihnen selbst sei es nicht möglich gewesen, die Frage zu lösen.

Im Anschluß an eine Untersuchung über die Entstehung der Keimzellen bei den Rhizophysalien habe ich mich vor einigen Jahren eingehend mit dem Studium des gesamten Körperbaues dieser Tiere befaßt und bin bei dieser Gelegenheit auch zu einiger Klarheit über das schwierige Problem des Verhältnisses der einzelnen Stammgruppen zueinander gekommen. Da anderweitige Arbeiten es mir wohl nicht ermöglichen werden, die Untersuchung in weiterem Umfange durchzuführen, so möchte ich wenigstens meine Befunde über diesen speziellen Gegenstand hier mitteilen.

Für meine Untersuchungen stand mir ein ungewöhnlich reiches und wertvolles Material zu Gebote, für dessen Ueberlassung ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat CHUN, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Es bestand neben einzelnen älteren Exemplaren verschiedener Herkunft vor allem aus den Sammlungen von CHIERCHIA von der Expedition der „Vettor Pisani“ aus dem Pacific, Indic und Atlantic, sowie aus dem von STUHL-MANN in der Nähe von Zanzibar gefischten Material. Beide Kollektionen enthielten Exemplare verschiedenen Alters, besonders zahlreiche Jugendstadien, die mir natürlich vor allen wertvoll waren.

Zunächst einige Bemerkungen über die im folgenden angewandten Bezeichnungen. Bekanntlich unterscheidet sich Physalia von den übrigen Siphonophoren, speziell von der ihr nächstverwandten Rhizophysa dadurch, daß der Stamm extrem verkürzt ist und seine Lage im Wasser geändert hat. Während für gewöhnlich bei den Pneumatophoriden der apikale Pol der Luftflasche den höchsten Punkt des Körpers darstellt, der Primärpolyp am tiefsten im Wasser hängt, liegen hier beide annähernd in derselben horizontalen Ebene am vorderen und hinteren Ende des Körpers. Der Stamm, fast völlig von der Luftflasche ausgefüllt und aufgetrieben, gewinnt eine neue Differenzierung durch das Auftreten eines Kammes an den am höchsten aus dem Wasser aufragenden Teilen.

Ich werde im folgenden stets das den apikalen Luftporus tragende Ende als das vordere bezeichnen, das vom Primärpolypen eingenommene als das hintere, die Kammseite als die dorsale, die ihr entgegengesetzte, ins Wasser eintauchende als die ventrale.

Die Ventralseite von Physalia entspricht nach dieser Definition also nicht der bei den übrigen Siphonophoren meist als ventral bezeichneten Stammregion, von der die Anhänge entspringen.

Von den einzelnen Anhangsgebilden sollen die Geschlechtsträger als Genitalgruppen oder -anlagen bezeichnet werden, die mit Nesselbatterien versehenen Fangorgane als Fangfäden oder Tentakel. Letzterer Ausdruck ist oft in der Siphonophorenliteratur auch für mundlose Tastpolypen angewendet worden, woraus sich schon manchmal Mißverständnisse ergeben haben. Für das allen Fangfäden basal ansitzende ampullenartige Organ übernehme ich die indifferente Bezeichnung Tentakelbläschen. Die zur Nahrungsaufnahme dienenden Individuen sowie die mundlosen tasterartigen Gebilde sollen als Polypen resp. Polypoide bezeichnet werden, da sich eine schärfere Gruppierung unter ihnen nicht durchführen läßt.

Die Systematik der Physalien ist ziemlich verworren; es sind von verschiedenen Autoren eine ganze Anzahl Arten, sogar Gattungen aufgestellt worden, die sich zum Teil sicher auf verschiedene Entwicklungsstadien beziehen lassen. Ich folge in meiner Nomenklatur CHUN¹⁾, der nur 2 Arten unterscheidet: die indopazifische *Ph. utriculus* und die atlantische *Ph. arethusa*, mit der Abweichung, daß ich die atlantische Form nach den von K. C. SCHNEIDER²⁾ vorgebrachten Gründen als *Ph. physalis* bezeichne. Die beiden Arten zusammenzuziehen, wie SCHNEIDER will, ist sicher nicht angebracht, wie sich aus den weiteren Ausführungen ergeben wird.

Ueber die Embryonalentwicklung der Physalien sind wir leider noch immer nicht unterrichtet, da sie sich aller Wahrscheinlichkeit nach in der Tiefsee abspielt.

Die jüngste Larve ist von HUXLEY³⁾ beschrieben worden. Sie gleicht noch sehr dem gewohnten Habitus der Pneumatophoridenlarven, trägt am oberen Pol die Luftflasche mit einem Porus, am entgegengesetzten Ende den Primärpolypen. Zwischen beiden liegt ein schlankeres Stammstück, in dessen Mitte ein einzelner Fangfaden knospt. Etwas ältere Stadien beschreiben außer HUXLEY (a. a. O.) auch HAECKEL⁴⁾ und CHUN¹⁾. Sie zeigen schon eine größere Zahl von An-

1) CHUN, Zur Morphologie der Siphonophoren. 2. Ueber die postembryonale Entwicklung von Physalia. Zool. Anz., Bd. 10, 1887.

2) SCHNEIDER, K. C., Mitteilungen über Siphonophoren. III. Zool. Anz., Bd. 21, p. 190.

3) HUXLEY, The oceanic Hydrozoa. Ray. Soc. London, 1858.

4) HAECKEL, Challenger Rep. Siphonophorae, 1888.

hängen, die sich um zwei Punkte gruppieren, den Primärpolypen und einen großen, etwa in der Mitte der Seitenwand stehenden Fangfaden. Ob dieser dem bei der jüngsten Larve allein vorhandenen entspricht, ist mir nicht sicher. Ein relativ großer Tentakel steht nämlich im zweiten Stadium auch neben dem Primärpolypen und es entspricht dem gewöhnlichen Entwicklungsgange der Siphonophoren besser, ihn für den zuerst angelegten zu halten, da stets vor Bildung weiterer Stammgruppen die Primärgruppe möglichst vollständig angelegt wird. Außerdem spricht auch ein morphologischer Punkt für diese Auffassung: der spätere Haupttentakel ist ausgezeichnet durch den Besitz eines auffallend großen Tentakelbläschen, dies fehlt aber dem zuerst angelegten Fangfaden nach HUXLEYS Abbildung. Sicher zu entscheiden ist die Frage natürlich nur durch die Beobachtung entsprechender Zwischenstadien, die bisher fehlen.

Nach dem Auftreten des Haupttentakels schlägt die Entwicklung der Anhänge Bahnen ein, die von den sonst bei den Pneumatophoriden üblichen erheblich abweichen. Es entstehen zwei Knospungszentren, eine um den Primärpolypen, die zweite um den Haupttentakel. Die in dieser zweiten Reihe entstehenden Anhänge übertreffen die der ersten bald beträchtlich an Zahl und Größe. Vor allem sind sie dadurch ausgezeichnet, daß nur an ihnen Genitalgruppen entstehen, worauf zuerst CHUN aufmerksam gemacht hat.

Die neuen Anhänge treten zunächst in einer Linie auf, die Apikalpol, Haupttentakel und Primärpolyp verbindet und die sonst bei Siphonophoren als ventral bezeichnete Seite markiert. Sie liegt aber bei Physalia nicht ventral, sondern seitlich, und zwar rechts oder links, ohne spezifischen Unterschied (vgl. CHUN a. a. O.).

HUXLEYS größere Larve zeigt den Primärpolypen mit Fangfaden, noch ohne weitere Knospen. Zu beiden Seiten des Haupttentakels, der ein großes Tentakelbläschen trägt, stehen je 2 Polypen, von denen die dem Haupttentakel benachbarten den entfernteren in der Entwicklung voraus sind. Außerdem übertreffen die vom Hauptfangfaden nach vorn gelegenen je den entsprechenden hinteren an Größe. Schematisch würde sich also folgendes Diagramm ergeben (Textfig. 1). (In diesem wie in den folgenden Diagrammen bedeutet ○ Polyp, ⊙ Fangfaden, • Genitalgruppe; die Größe der Symbole entspricht dem Entwicklungszustande der Anhänge).

HAECKELS Abbildung (Textfig. 2) zeigt einen Primärpolypen mit Tentakel, der andere Komplex besteht aus 3 Gruppen, von denen sich jede aus einem Fangfaden mit Tentakelbläschen und einem Freßpolypen zusammensetzt. Der Haupttentakel hätte hier also auch einen zugehörigen Polypen, ein Verhalten, das von den Befunden der anderen Beobachter abweicht.

Die jungen Larven CHIERCHIAS aus dem Pacific stimmen mit HUXLEYS Abbildung gut überein. Wir haben auch hier Primärpolyp mit Tentakel, Hauptfangfaden mit großem Tentakelbläschen und zu dessen beiden Seiten je 2 Polypen, deren Altersfolge dieselbe ist wie bei HUXLEY. Dazu kommt nun noch die Anlage eines zweiten Fangfadens an der vorderen Seite des zweiten vorderen Freß-

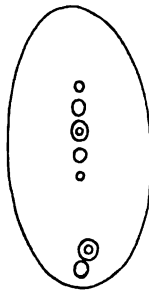


Fig. 1. Aeltere Larve von *Ph. utriculus*. Nach HUXLEY.

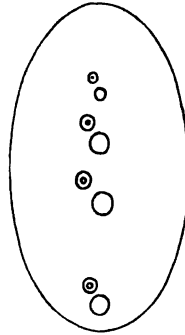


Fig. 2. Larve von *Ph. utriculus*. Nach HAECKEL.

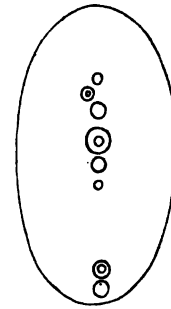


Fig. 3. Junge Larve von *Ph. utriculus*, Collect. CHIERCHIA.

polypen (Textfig. 3). Diese Knospe steht nicht in derselben Reihe wie die Polypen, sondern ist etwas ventral verschoben.

Etwas ältere Stadien bildet dann HAECKEL ab als besonderes Genus *Alophota*. Es hat 5 Anhangsgruppen außer der Primärgruppe; jede von ihnen besteht aus Freßpolyp, Fangfaden und Genitalgruppe. Ihre Altersfolge ist unregelmäßig, wie das Diagramm zeigt (Textfig. 4). Auch die Primärgruppe trägt eine Genitalanlage. Dies wäre ein ganz eigenartiges Vorkommnis, da aber im Text nur von einem Tentakel die Rede ist, so glaube ich, daß bei der Abbildung ein Versehen untergelaufen ist. Das ganze Bild weicht überhaupt so von den Entwicklungsstadien, wie ich sie gefunden habe, ab, daß ich es nicht für völlig exakt zu halten vermag.

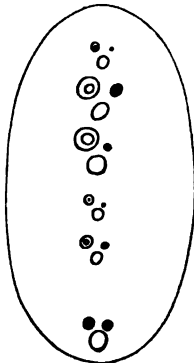


Fig. 4. Genus *Alophota* Haeckel (ältere Larve von *Ph. utriculus*).

Die älteren Stadien, die HAECKEL als Genus *Arethusa* abbildet, lassen keine bestimmte Anordnung mehr erkennen. Von anderen Autoren hat sich niemand mehr eingehend mit dem Aufbau größerer Exemplare beschäftigt außer K. C. SCHNEIDER (a. a. O.). Er untersuchte zwei ganz große Exemplare von *Phys. physalis*, an denen er trotz einer Anzahl richtiger Beobachtungen nicht mehr volle Klarheit über den entwickelten Bau erlangen konnte. Nach Darlegung meiner Befunde wird sich meine Kritik seiner Auffassung besser geben lassen.

Mir standen in dem Material von CHIERCHIA und STUHLMANN aus dem

Indic und Pacific eine ganze Anzahl verschiedener Stadien von *Ph. utriculus* zur Verfügung, an denen sich der Entwicklungsgang gut verfolgen ließ. Ich beschreibe zunächst das Wachstum dieser Art.

Bei *Physalia utriculus* werden mit fast absoluter Regelmäßigkeit außer dem Primärpolypen und seiner Gruppe 5 Gruppen 1. Ordnung angelegt. 4 davon sahen wir schon bei den jungen Larven HUXLEYS und HAECKELS, markiert durch 4 Freßpolypen. Später entsteht nach hinten von Gruppe 4 noch eine 5. Anlage, ebenfalls mit einem Freßpolypen beginnend. Der Haupttentakel befindet sich zwischen Gruppe 2 und 3. Wie die weitere Entwicklung zeigt, ist er als zu Gruppe 2 gehörig aufzufassen.

Die 5 ersten Freßpolypen vervollkommen sich bald zu Gruppen dadurch, daß neben ihnen je ein Fangfaden und eine Genitalanlage hervorwächst. Dabei eilen wieder die zentralen, dem Haupttentakel benachbarten Polypen 2 und 3 den übrigen voraus und ehe an diesen die Gruppenbildung vollendet ist, sind von 2 und 3 aus schon Anhangsgruppen 2. Ordnung angelegt. Sehr bald holt aber Gruppe 1 diesen Vorsprung ein. Das Diagramm dieses Stadiums, wie ich es in meinem Material zahlreich antraf, gibt Textfig. 5. Es geht daraus deutlich das Verhalten der einzelnen Gruppen hervor. Gruppe 2 und 3 sind ausgezeichnet durch den Besitz einer relativ großen Genitaltraube 1. Ordnung. Bei Gruppe 1 ist diese kleiner, dafür hat diese Gruppe aber die 2. an Zahl der Sekundäranhänge erreicht, manchmal sogar überflügelt. Es macht sich hier schon die Tendenz geltend, die Entwicklung der vorderen Gruppen gegenüber den hinteren zu beschleunigen, die, wie wir sehen werden, bei *Physalia physalis* einen sehr hohen Grad erreicht.

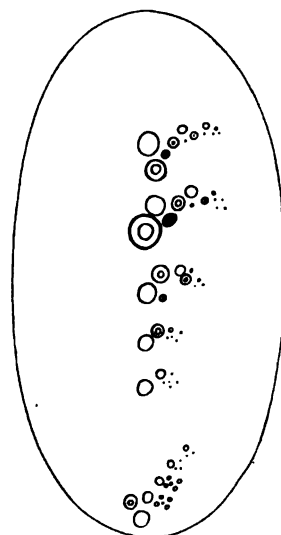


Fig. 5. Junge *Ph. utriculus*.

Am geringsten ausgebildet ist die 5. Gruppe, entsprechend ihrer späten Anlage. In ihr machen sich auch im Laufe der Entwicklung die größten Unregelmäßigkeiten geltend und gleichaltrige Exemplare weichen in ihrem Bau wesentlich voneinander ab.

Wie schon im Diagramm (Fig. 5) angedeutet, legen sich die Sekundärgruppen nicht zwischen den Primärgruppen an, sondern nach der Ventralseite verschoben, in der Reihenfolge, daß die jüngsten Gruppen am weitesten vom Ausgangspunkt entfernt sind. Je mehr Sekundärgruppen vorhanden sind, desto mehr rollt sich ihre Knospungslinie zu einer Spirale ein, so daß schließlich die jüngsten Anlagen der Gruppe 1. Ordnung wieder ganz nahe rücken (vgl. Fig. 6).

Während dieser Entwicklung beginnt nun schon die Bildung tertiärer Gruppen. Diese entstehen dadurch, daß an einer Stelle der sekundären Gruppenreihe eine Abzweigung sich bildet. Diese besteht selbst wieder in einer Anzahl von Gruppen, die sich nach Alter und Größe an die Sekundärgruppe der Abzweigungsstelle anschließen. Es ist daher oft schwer, zu sagen, welche Reihe die eigentliche Fortsetzung der Sekundärgruppen darstellt und welche die Tertiär-

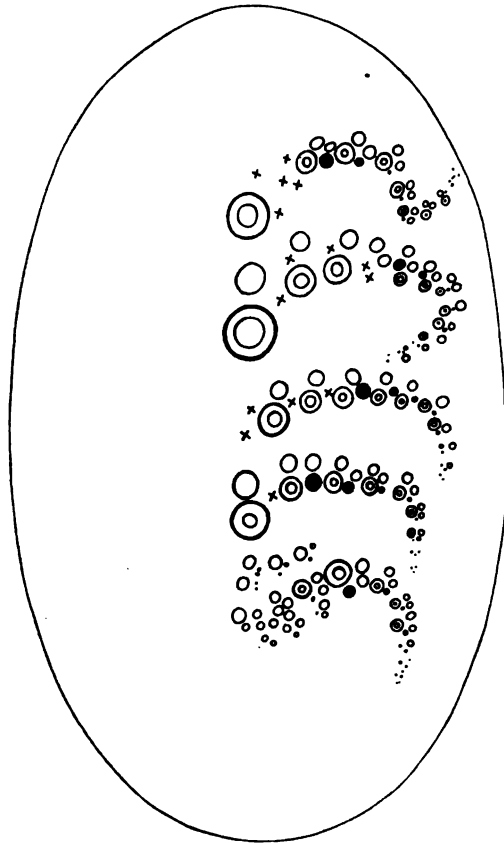


Fig. 6.

Fig. 6. Aeltere *Ph. utriculus* mit weit entwickelten Gruppen 2. Ordnung und vielen Narben abgeworfener Anhänge.

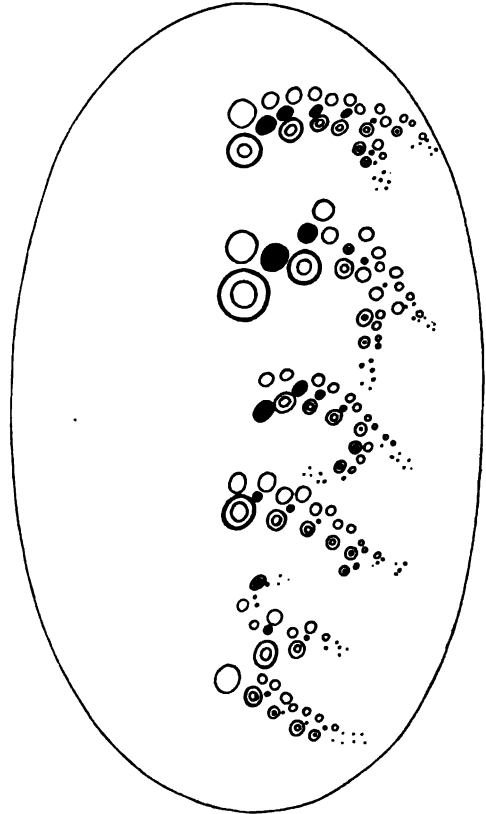


Fig. 7.

Fig. 7. *Ph. utriculus* mit Reihen 3. Ordnung.

gruppen; man könnte vielfach eher von einer Dichotomie reden. Der eine dieser Gabelzweige ist dann für gewöhnlich nach dorsal innen eingerollt, der andere in entgegengesetzter Richtung. In anderen Fällen liegt eine gleichmäßig spiralförmig eingerollte Gruppenreihe vor, von der mehrere Nebenreihen abgehen. Unter Umständen können auch diese wieder Seitenreihen treiben, die man dann als Gruppen 4. Ordnung bezeichnen muß. Fig. 7 gibt ein Diagramm einer ver-

hältnismäßig noch einfachen Ordnung mit Reihen 3. Ordnung. Fig. 8 zeigt die zweite, vom Haupttentakel ausgehende Gruppenreihe des größten Exemplares von *Ph. utriculus* aus der Kollektion STUHLMANN von der Küste bei Zanzibar. Dies Exemplar erreichte die höchste Komplikation unter den von mir untersuchten zahlreichen *Ph. utriculus*. Es braucht die Ueppigkeit der Verzweigung nicht immer mit der absoluten Größe des Tieres parallel zu gehen.

Durch das enge Zusammendrängen der vielen ungleichaltrigen Gruppen entsteht schon auf diesem Stadium ein ungemein verworrenes Bild, das aufzuklären nur mit Hilfe der Jugendstadien möglich ist. Vor allem erschwert wird das Verständnis dadurch, daß die gleichaltrigen Gruppen durchaus nicht gleichmäßig entwickelt zu sein brauchen. Es können beispielsweise, was sehr häufig ist, in der inneren, spiralig eingerollten Sekundärreihe die Fangfäden klein sein und dafür die Genitaltrauben relativ mächtig entwickelt, während in den Tertiärreihen das umgekehrte Verhältnis herrscht. Ebenso können die zugehörigen Polypen manchmal klein, in anderen Fällen riesenhaft entwickelt sein. Dazu kommt, daß nicht in allen Fällen alle gewohnten Bestandteile einer Gruppe aufzufinden sind. Aus zwei Gründen. Entweder sind einzelne Individuen abgeworfen worden. Das kommt sehr häufig vor und betrifft besonders die ältesten Gruppen. Von ihnen existiert oft nur noch der Fangfaden und neben ihm erkennt man dann deutlich zwei Narben, die Reste der zugehörigen Genitalgruppe und des Polypen (vgl. Fig. 8). Diese Stümpfe sind stets deutlich zu erkennen und lassen keinen Zweifel über ihre Bedeutung zu. Da wir über das Schicksal der Keimträger von *Physalia* noch immer nichts Sicheres wissen, so ist der Nachweis — der übrigens auch schon

von SCHNEIDER erbracht ist — daß die alten Genitaltrauben in toto abgeworfen werden können, von einer gewissen Bedeutung. Interessanterweise fehlen aber gerade an den ältesten Gruppen oft die Stümpfe der Genitaltrauben. Es läßt sich dies nicht anders auffassen, als daß in manchen Fällen an den ersten Gruppen überhaupt keine Genitalanlagen zur Ausbildung gelangen. Ich habe in vielen Fällen an den großen Exemplaren die ersten 1—2 Gruppen der Sekundärreihen nur aus wohlentwickeltem Tentakel und Polypen zusammengesetzt gefunden und erst die nächste trug dann eine mächtige Genitalgruppe.

Oft sind andererseits auch überzählige Bildungen zu beobachten. Es finden

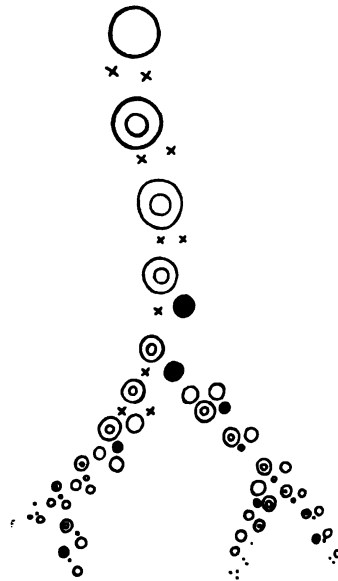


Fig. 8. 2. Gruppenreihe des größten Exemplars von *Ph. utriculus* der Collect. STUHLMANN.

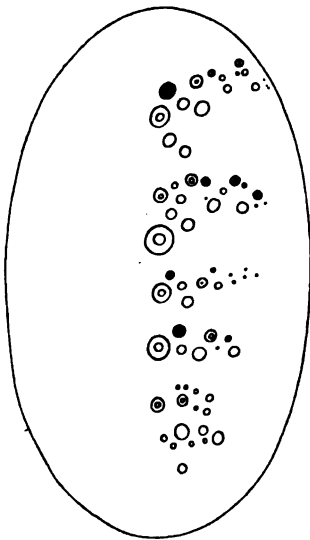
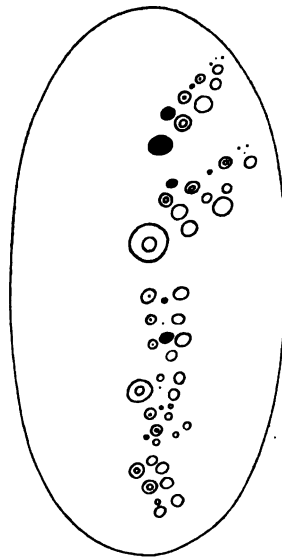
sich Gruppen, die zwei große Polypen anstatt eines enthalten. Häufig hat hier die Sekundärreihe je zwei, die Tertiärreihen dafür nur einen Polypen. Erschwert wird das Verständnis dieser Erscheinung durch die Beziehung der Polypen zu den Genitalgruppen. An den jungen Exemplaren hat in den meisten Fällen die Genitalanlage eine halbkugelige Form. Sie sitzt mit breiter Basis der Blasenwand auf, zeigt schon wohlentwickelte Gonophoren und an der Spitze jedes Zweiges zwei kurze Polypoide, die nur wenig über die Oberfläche vorragen. Bei den größeren Exemplaren kommt neben Anlagen dieser Gestalt auch ein ganz anderer Typus vor. Hier scheint die ganze Anlage aus mehreren auf den ersten Blick leicht zu trennenden Lappen zusammengesetzt und jeder Lappen sitzt einem mächtigen Polypen an. Diese Polypen einer Art sind unter sich von abnehmender Größe, aber auch die kleineren übertreffen die zu ihnen gehörigen Genital-lappen um ein Vielfaches an Länge. Man gewinnt den Eindruck, als ob die einzelnen Lappen aus dem Basalstück der Spitzenpolypen herausgewachsen seien. Diese Spitzenpolypen unterscheiden sich — im Gegensatz zu den sonstigen Genital-tastern — in nichts von normalen Freßpolypen; eine scharfe Scheidung dieser beiden Typen ist also nicht durchführbar.

Es ergibt sich aus dieser Schilderung, daß allen Anhängen eine weitgehende Variabilität in Zeit und Art der Ausbildung zukommt, die die Uebersicht sehr erschwert. Daneben finden sich nun endlich noch völlige Unregelmäßigkeiten, so entstehen manchmal zwischen den Hauptgruppen meist dorsal gerichtete eingeschaltete Komplexe von Freßpolypen, sehr selten mit Fangfäden. Besonders groß ist diese Neigung zu Unregelmäßigkeiten in der fünften, dem Primärpolypen zugekehrten Gruppe. Sie entwickelt sich stets später, ihre Fangfäden erreichen eine geringere Länge und ihre Genitaltrauben bleiben kleiner. Dafür enthält sie bei großen Exemplaren stets eine Menge überzähliger Freßpolypen ohne gesetzmäßige Anordnung.

In dem so entstandenen Wirrwar wäre die Orientierung noch viel mehr erschwert, wenn nicht die einzelnen Hauptgruppen je einen gemeinsamen Stiel ausbildeten. Der Stiel des Haupttentakels jeder Gruppe wird sehr groß und seine Stützlamelle nimmt eine knorpelharte Beschaffenheit an. Auf ihn rücken dann die Sekundärgruppen herauf und bilden mit den gleichfalls verknorpelnden Basen ihrer Tentakel eine halbmondförmige Spange, die sich von der Blasenwand abheben läßt und mit der Knospungszone der Sekundärreihe endigt. Der Stiel des Haupttentakels der ganzen *Physalia* gewinnt eine ganz besondere Ausdehnung. Auf ihn rückt außer der zugehörigen Gruppe 2 auch Gruppe 1 herauf, so daß an dieser Stelle ein zipfelartiger Knorpelvorsprung entsteht, der der ganzen Kolonie, von oben gesehen, die bekannte dreieckige Form verleiht.

Bei *Physalia physalis*, der atlantischen Form, ist die Aufstellung von Gesetz-

mäßigkeiten sehr viel schwieriger. Schon die jüngsten Stadien zeigen einen ganz unregelmäßigen Bau. Von den vier von mir untersuchten Jugendformen, die im Alter etwa den jüngsten meiner *utriculus*-Kolonien entsprechen, gebe ich zwei im Diagramm wieder (Fig. 9 und 10). Es spricht sich darin noch deutlich eine Zusammensetzung aus fünf Gruppen aus, deren relativer Umfang dem bei *utriculus* entspricht. Auch hier ist ein typischer Haupttentakel vorhanden, von dem die zweite Gruppe ausgeht. Die erste Gruppe erreicht die zweite an Zahl der Glieder, die dritte bis fünfte stehen wesentlich zurück; die schon bei *Ph. utriculus* bemerkbare Tendenz, die ersten Gruppen in der Entwicklung zu bevorzugen, hat sich also noch verstärkt.

Fig. 9. Junge *Ph. physalis*.Fig. 10. Junge *Ph. physalis*.

Innerhalb der Sekundärgruppen fehlt jedoch eine Regelmäßigkeit fast völlig. Eine Zusammenordnung von Polyp, Fangfaden und Genitalgruppe ist durchaus nicht immer festzustellen, besonders sind eine größere Menge überzähliger Polypen vorhanden. In beiden Fällen übertrifft die älteste Genitalanlage der ersten Gruppe alle übrigen an Größe, bei dem einen Objekt sehr beträchtlich, wieder ein Anzeichen für die Bevorzugung des Vorderendes im Wachstum. Während bei *Ph. utriculus* die einzelnen Anlagen stets gesondert von der Blasenwand entspringen, hat man hier oft den Eindruck, daß die jüngeren Gruppen vom Stiel der älteren sich entwickeln; der Prozeß der Zusammendrängung zu einem einzigen Stiel setzt also hier viel früher ein.

Während *Ph. utriculus* stets eine bescheidene Größe behält, erreicht die atlantische Form, wie bekannt, einen sehr stattlichen Umfang. Es standen mir

neben zahlreichen Mittelformen zwei sehr große Exemplare zur Verfügung, auf deren Untersuchung ich besondere Sorgfalt verwendet habe. Trotzdem ist es mir nicht gelungen, in dem Chaos ihrer Anhänge eine klare, bei ins einzelne gehende Gesetzmäßigkeit zu entdecken, was ja auch nach den eben geschilderten Jugendformen nicht zu erwarten war. Erkennen ließ sich wie bei *utriculus* eine Zusammensetzung aus Gruppen 1.—4. Ordnung. Während aber selbst bei dem größten pazifischen Exemplar an der Fünffzahl der Gruppen 1. Ordnung festgehalten ist, steigert sich deren Zahl bei den atlantischen durch Zuwachs am hinteren, dem Primärpolypen zugekehrten Ende. Bei der größten *Ph. physatis* betrug sie wahrscheinlich acht, doch machte die Abgrenzung große Schwierigkeiten, da eine große Zahl eingeschobener Gruppen vorhanden war. Die beiden Gruppenreihen verhalten sich ähnlich wie bei *utriculus*, nur ist die Unterscheidung sekundärer und tertiärer Reihen noch schwerer, oft ganz unmöglich. Ohne Gesetzmäßigkeit, früher oder später nach dem Abgang von der Gruppe 1. Ordnung, treten Gabelungen auf, deren Zweige sich dann wieder teilen können. Auf diese Art kommt eine große Zahl von Einzelreihen zustande, die meist spiralg eingerollt sind und über deren Stellung zueinander sich kaum etwas Sicheres sagen läßt. Diese Einzelreihen können wieder verschieden ausgebildet sein, manche zeigen nur große Fangfäden und Polypen und keine oder ganz junge Genitalanlagen, bei anderen sind umgekehrt gerade diese stark entwickelt. Sehr häufig findet sich ein eigenartiges Verhalten der Genitalanlagen. Sie entstehen nicht frei, sondern am Stiel eines Fangfadens. An diesem Stiel, unterhalb des stets sehr deutlich ausgebildeten Tentakelbläschens, entwickelt sich zunächst ein großer Polyp. An dessen Basis und zwar vorzugsweise in dem Winkel zwischen Polyp und Fangfaden, entstehen dann die einzelnen Lappen der Genitalanlage, deren jeder wieder in einen relativ sehr großen Polypen ausläuft. Man hat daher bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck einer einfachen Gruppe von Polypen und entdeckt erst, wenn man sie auseinander biegt, an ihrer Wurzel die nierenförmigen, gelappten Keimlager. Diese Bildung weicht sehr auffallend von der gewöhnlichen ab und beweist, daß in der zeitlichen Reihenfolge der Gruppenglieder eine weitgehende Unabhängigkeit besteht, denn Tentakel und Polyp waren sicher schon lange in Funktion, ehe die Genitalanlage hervortrat. Der große Polyp ist ein typischer Freßpolyp, der keine Spuren einer speziellen Anpassung oder Rückbildung zeigt, wie sonst die Spitzenpolypen der Genitalanlage.

Ganz außerordentlich häufig findet man bei diesen großen Exemplaren Narben von abgeworfenen Anhängen, und zwar von allen 3 Sorten. Manchmal trägt eine ganze Gruppenreihe gesetzmäßig die Narben der abgeworfenen Freßpolypen, bis auf die jungen Anlagen, an denen sie noch in der Ausbildung

sind. Die Stümpfe können mehr oder weniger weit vorspringen und sind meist von einer strahligen Schrumpffungsfigur der Stützsubstanz umgeben.

Ein sehr auffälliger, aber kaum anzuzweifelnder Befund ist ebenfalls bei diesen großen alten Exemplaren zu erheben, nämlich Regeneration von Fangfäden und Genitalanlagen. Ich habe mehrfach Gruppen gefunden, bei denen auf einem mächtigen Knorpelstumpf ein junger, breiter aber kurzer Tentakel mit kleinem Tentakelbläschen saß, dessen Wurzel durch eine deutliche Einschnürung vom Stumpf getrennt war. In einem Falle fand sich, an diesem Stumpf ansitzend, ein dicker verknorpelter Stiel und auf ihm die Lappen einer noch ganz unentwickelten Genitalanlage ohne große Polypen.

Diese Darstellung der Entstehung und Anordnung der Anhangsgruppen bei Physalia steht in mehreren Punkten im Gegensatz zu den Angaben K. C. SCHNEIDERS, weshalb ich etwas spezieller auf dessen Beschreibung eingehen möchte. SCHNEIDER hat nur zwei erwachsene Exemplare von *Ph. physalis* untersucht und deren Verhältnisse in vieler Hinsicht richtig erkannt. Die Folgerungen aber, die er für die Entstehung dieser Bilder zieht, sind nicht frei von Irrtümern:

1) meint SCHNEIDER (l. c. p. 186): „Die genaue Untersuchung der Anhangsgruppen bei Physalia ergibt als ursprüngliches Verhalten die Anlage eines Polypen, eines Fangfadens und einer Genitalgruppe . . . an einem gemeinsamen Stiel.“ Das trifft durchaus nicht zu, vielmehr entstehen die Anhänge getrennt an der Blasenwand und die Vereinigung auf einem Stiel ist ein sekundärer Prozeß.

2) SCHNEIDERS Hypothese, das Tentakelbläschen entspreche dem Basalabschnitt der zugehörigen Polypen, der sich „wahrscheinlich, um dem Fangfaden größeren Spielraum zu gewähren“, vom übrigen Polypenkörper abgetrennt habe, findet in meinen Untersuchungen keine Stütze. Auch auf Schnittserien durch Jugendstadien ließ sich keine Beziehung dieser Art zwischen Polyp und Tentakel erkennen.

3) SCHNEIDERS Darstellung des Baues einer Genitalgruppe trifft nur auf die abweichenden Verhältnisse der erwachsenen *Ph. physalis* zu, auch da nicht vollständig (z. B. der ziemlich gleichzeitige Zerfall in 5 Unterzweige).

4) Die Angabe (p. 187), daß „die Entwicklungsstufe der Genitalgruppen von der Mitte der Gruppe (= Gruppenreihe) proximalwärts wieder abnimmt“, trifft wenigstens für meine Exemplare niemals zu. Vielleicht hat SCHNEIDER an den ältesten Gruppen bereits regenerierende Genitalanlagen vor sich gehabt oder ein sehr altes Exemplar, bei dem endlich auch an einigen Stellen, wo zuerst die Bildung von Genitalanlagen unterblieben war, wie ich es oben beschrieben habe, solche aufgetreten sind. Offenbar hat SCHNEIDER sehr alte Exemplare unter-

sucht, dafür sprechen verschiedene Angaben. Einmal zählt er (exkl. Primärgruppe) 10 Anhangsgruppen (I. Ordnung) während mein größtes nur 8 zeigt. Ferner hat er Regeneration (nur von Polypen?) beobachtet. Drittens kommen opponierte Genitalanlagen, wie er sie (p. 188) beschreibt, an meinen Exemplaren nicht vor.

5) SCHNEIDERS Auffassung, es lege sich, nach den embryologischen Befunden an der Larve, nach Ausbildung der Primärpolypen, die zeitlich zweite Gruppe vorn an der Knospungslinie an, die dritte aber hinten neben der ersten, ist irrtümlich. Wie SCHNEIDER sie aus den vorhandenen Literaturangaben hat konstruieren können, ist mir nicht recht erfindlich.

6) Die Ansicht, daß die pazifische *Ph. utriculus* nur eine schwächer entwickelte *Ph. physalis* sei, wird durch meine Befunde widerlegt. Da schon die Jugendstadien beider Formen sich in der Ausbildung der Anhänge deutlich unterscheiden, so ist ihre Trennung durchaus gerechtfertigt. Von ihnen ist *Ph. utriculus* mit ihrer deutlich gesetzmäßigen Gruppierung die einfachere, wenn man will, phylogenetisch ältere, *Ph. physalis* die kompliziertere, abgeleitete Form.

Die Gesetze für die Entwicklung der Anhangsgruppen bei den Siphonophoren sind an einer größeren Zahl von Formen gut erforscht. Es hat sich als wichtigstes Prinzip ergeben, daß sich am oberen Ende des Stammes unter den Schwimmglocken resp. der Luftflasche eine Knospungszone befindet. Dort entstehen aus undifferenziertem lebhaft wucherndem Material in gesetzmäßiger Folge Anhangsgebilde, die mit der Verlängerung des Stammes nach hinten verschoben werden. Es resultiert daraus, daß wir stets am Ende des Stammes den ältesten Polypen, den Primärpolypen der Larve, finden. Auf ihn folgen nach vorn zu immer jüngere Individuen resp. Gruppen von solchen bis zur Knospungszone. Die ältesten Gruppen sind meist am größten, in manchen Fällen bleiben sie kleiner und zeigen larvale Charaktere als Merkmal ihrer frühen Entstehung. Bei vielen Formen werden bekanntlich die Anhangsgruppen nach Erreichung eines bestimmten Entwicklungsstadiums frei (Eudoxien); die Vermehrung in der Knospungszone geht in diesem Falle scheinbar unbegrenzt weiter, während sich die Kolonie entsprechend hinten fortgesetzt verkürzt. In anderen Fällen, z. B. bei den *Physalia* nächstverwandten *Rhizophysa*-arten, wächst der Stamm, dessen Anhangsgruppen alle fest bleiben, bis zur Länge von mehreren Metern heran. Auch bei Formen wie *Physophora*, bei der der Stamm stark verkürzt und spiralig unter der Luftflasche aufgerollt ist, herrscht dasselbe Knospungsgesetz, dieselbe Altersfolge der Gruppen, nur daß sie hier sehr eng gedrängt sind.

Bei *Physalia* hat sich eine durchgreifende Aenderung vollzogen. Der Stamm, von der enormen Luftflasche aufgebläht, nimmt im postembryonalen Leben nicht wesentlich mehr an Länge zu. Es gibt keinen freien, lang ins Wasser herabhängenden kontraktilen Stamm, sondern sein durch den Primärpolypen bezeichnetes

Ende bleibt stets am hinteren Pol der Luftflasche fixiert. Infolgedessen ist ein allmähliches Weiterschieben der am Vorderende gebildeten Knospen ausgeschlossen. Wir finden dementsprechend bei den Physalien überhaupt keine Knospungszone mehr am Vorderende. Vielleicht wird sich später zeigen, daß bei den jüngsten Larven etwas Derartiges existiert; bei den von mir untersuchten Exemplaren war jedenfalls nichts mehr davon zu bemerken, auch auf Längsschnitten durch die gesamte Stammzone. Als Rest der sonst durch allmähliche Knospung entstehenden Stammgruppen sind jedenfalls die 5 Gruppen 1. Ordnung anzunehmen, die in einer Linie hintereinander am Stamm sich anlegen. Die Reihenfolge ist aber nicht die zu erwartende, daß die älteste Gruppe dem Primärpolypen benachbart, die jüngste am Vorderende gelegen ist, vielmehr bildet sich, wie oben dargestellt, zuerst in der Mitte der Haupttentakel und davon nach vorn und hinten annähernd gleichzeitig die Gruppen 2 und 3, dann 1 und 4 und zuletzt erst, am nächsten am Primärpolypen, Gruppe 5. Dies beweist, daß schon frühzeitig Keimmaterial über die ganze Stammzone verteilt sein muß, das nacheinander aktiviert wird.

Jede dieser Gruppen wird nun ihrerseits zu einer Keimzone dadurch, daß sich von ihr aus die sekundären Gruppen anlegen. Dabei hat aber die Knospungszone eine gerade umgekehrte Lage wie sonst bei den Siphonophoren. Sie nimmt nämlich stets das distale Ende der Reihe ein, wird also während der Entwicklung immer mehr von der Stammwand weggeschoben. Sie gleicht dem Vegetationspunkt eines Pflanzensprosses, der auch unter steter Bildung von Anhängen weitergeschoben wird. Wie dieser, so vermag sich auch die Keimzone der Physalien zu teilen und Seitensprosse, die Reihen 3. und 4. Ordnung, auszusenden. Es hat sich also hier in Anpassung an die ganz eigenartigen Raumverhältnisse eine völlig neue Wachstumsordnung hergestellt. Eine Anbahnung ähnlicher Verhältnisse kann man wohl in jenen merkwürdigen Rhizophysaformen sehen, die HAECKEL als Genus *Salacia* abgetrennt hat. Bei ihnen hat der Stamm den gewöhnlichen Rhizophysatypus, ein langes dünnes Rohr, an dem in gesetzmäßigen Abständen Anhangsgruppen aufgereiht sind. Diese bestehen aber nicht wie sonst nur aus je einem Fangfaden, Polyp und Genitalanlage, sondern es ist stets ein ganzes Büschel solcher Gruppen vereinigt. Aus HAECKELS Abbildungen kann man über die Ausbildung und Reihenfolge der Einzelgruppen in jedem Bündel nichts Bestimmtes entnehmen, es ist aber wohl kaum eine andere Vorstellung möglich, als daß sie nacheinander von einer Keimzone in jedem Bündel sich bilden. Denken wir uns den Stamm verkürzt und durch die Luftflasche fixiert, so würde sich eine große Ähnlichkeit mit *Physalia* ergeben.

Die unregelmäßig verstreuten Gruppen bei *Physalia physalis* machen zu ihrer Erklärung natürlich eine noch kompliziertere Verteilung von Keimmaterial

nötig. Wie diese im einzelnen erfolgt, ist nicht zu übersehen und wohl auch keinen festen Regeln unterworfen.

In gleicher Weise, wie die Architektonik des Gesamtstockes, ist nun auch der Aufbau der Einzelgruppen tiefgreifenden Veränderungen unterworfen. Es gilt unter den Siphonophoren als Regel, daß jede Einzelgruppe eine ganz bestimmte Zusammensetzung hat. Sie besteht stets aus Freßpolyp mit Fangfaden und Geschlechtsanlage, wozu unter Umständen noch spezielle Bewegungs- und Schutzapparate (Schwimglocken und Deckstücke) treten können. Die Reihenfolge der Ausbildung der Einzelelemente ist ebenfalls genau festgestellt. Bei der *Physalia* verwandten *Rhizophora* beispielsweise ist das Verhältnis so, daß zunächst sich ein Polyp differenziert. Dieser trägt an seiner Basis einen Fangfaden und getrennt von beiden in einigem Abstand entwickelt sich zuletzt die Genitaltraube. Gewisse Unregelmäßigkeiten können allerdings auch hier vorkommen, indem sich mehrere Genitaltrauben im Zwischenraum zwischen zwei Polypen anlegen, doch sind das immer Ausnahmefälle.

Bei *Physalia* gilt das Gesetz der gleichmäßigen Zusammensetzung aller Anhangsgruppen durchaus nicht. So erreichen z. B. die Gruppen, die in der Umgebung der Primärpolypen entstehen, nie ihre volle Ausbildung, da ihnen Genitalanlagen fehlen. Aber auch die übrigen Gruppen können unvollständig bleiben. So erhält der Haupttentakel scheinbar nicht immer einen zugeordneten Freßpolypen. Ferner erwähnte ich oben, den häufig an den älteren Gruppen der Sekundärreihen keine Genitalgruppen zur Ausbildung gelangen. Die besonders bei *Ph. physalis* häufig eingestreuten Schaltgruppen erhalten gar keine oder sehr vereinzelte Genitalgruppen. Andererseits kann sich, wie gezeigt, zu dem normalen Bestande einer Gruppe ein überzähliger Freßpolyp gesellen.

Die Stellung der einzelnen Anhänge zueinander in der Gruppe ist ebenfalls wechselnd. Während sie bei den jüngeren Exemplaren sich getrennt aus der Stammeswand entwickeln, entsteht später häufig Polyp und Genitalanlage aus der Basis eines Tentakels. Bei großen *Physalien* sind sogar die ganzen Gruppenreihen von der Wand der Blase abgedrängt, so daß man den Eindruck gewinnt, es entstünden die jüngeren Gruppen aus dem Fuße der älteren. Bei *Ph. physalis* beginnt dies Verhalten früher als bei der pacifischen Form und führt viel weiter.

Ganz besonders modifiziert ist endlich der Entwicklungsrhythmus der Einzelanhänge. Im allgemeinen gilt, daß, wie bei *Rhizophysa*, zuerst der Polyp, dann der Fangfaden und endlich die Genitalanlage sich differenziert. Bei der Hauptgruppe 2 entsteht aber, wie schon erwähnt, stets zuerst der Tentakel und erst viel später, wenn überhaupt, die zugehörigen beiden anderen Teile. Auch in

den Gruppen 2.—4. Ordnung kann die Entwicklung von Fangfäden und Genitalanlagen in wechselnder Reihenfolge vor sich gehen.

Eine ganz spezifische Eigentümlichkeit von Physalia ist die Fähigkeit, verlorene Anhänge zu regenerieren. Mir ist sonst von Siphonophoren nichts Derartiges bekannt. Eine Nötigung zur Regeneration besteht ja im allgemeinen auch nicht, da von der Knospungszone aus stets gleichwertige Anhänge erzeugt werden zum Ersatz der verbrauchten älteren. Auffallenderweise habe ich Erscheinungen, die sich nur als Regeneration auffassen ließen, ausschließlich bei älteren Exemplaren beobachtet und auch dort nur als Seltenheit, während doch im allgemeinen Regenerationsfähigkeit gerade jugendlichen Individuen in erhöhtem Maße zukommt. Zur Klärung der Verhältnisse können nur gründliche histologische Untersuchungen führen.

Alle diese weitgehenden Veränderungen im Bau des Physalienstockes lassen sich biologisch begreifen als Anpassungen an einen einzigen Faktor, die durch die Vergrößerung der Luftflasche bedingte Veränderung in Form und Lage des Stammes. Durch das Eindringen der Luftflasche in den vorderen Stammabschnitt und ihre enorme Vergrößerung, die zum Auftauchen aus dem Wasser führte, wurde eine Verlagerung des Schwerpunktes vom Ende gegen die Mitte des Stammes herbeigeführt. Diese ließ sich in geeigneter Weise nur aufrecht erhalten, wenn nicht am Hinterende ein langer Schwanz von Anhangsgruppen nachgeschleppt werden mußte. Daher die Verkürzung des Stammes und das Aufgeben der gewohnten Knospungszone.

In welcher Weise diese mechanischen Faktoren die Beseitigung der alten Knospungszone und die Entstehung des merkwürdigen Haupttentakels als Zentrum der Weiterentwicklung zuwege brachten, entzieht sich natürlich vollkommen unserer Erkenntnis, besonders da wir die ersten Entwicklungsstadien noch nicht kennen.

Die so entstandene Verkürzung des Stammes mußte naturgemäß dazu führen, durch Bildung oder Verstärkung eingeschobener Knospungsbezirke den vorhandenen Raum auszunutzen. Eine Möglichkeit dazu wird uns durch die Salacia-Formen angedeutet. Daß innerhalb des so entstandenen dichten Gedränges sich, vor allem wohl durch Ernährungsunterschiede bedingt, allerlei Differenzierungen herausbilden mußten, die im allgemeinen darauf hinauslaufen, das Vorderende stärker zu entwickeln, die Anhänge der hinteren Gruppen verkümmern zu lassen, ist im Prinzip leicht verständlich.

Der Platzmangel führt wohl auch zum Auftreten der seltsamen Regenerationserscheinungen. Ob sie so ohne weiteres mit der gewohnten Regeneration in eine Linie zu stellen sind, scheint mir, vor allem wegen der ganz ungewöhnlichen Beschränkung der Regeneration auf alte Exemplare, recht zweifelhaft.

Vielleicht handelt es sich nur um die späte Aktivierung von embryonalem Material an Stellen, die durch den frühen Verlust ihrer Anhänge verfügbar wurden.

Der Bau der Physalien ist, wie vorstehende Ausführungen hoffentlich gezeigt haben, auch in seinen Einzelheiten unserem Verständnis zugänglich. Extreme Anpassung hat von der typischen Siphonophorenorganisation einzelne Züge enorm gesteigert, andere modifiziert, andere zum Verschwinden gebracht. Daß bei dem labilen Aufbau dieser Cölenteratenkolonien dadurch sehr aberrante Formen entstehen mußten, kann nicht wundernehmen. Um so mehr ist es zu bedauern, daß uns für die kausale Erforschung der hier sich abspielenden Vorgänge einstweilen keine Handhabe geboten wird.

The budding law and the construction of the appendage groups of *Physalia*.

Steche (1910)

In their treatment of the siphonophores captured by the Siboga expedition, Misses LENS and VAN RIEMSDIJK express their regret that there is still no clear understanding of the construction of the appendage groups of *Physalia*. Even they themselves had not been able to solve the question.

Following a study of the development of germ cells in rhizophysid cells, I devoted a few years ago to the study of the entire physique of these animals, and on this occasion I also came to some clarity on the difficult problem of the relationship between the indigenous stem groups. Since other work will not allow me to carry out the investigation on a wider scale, I would like to share at least my findings on this particular subject here.

For my investigations I had an unusually rich and valuable material to investigate, for the sake of which I would like to extend my heartfelt thanks to my revered teacher, Councillor CHUN. It consisted of individual older specimens of various origins, especially from the collections of CHIERCHIA from the expedition of the "Vettor Pisani" from the Pacific, Indic and Atlantic, as well as from the material fished by STUHLMANN near Zanzibar. Both collections contained specimens of various ages, especially numerous youth stages, which of course were of particular value to me.

First, a few remarks on the terms used below. It is known that *Physalia* differs from the other siphonophores, especially from its closest relative *Rhizophysa*, in that the trunk is extremely shortened and has changed its position in the water. While in the case of pneumatophores the apical pole of the cylinder is usually the highest point of the body, the primary polyp hangs deepest in the water, both lie approximately in the same horizontal plane at the front and rear end of the body. The trunk, almost completely filled and distended by the air bladder, gains a new differentiation by the appearance of a crest on the parts which rise highest out of the water.

In what follows, I shall always designate the end bearing the apical air pore as the anterior, the one occupied by the primary polyp the posterior, the crest side as the dorsal, the dorsal opposite that dips into the water as the ventral.

According to this definition, the ventral side of *Physalia* does not correspond to the stem region usually designated as ventral in the other siphonophores, from which the appendages arise.

Of the individual appendages the genital apparatuses are to be called genital groups or appendages; the catch organs provided with nettle batteries are catching threads or tentacles. The latter expression is often used in the siphonophore literature also for mouthless tactile polyps, from which many misunderstandings have resulted. I assume the indifferently named tentacle vesicles for the ampoule-like organ basal to all tentacles. The digestive individuals and the mouthless button-like structures should, as polyps, respectively be called polypoids. Polypoids are used, as a sharper grouping cannot be performed among them.

The systematics of *Physalia* are quite confused; there have been established by various authors a number of species, even genera, some of which can be safely refer to different stages of development. I follow in my nomenclature CHUN, who distinguishes only two species: the Indo-Pacific *Ph. Utriculus* and the Atlantic *Ph. Arethusa*, with the exception that I designate the Atlantic form according to the arguments put forward by K. C. SCHNEIDER as *Ph. Physalis*. To unite the two, as SCHNEIDER wants, is certainly not appropriate, as will be apparent from the further remarks

Regrettably, we are still not informed about the embryonic development of the *Physalia*, as they are most likely to take place in the deep sea.

The youngest larva has been described by HUXLEY. It is still very similar to the usual habit of the Pneumatophoriden larvae, carrying at the upper pole the air bladder with a pore, at the opposite end to the primary polyps. Between the two is a slender trunk, in the middle of which a single tentacle buds. On somewhat older stages have been described by HUXLEY and also HAECKEL and CHUN. They already show a large number of appendages, which are grouped around two points, the primary polyp and a large tentacle, which is roughly in the middle of the side wall. Whether this corresponds to the one present in the youngest larva alone, I am not sure. A relatively large tentacle is in the second stage also next to the primary polyp, and it is better, in the ordinary development of the siphonophores, to retain it for the first developed, since always before the formation of other parent groups, the primary group is developed as completely as possible. In addition, a morphological point also supports this view: the later main tentacle is distinguished by the possession of a remarkably large ampulla, but this is missing from the first developed tentacle, according to HUXLEY's illustration. Of course, the question can only be decided with certainty by observing the corresponding intermediate stages, which have so far been absent.

After the emergence of the main tentacle and the development of the appendages suggest pathways that differ considerably from those usually found in Pneumatophorids. There are two budding centres, one around the primary polyp, the second around the main tentacle. The appendages in this second series soon surpass considerably those of the first both in number and size. Above all, they are distinguished by the fact that only on them do the genital groups emerge, of which CHUN first drew attention.

The new appendages first appear in a line connecting the apical pole, main tentacle, and primary polyp, marking the side otherwise called ventral in siphonophores. In *Physalia*, however, it lies not on the ventral side, but on the side, namely on the right or on the left, without any specific difference (see CHUN).

HUXLEY's larger larva shows the primary polyp with tentacle, but without any further buds. On either side of the main tentacle, bearing a large ampulla, there are 2 polyps each, of which the one adjacent to the main tentacle is more distant than the other. In addition, the foremost of the main tentacles each exceed the corresponding rearward one in size. Schematically, the following diagram would result (Textfig. 1). (In this diagram, as in the following diagrams, O means polyp, @ [2 rings, one inside the other] tentacle, • genital group, the size of the symbols corresponds to the state of development of the attachments).

HAECKEL's illustration (Textfig. 2) shows a primary polyp with a tentacle, the other complex consists of 3 groups, each of which consists of a tentacle, ampulla and a gastrozoid. The main tentacle would also have an associated polyp here, a behaviour that differs from the findings of other observers.

The young larvae CHIERCHIA collected from the Pacific are in good agreement with HUXLEY's illustration. Here we also have primary polyp with tentacle, main tentacle with large tentacle blisters and two polyps on both sides whose age sequence is the same as in HUXLEY. In addition, there is the attachment of a second tentacle on the front side of the second free polyp, but is slightly shifted ventrally.

HAECKEL then divides off slightly older stages as a special genus *Alophota*. It has 5 attachment groups except the primary group; each of them consists of gastrozoid, tentacle and genital group. Their age sequence is irregular, as the diagram shows (Textfig. 4). The primary group also carries a genital system. This would be a very peculiar event, but since the text speaks only of a tentacle, I believe that there has been an oversight in

the illustration. The whole illustration deviates from the stages of development as I have found them I cannot believe it is completely accurate.

The older stages, which HAECKEL portrays as genus *Arethusa*, show no definite arrangement. Nobody amongst other authors has dealt in detail with the construction of larger specimens except K. C. SCHNEIDER. He examined two very large specimens of *Phys. physalis*, in which, despite a number of correct observations, he was unable to obtain full clarity about the complex construction. After explaining my findings, my criticism will give his opinion better.

I found in the material of CHIERCHIA and STUHLMANN from the Indian and Pacific Oceans a number of different stages of *Ph. Utriculus* available, at which the development course could be followed well. I first describe the growth of this species.

In *Physalia utriculus*, 5 Groups of the first order are developed with almost absolute regularity in addition to the primary polyp and its group. Four of them we already seen in the young larvae of HUXLEY's and HAECKEL's, marked by 4 feeding polyps. Later on, in the back of group 4, there is a fifth appendage, also beginning with a feeding polyp. The main tentacle is between Group 2 and 3. As the further development shows, it is to be regarded as belonging to Group 2.

The first five gastrozooids soon become groups, by growing a tentacle and a genital attachment next to each other. The central polyps 2 and 3, which are adjacent to the main tentacle, again rush ahead of the others, and before the group formation is completed, Groups 2 and 3 of the second order are already developing. Very soon, however, Group 1 will catch up with this lead. The diagram of this stage, as I found it numerous in my material, is given in Textfig. 5. It clearly shows the behaviour of the individual groups. Group 2 and 3 are distinguished by the possession of a relatively large genital grape of the first order. Group 1 is smaller, but this group has reached the second in number of secondary attachments, sometimes even outstripping the others. The tendency to accelerate the development of the anterior groups as opposed to the posterior ones, as we shall see, reaches a very high degree in *Physalia physalis*.

The least developed is the 5th Group, according to their late attachment. In the course of the development, the greatest irregularities also occur in it, and specimens of the same age differ substantially in their construction.

As already indicated in the diagram (Fig. 5), the secondary groups do not lie between the primary groups but are displaced to the ventral side, in the order in which the youngest groups are farthest from the starting point. The more secondary groups that are present, the more their budding lines, i.e., spiral into one another, so that finally the youngest appendages of Group I come very close again (see Fig. 6).

During this development, the formation of tertiary groups begins. These arise from the fact that at one point of the secondary group row a branch is formed. This itself is again in a number of groups that join the secondary group of the branching point according to age and size. It is therefore often difficult to say which series constitutes the actual continuation of the secondary groups and which is the tertiary groups; in many cases one could rather speak of a dichotomy. One of these fork branches is then usually rolled in dorsally inside, the other in the opposite direction. In other cases, there is a uniformly spiralled group row, from which several side rows depart. Under certain circumstances, these too can be side rows again that must then be called 4th order groups. Fig. 7 gives a diagram of a still relatively simple order with third order rows. Fig. 8 shows the second, starting from the main tentacle group of the largest specimen of *Ph. Utriculus* from the collection STUHLMANN from the coast near Zanzibar. This specimen achieved the highest complication among the numerous *Ph. Utriculus* I studied. It does not always have to be parallel with the absolute size of the animal.

By the close compression of the many unequal aged groups gives rise to an extremely confused picture even at this stage, which is only possible to understand with the aid of the young stages. This understanding is made more difficult by the fact that the groups of the same age do not seem to be evenly developed. For example, which is very common, in the inner, spirally coiled secondary row, the tentacles may be small, and the genital grapes may be relatively powerfully developed, while in the tertiary series the inverse relationship prevails. Similarly, the associated polyps may sometimes be small, in other cases gigantic. In addition, not all the usual components of a group can be found in all cases. For two reasons. One or the other of the individuals has been dropped. This is very common and affects particularly the oldest groups. Of them, there is often only the tentacle and next to it you can clearly see two scars, the remains of the associated genital group and the gastrozoid (see Fig. 8). These stumps are always clearly visible and leave no doubt about their importance. Since we still know nothing definite about the gonodendra of *Physalia*, the proof, which, incidentally, has already been provided by SCHNEIDER, that the old genitalia grapes can be discarded *in toto*, is of some significance. Interestingly, however, the stumps of genital grapes are often missing from the oldest groups. This cannot be construed otherwise than that in some cases no genital installations are ever developed in the first groups. In many cases I have found in the large specimens the first 1-2 groups of secondary series composed only of well-developed tentacles and polyps, and only the next one carried a powerful developed genital group.

Often, on the other hand, superfluous formations can be observed. There are groups that contain two large polyps instead of one. Often the secondary series has two poles here, the tertiary series only one polyp. The understanding of this phenomenon is complicated by the relationship of the polyps to the genital groups. In most cases, the genitalia of the young specimens have a hemispherical shape. It sits with a broad base of the bladder wall, showing already developed gonophores, and at the tip of each branch two short polypoids [palpons], which protrude only slightly above the surface. In the larger specimens, in addition to appendages of this shape, a completely different type occurs. Here the whole complex seems to be composed of several lobes, which are easily separable at first sight, and each lobe is attached to a large polyp. These polyps of a sort are of decreasing size among themselves, but even the smaller ones surpass the genital lobes associated with them by a multiple of length. One gets the impression that the individual lobes have grown out of the basal part of the end polyp. Those polyps at the tip, unlike the other gonozooids, do not differ from the regular feeding polyps; a strict separation of those two types is not possible.

It follows from this description that all appendages have a considerable variability in the time and type of development, which makes their investigation very difficult. In addition, complete irregularities are finally found, and sometimes dorsally directed complexes of gastrozooids develop between the main groups, very rarely with tentacles. This tendency to irregularities is particularly great in the fifth group facing the primary polyp. It always develops later, their tentacles reach a shorter length and their genital grapes remain smaller. But for large specimens it always contains a lot of supernumerary feeding polyps without normal regulation.

In the resulting confusion, orientation would be much more difficult, if not for the individual main groups ever formed a common stalk. The stem of the main tentacle of each group becomes very large and its supporting lamella assumes a cartilaginous texture. The secondary groups then move up onto it, forming with the likewise cartilaginous bases of their tentacles a crescent-shaped clasp, which can be lifted off the wall of the bladder and ends with the budding zone of the secondary row. The peduncle of the main tentacle of the whole *Physalia* gains a very special extent. In addition to the associated Group 2,

Group 1 also moves upwards, so that at this point a leaflet-like cartilaginous projection arises, which gives the whole colony, from above, the well-known triangular shape.

In *Physalia physalis*, the Atlantic form, it is much more difficult to draw up laws. Even the youngest stages show a very irregular construction. Of the four young specimens I have studied, of which the oldest corresponds approximately to the youngest of my *utriculus* colonies, I reproduce two in the diagram (Figs. 9 and 10). It still expresses clearly a composition of five Groups, the relative extent of which corresponds to that of *utriculus*. Here, too, there is a typical main tentacle from which the second group emerges. The first group agrees with the second in number of components, the third to fifth stand substantially behind; already at *Ph. utriculus*'s noticeable tendency to favour the first groups in development has therefore intensified.

Within the secondary groups, however, regularity is almost completely absent. A combination of polyp, tentacle, and genital group is by no means always found; in particular, a larger number of supernumerary polyps are present. In both cases, the oldest genitalia of the first group surpass all others in size, in which an object is very considerable, again a sign of preference of the leading end in growth. While in *Ph. utriculus* the individual appendages always spring separately from the bladder wall, one often gets the impression that the younger groups develop from the stalk of the older ones; so the process of constriction into a single stalk starts much earlier here.

While *Ph. utriculus* always retains a modest size, the Atlantic form, as is known, reaches a very stately scale. In addition to numerous medium sized specimens, there were two very large specimens available to me, of which I took special care to examine them. Nevertheless, I did not succeed in discovering in the chaos of their appendages a clear, detailed legality, which was not to be expected even after the young specimen described above. Recognition, as in *utriculus*, was a composite of Groups 1-4. While, however, even in the largest Pacific specimen, the number of groups of the first order is fixed at five, their number increases in the Atlantic by an increase at the rear end, facing the primary polyp. For the largest *Ph. Physalis*, it was probably eight, but their demarcation caused great difficulties, as there were a large number of intercalated groups. The two groups of groups behave in a similar way as in *utriculus*, but the distinction between secondary and tertiary series is even more difficult, often quite impossible. Without regularity, sooner or later after the departure of the group I. order, bifurcations occur, whose branches can then divide again. In this way, a large number of individual series come about, which are usually curled up spirally and about their position to each other hardly anything safe can say. These single rows can again be formed differently, some show only large tentacle and polyp and no or very young genitalia, in others, conversely, these are very developed. Very often there is a strange behaviour of the genitalia. They do not arise freely, but on the stem of a tentacle. At this stalk, below the always very clearly formed ampulla, develops first a large polyp. At the base, and preferably in the angle between polyp and the tentacle, then the individual lobes of genitalia, each of which again ends in a relatively large polyp. On superficial observation, therefore, one has the impression of a simple group of polyps, and only when they are bent apart do they discover at their root the kidney-shaped, lobular germ-appendages. This formation deviates very conspicuously from the ordinary, and proves that there is a high degree of independence in the chronological order of the group members, for tentacles and polyp were certainly in function for a long time before the genital condition emerged. The large polyp is a typical feeding polyp that shows no signs of any special adaptation or regression, as would the tip polyps of the genitalia.

Exceptionally common in these large specimens are scars from discarded attachments, of all 3 types. Sometimes a series of groups of rows legitimately wears the

scars of the discarded gastrozooids, except for the young appendages that are still developing. The stumps can project more or less far and are usually surrounded by a radiating shrinkage of the supporting substance.

A very striking, but hardly doubtable finding is also to raise in these large old specimens, namely regeneration of tentacles and genitalia. I have several times found groups in which young, broad but short tentacles with a small tentacle blister sat on a mighty cartilaginous stump, the base of which was separated from the stump by a distinct constriction. In one case a stout cartilaginous stalk was found on this stump, and on it were the lobes of a still undeveloped genital tract without large polyps.

This description of the formation and arrangement of the appendage groups in *Physalia* is in several ways contrary to the statements of K. C. SCHNEIDER, which is why I would like to go into his description in more detail. SCHNEIDER has studied only two adult specimens of *Ph. Physalis* and correctly recognized their relationships in many respects. But the implications he draws for the creation of these images are not without errors:

SCHNEIDER (l.c. p.186) states: "Exact investigation of the appendages in *Physalia*'s original behaviour gives rise to the formation of a polyp, a tentacle, and a genital group on a common pedicle." This is not true at all, but the appendages are created separately on the bladder wall and the union on a peduncle is a secondary process.

2) SCHNEIDER's hypothesis that the tentacle vesicle [ampulla] corresponds to the basal portion of the associated polypus, which "probably separated itself from the rest of the polypoid body in order to give greater freedom to the tentacle", finds no support in my investigations. Even on series of series through young stages no relationship of this kind between polyp and tentacle could be recognized.

3) SCHNEIDER's account of the construction of a genital group only applies to the deviating conditions of the adult *Ph. physalis*, even though not complete (e.g. the rather simultaneous splitting into 5 sub-branches).

4) The statement (p.187) that "the stage of development of the genital groups decreases again from the middle of the group (=group of groups) proximally" is never true, at least for my specimens. SCHNEIDER may have had regenerating genitalia on the oldest groups, or a very old specimen, in which, in some places, where at first the formation of genitalia had been omitted, as I have described above, such have occurred. Apparently SCHNEIDER asked for very old specimens, this is indicated by various indications. Once he counts (excluding the primary group) 10 attachment groups (1st order) while my largest shows only 8. Furthermore, he has observed regeneration (only of polyps?). Third, opposed genital attachments, as he describes them (p.188), do not occur in my specimens.

SCHNEIDER's opinion that, according to the embryological findings on the larvae, after development, the primary polyp, the temporally second group on the budding line, the third but behind the first, is erroneous. How SCHNEIDER was able to construct them from the available references is not very artificial.

6) The view that the Pacific *Ph. Utriculus* is only a poorly developed *Ph. Physalis* is refuted by my findings. Since the young stages of both forms differ markedly in the formation of the appendages, their separation is entirely justified. Of them, *Ph. Utriculus*, with its distinctly regular grouping, is the simpler, if desired, phylogenetically older, *Ph. Physalis* is the more complicated, derivative form.

The laws for the development of siphonophore attachment groups are well understood in a greater number of forms. It has emerged as the most important principle that at the upper end of the trunk under the swimming bells and the air bladder is a budding zone. There arise from undifferentiated rapidly proliferating material the regular

sequence of appendages, which are moved with the extension of the trunk to the rear. It results from the fact that we always find at the end of the trunk the oldest polyp the primary polyp of the larva. Follow it to the front to younger and younger individuals respectively groups of these up to the budding zone. The oldest groups are usually the largest, in some cases smaller and showing larval characters as a feature of their early formation. In many forms, it is known that the attachment groups are released after a certain developmental period has elapsed (*Eudoxia*); the growth in the budding zone continues in this case seemingly indefinitely, while the colony is shortened correspondingly in the rear. In other cases, e.g. in *Physalia*'s close relatives, *Rhizophysa* species grows the trunk, the attachment groups all remain fixed, up to the length of several meters in length. Even in forms such as *Physophora*, in which the trunk is severely shortened and spirally rolled up under the air bladder, the same budding law rules, the same age sequence of the groups, except that they are very closely packed here.

In *Physalia*, a radical change has taken place. The stem, inflated by the enormous air bladder, does not increase significantly in postembryonic life. There is no free contractile stem hanging down into the water, but its end, designated by the primary polyp, is always fixed to the posterior pole of the air bladder. As a result, a gradual advancement of the buds formed at the front end is excluded. Accordingly, we find no more budding zone at the leading end of the *Physalia*. Perhaps it will be shown later that something like this exists in the youngest larvae; in any case, in the specimens examined by me nothing more was to be noticed, even on longitudinal sections through the entire stem zone. In any case, as the rest of the parent groups otherwise formed by gradual budding, the 5 groups of the first order are to be assumed, which attach themselves to the trunk in a line one behind the other. The order is not the expected one, however, that the oldest group is adjacent to the primary polyp, the youngest at the front end, rather, as stated above, first in the middle of the main tentacles and of them front and rear approximately simultaneously groups 2 and 3, then 1 and 4, and most recently, closest to the primary polyp groups. This proves that at an early stage germ material must be distributed over the whole stem zone, which is activated one after the other.

Each of these groups, in turn, becomes a germinal zone by the secondary groups budding up from it. However, the budding zone has a straight reverse position as usual with the siphonophores. It always occupies the distal end of the row, so it is pushed more and more away from the trunk wall during development. It resembles the vegetation point of a plant sprout, which is pushed further with constant formation of appendages. Like this one, the germinal zone of *Physalia* can divide itself and send off side shoots, the 3rd and 4th order series. It has thus created a completely new growth order here in adaptation to the very peculiar spatial conditions. An initiation of similar conditions can probably be seen in those strange *Rhizophysa* appendages which HAECKEL has separated as genus *Salacia*. With them, the trunk has the usual *Rhizophysa* type, a long thin tube on which are lined up at regular intervals attachment groups. But these do not consist of a tentacle, polyp and genitalia, as usual, but there is always a whole cluster of such groups united. From Haeckel's illustrations, nothing definite can be inferred from the formation and order of the individual groups in each bundle, but hardly any other idea is possible than that they form successively of a germinal zone in each bundle. If we think of the trunk shortened and fixed by the air bladder, then it would be a great resemblance to *Physalia*.

The irregularly scattered groups in *Physalia physalis* naturally require an even more complicated distribution of germinal matter to explain them. How this is done in detail, is not to be overlooked and probably there are no set rules.

In the same way as the architecture of the whole colony, the structure of the individual groups is now subject to profound changes. It is a general rule among

siphonophores that every single group has a defined composition. It always consists of gastrozoid with tentacle and sexual arrangement, to which under special circumstances are added movement and protection apparatuses (swimming bell and bracts). The sequence of the formation of the individual elements is also clearly defined. For example, in the *Physalia*-related *Rhizophora*, the relationship is such that initially a polyp differentiates. This carries at its base a tentacle and separated from both at some distance develops the last genital grape. However, certain irregularities can also occur here, as several genitalia cling to the space between two polyps, but these are always exceptional cases.

In *Physalia*, the law of composition of all appendage groups does not apply at all. So, for example, the groups that develop in the vicinity of the primary polyps never get their full development because they lack genitalia. But also the other groups can remain incomplete. Thus, the main tentacle apparently does not always get an associated gastrozoid. I also mentioned above that often no genital groups are developed in the older groups of secondary series. Especially for *Ph. Physalis* these often interspersed switching groups receive no or very isolated genital groups. On the other hand, as shown, a surplus feeding polyp may join the normal population of a group.

The position of the individual attachments to each other in the group is also changing. While they develop separately from the trunk wall in the younger specimens, polyp and genital appendages often develop later from the base of a tentacle. In the case of large *Physalias*, even the entire groups of groups are pushed off the wall of the bladder, giving the impression that the younger groups are emerging from the foot of the older ones. In *Ph. Physalis* this behaviour starts earlier than in the Pacific Form and leads much further.

Finally, the developmental rhythm of the single appendages has been specially modified. In general, it is true that, in *Rhizophysa*, first the polyp, then the tentacle, and finally the genitalia are differentiated. In the main group 2, however, as already mentioned, the tentacle always arises first, and only much later, if at all, the associated two other parts. Also in groups 2.-4. order may be the development of tentacles and genitalia in alternating order in front of it.

A specific feature of *Physalia* is the ability to regenerate lost attachments. Otherwise, nothing like this is known to me from siphonophores. In general, there is no compulsion to regenerate because of the budding zone always equivalent attachments are produced to replace the used older ones. Strikingly, I have observed phenomena that could only be understood as regeneration exclusively in older specimens and there also only as a rarity, while in general the ability to regenerate is particularly high in juvenile individuals. Only thorough histological examinations can lead to the clarification of the conditions.

All these far-reaching changes in the construction of the *Physalia* stock can be understood biologically as adaptations to a single factor, the change in the shape and position of the trunk due to the enlargement of the air bladder. Due to the penetration of the air cylinder into the front stem section and its enormous enlargement, which led to its emergence from the water, a shift of the centre of gravity from the end towards the middle of the trunk was brought about. This could be maintained in a suitable manner only if not at the rear end a long tail of attachment groups had to be dragged. Hence the shortening of the trunk and the abandonment of the usual budding zone.

The way in which these mechanical factors bring about the elimination of the old budding zone and the emergence of the curious main tentacle as the centre of development, of course, completely eludes our cognition, especially since we do not yet know the first stages of development.

The resulting shortening of the stem naturally had to lead to exploiting existing space by forming or reinforcing inserted budding zones. One way to do this is suggested to us by the *Salacia* forms. That within the dense crowding thus created, especially due to differences in nutrition, all sorts of differentiations had to develop, which in general amount to developing the front end more strongly, to let the appendages of the posterior groups wither away, is in principle easily understandable.

The lack of space probably leads to the appearance of strange regeneration phenomena. Whether or not they can easily be brought into line with their usual regeneration seems quite doubtful, especially because of the very unusual restriction of regeneration on old specimens. Perhaps it is only the late activation of embryonic material at sites that became available through the early loss of their attachments.

The construction of *Physalia* is, as the above statements have hopefully shown, also accessible in its details to our understanding. Extreme adaptation has greatly increased individual features of the typical siphonophore organization, modified others, and made others disappear. It is not surprising that the very labile structure of these colonies of colonies gave rise to very aberrant forms. It is, therefore, all the more regrettable that for the time being causal research into the processes taking place here is not being offered.