

Die Siphonophoren in neuer Darstellung.

Von Fanny Moser.

Vorgelegt von R. Hertwig in der Sitzung am 7. Mai 1921.

Die Siphonophoren sind ein Streitobjekt gewesen, seit man angefangen hat, sich eingehender mit dieser vielgestaltigen und schwer verständlichen Ordnung zu befassen. Obwohl viele der bedeutendsten Gelehrten sich, zum Teil Jahre lang, mit ihnen abgegeben haben, so steht trotzdem, heute wie damals, vielfach „Beobachtung gegen Beobachtung, Behauptung gegen Behauptung“. Nur eine enge Verbindung von vergleichender Anatomie, vergleichender Entwicklungsgeschichte und vergleichender Histologie kann zum Ziele führen. Meine eigenen diesbezüglichen Untersuchungen, die teilweise mit Unterstützung der Preuß. Akademie der Wissenschaften unternommen wurden, haben nun zu folgenden Ergebnissen geführt, die in ziemlichem Gegensatz zu jenen aller meiner Vorgänger stehen, unter denen nur L. Agassiz, Chun, Claus, Gegenbaur, Haeckel, Huxley, Leuckart, Vogt und Weismann genannt seien. Den Ausgangspunkt und Grundstock dieser Untersuchungen bildete das unvergleichliche Material, das Vanhöffen während der Deutschen Südpolar-Expedition gesammelt hatte.

Die Siphonophoren sind nicht, wie jetzt allgemein angenommen, Kolonien mit Generationswechsel und Arbeitsteilung zwischen den verschiedenen Individuen (Polymorphismus), sondern Einzelindividuen mit Arbeitsteilung zwischen Organen gleicher Herkunft, was ich als Organpolymorphismus bezeichne. Sie sind bilateral symmetrische Medusen mit ab-

oralem Stolo prolifer (Magenrohr), an dem durch Knospung sekundäre Saugmagen und Geschlechtsglocken bzw. deren Abkömmlinge (Deckblätter, Spezialschwimglocken, Taster etc.) hervorsprossen. Diese heteromorphen Medusen bezeichne ich als Heteromedusen, zum Unterschied von den „echten“ Medusen. Letztere sind ausgezeichnet durch das subumbrellare Magenrohr, die subumbrellare Entstehung der Geschlechtsprodukte, mit ganz wenig Ausnahmen direkt in den betreffenden Wandungen, und radiale Symmetrie, sowie durch ihre Randorgane. Diese „echten“ Medusen, die niemals sekundäre Saugmagen hervorbringen, bezeichne ich als Genitalmedusen.

Die Siphonophoren sind auf dem Wege zum Generationswechsel und zur Koloniebildung, indem ihre Geschlechtsglocken im Begriffe stehen, zu Individuen, zu Genitalmedusen zu werden; diese bilden also eine Vorstufe zu letzteren, weshalb sie als Protomedusen zu bezeichnen sind. Die halbsessilen Geschlechtsglocken der niederen Formen (Monophyiden, Diphynen), die nur kurze Zeit ein freies Leben zu führen vermögen, da sie für Ernährung und Verteidigung vollständig auf das Muttertier oder losgerissene Teile desselben (Saugmagen der Eudoxien) angewiesen sind, wandeln sich allmählich zur medusenartigen Geschlechtsglocke der höchsten Formen (*Veleva*, *Porpita*) um, die sich früh losreißen, lange selbständig leben, spät die Geschlechtsprodukte anlegen und entwickeln und die ersten Andeutungen von Randtentakeln aufweisen.

Diese Umwandlung zur Genitalmeduse steht in direkter Korrelation zur Ausbildung der Schwimmsäule: je höher letztere entwickelt ist, um so niedriger ist die Entwicklungsstufe der Geschlechtsglocke, und umgekehrt: je geringer deren Leistungsfähigkeit als Trag- oder Schwimmorgan ist, infolge geringer Größe oder Zahl der Hauptglocken, oder infolge deren besonderer Gestalt, um so höher ist die Entwicklung der Geschlechtsglocke. So finden sich die höchst entwickelten Geschlechtsglocken, die bereits fast zu Genitalmedusen geworden sind, bei den Chondrophoren, die infolge starker Rückbildung und merkwürdiger Umwandlung der Schwimmsäule ihre aktive Beweg-

lichkeit nahezu vollständig eingebüßt haben. Die am schlechtesten ausgebildeten Geschlechtsglocken, die sessilen Gemmen, finden sich dagegen bei den typischen Physophoren wie *Forskalia*, die eine hoch ausgebildete Schwimmsäule mit hunderten, kräftig funktionierenden Glocken besitzen. Interessanterweise finden sich diese Gemmen aber auch bei Formen mit niedrig entwickelter Schwimmsäule, wenn Spezialschwimmglocken, d. h. sterile, zu Schwimmorganen spezialisierte Geschlechtsglocken vorhanden sind (*D. dispar* Cham. et Eys.), denn für die Geschlechtsglocke ist es ganz gleichgiltig, ob ihre Entlastung von der Funktion des Schwimmens zu Gunsten gesteigerter Geschlechtstätigkeit von Seiten der Schwimmsäule oder von Seiten einer anderen Geschlechtsglocke stattfindet; in beiden Fällen wird das gleiche Ziel erreicht: die möglichst gute Verbreitung der Geschlechtsprodukte.

Eine ganz ähnliche Korrelation besteht zwischen der Ober- und Unterglocke: je höher die eine entwickelt ist, um so geringer ist die Entwicklung der anderen.

Im Gegensatz zu allen bisherigen Angaben läßt sich der Organismus der Siphonophoren auf folgende 5 Grundteile zurückführen: a) ein larvales Apicalorgan, bei Calycophoren die Larvenglocke, bei Physophoren das kappenförmige, larvale Deckstück, das bisher morphologisch nirgends recht untergebracht werden konnte. Dieses ist aus ersterem durch Umwandlung hervorgegangen. Beide sind ventrale Bildungen und kommen offenbar nur dem primitiveren Teil beider Ordnungen zu. Bei dem höheren Teil sind sie unterdrückt und zwar offenbar in Korrelation zur beschleunigten Anlage und Entwicklung des definitiven Apicalorgans, wodurch das Larvalorgan überflüssig wurde. b) Ein definitives Apicalorgan, bei Calycophoren die Oberglocke, bei Physophoren die Pneumatophore. Diese ist aus ersterer hervorgegangen, nicht aus der Larvenglocke, wie allgemein angegeben. Das definitive Apicalorgan ist als einziges stets in der Einzahl vorhanden, erhält sich zeitlebens, und ist eine dorsale Bildung, damit sämtlichen anderen Organen primär opponiert. Es stellt die Einheit gegenüber der Viel-

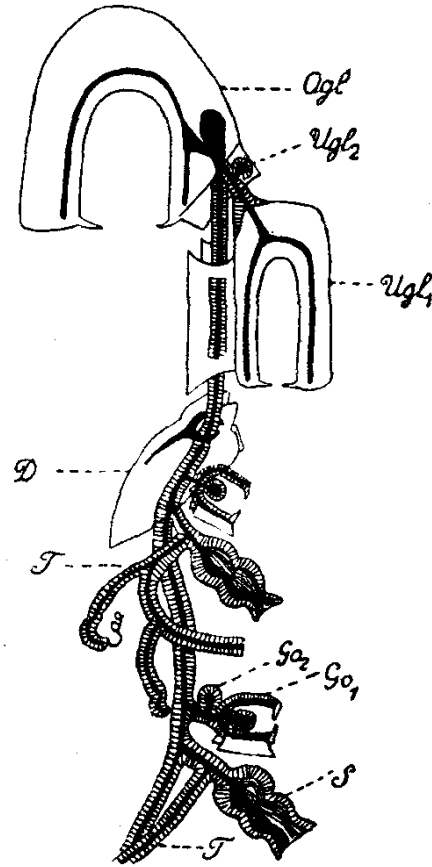
heit, das Bleibende gegenüber dem Wechsel dar. Das ist merkwürdiger Weise bisher gänzlich verkannt worden. c) Den Stamm, der die größten Umwandlungen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erfahren hat. d) Den Saugmagen mit Basaltentakel; dieser ist keinesfalls als ein übergewandelter Randtentakel aufzufassen, sondern eine Bildung *sui generis*. e) Die Geschlechtsglocken. Aus den Geschlechtsglocken sind die Cormidiendeckblätter hervorgegangen, ähnlich wie das larvale Deckstück aus der Larvenglocke und die Hauptdeckblätter, die bei manchen Formen die Unterglocken ersetzen, aus diesen hervorgegangen sind. Sehr wahrscheinlich sind auch die Unterglocken auf Geschlechtsglocken zurückzuführen. Sie sind ausnahmslose ventrale, nicht, wie behauptet, dorsale Bildungen, und gehen aus einer Knospe hervor, die ich als Ventralknospe bezeichne. Bei Calycophoren ist die Entstehung der Unterglocken eine indirekte, indem immer eine Glocke am Stiel der vorigen knospt, bei Physophoren eine direkte; das ist ein wichtiger, bisher ganz übersehener Unterschied zwischen beiden Unterordnungen. Er führt dazu, daß bei Vorhandensein mehrerer Unterglocken der Stamm der Physophoren in zwei Teile: Nectosom und Siphosom zerfällt, da alle Glocken diesem direkt aufsitzen. Bei Calycophoren ist er dagegen stets einheitlich, nur aus dem Siphosom bestehend, und die Unterglocken sind an einem eigenen Stiel, dem Pseudonectosom („verlängerte Knospungszone“) aufgereiht (*Hippopodius*).

Ein wichtiges Ergebnis meiner Untersuchungen ist, daß die Physophoren von den Calycophoren abstammen und ihre komplizierten Verhältnisse sich direkt auf jene der Calycophoren zurückführen lassen. Sie stellen in jeder Beziehung eine Höherentwicklung der letzteren dar. Daher muß immer, umgekehrt wie es bisher meist der Fall gewesen ist, von den Calycophoren ausgegangen werden. Nur bei diesen finden sich die 5 Grundteile noch einigermaßen ursprünglich vor, wie auf beifolgendem Schema (Textfig. 1) ersichtlich. Bei Physophoren haben sie dagegen mehr oder weniger hochgradige Modifikationen und Umwandlungen erfahren, wie ohne weiteres aus

einem Vergleich mit dem bekannten Schema R. Hertwigs (Zoologie 1910, p. 225) hervorgeht.

Von außerordentlicher Tragweite ist die Feststellung, daß ein großer Teil der Calycophoren glocken sich nicht, wie behauptet, durch Glockenkern entwickeln, sondern durch einen ganz anderen Modus, den ich als Glockenpfropf bezeichne. Der Glockenpfropf ist, zum Unterschied vom soliden, entodermalen Glockenkern, eine hohle Einstülpung des zweischichtigen Bläschens, besteht also primär aus Ectoderm und Entoderm. Glockenmündung und Glockenhöhle, sind also von Anfang an vorhanden, wie aus beifolgendem Schema (Textfig. 2) ersichtlich. Eine Velarplatte fehlt vollständig und ist das Außentoderm niemals einheitlich, sobald die Einstülpung, die zur Bildung des Glockenpfropfes führt, einmal begonnen hat. Die Veränderungen, die folgen, entsprechen dann so ziemlich der

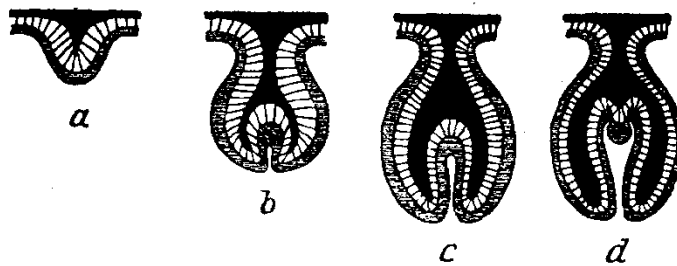
Darstellung, welche die älteren Autoren, im Gegensatz zu den neueren, beim Glockenkern gegeben haben: es kommt zur Bildung eines entodermalen Doppelbechers, dessen Blätter interradial verschmelzen unter Aussparung des Kanalsystems, das somit in proximaler Richtung vorwächst. Die Gefäßplatte entsteht also durch sukzessive Verschmelzung der beiden Entodermisichten, ist somit keine Neubildung, wie dorten. Bedeutsam ist, daß der Glockenpfropf sowohl den Physophoren wie



Textfig. 1. Schema der Calycophoren.

D = Deckblatt, *Go* = Geschlechts-glocke, *Ogl* = Oberglocke, *S* = Saugmagen, *T* = Tentakel, *Ugl* = Unter-glocke. Am Stiel der 1. Unter-glocke bzw. der 1. Geschlechts-glocke sitzt eine Knospe für die 2. Unter-glocke (*Ugl2*) bzw. 2. Geschlechts-glocke (*Go2*).

den höchst entwickelten Calyphoren, den Polyphyiden, ganz zu fehlen und durch den Glockenkern ersetzt zu sein scheint. Bei allen anderen Calyphoren scheint er dagegen ausschließlich vorzukommen, — mit einer vielsagenden Ausnahme: jene Geschlechtsglocken, die neben Spezialschwimglocken vorkommen, also zu sessilen Gemmen herabgesunken sind, entwickeln sich nicht durch Glockenpfropf. So kann kein Zweifel bestehen, daß der Glockenpfropf ein primitiver Entwicklungsmodus ist und Vorläufer des Glockenkern, während angenommen wird, daß die direkte Entwicklung der Polypen und Narcomedusen dem letzteren vorausgeht.



Textfig. 2.

Entwicklung des Glockenpfropfs. Bei *d* legt sich das Manubrium an.

Sehr wichtig ist die Feststellung, daß die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung der Geschlechtsverhältnisse eine total andere ist, wie beschrieben. Nach Chun, Weismann u. a. ist das Vorkommen von Blastostylen („Polypoide, welche Gonophoren knospen“) ein Charakteristikum der Siphonophoren. Deren phylogenetische Entwicklung ist gerade umgekehrt verlaufen, wie die des Gesamtorganismus, indem diese Blastostyle die vollkommenste Ausbildung bei den höchsten Siphonophoren zeigen, um dann einer schrittweisen Rückbildung zu verfallen, die bei den niedrigsten Calyphoren ihren Höhepunkt erreicht. Hier bestehen die Blastostyle nur noch aus einer „zeitlebens sich erhaltenden Urknospe“, die mit Geschlechtsprodukten erfüllt ist, welche nachträglich an die sukzessive sich abschnürenden Gonophoren abgegeben werden. Nach meinen Untersuchungen ist dagegen die Entwicklung der Ge-

schlechtsverhältnisse jener des Gesamtorganismus parallel verlaufen, so daß die primitivsten Verhältnisse bei den niederen Calyophoren vorhanden sind. Ihre höchste Komplikation erreichen sie bei den Physophoren. Eine zeitlebens sich erhaltende Urknospe, die sukzessive die Gonophoren abschnürt, fehlt vollkommen bei Calyophoren, ebenso eine Überwanderung der Geschlechtsprodukte. Vielmehr geht die Urknospe, d. h. die Mutterknospe für die sämtlichen Gonophoren eines Cormidium, restlos in der 1. Gonophore auf, ganz einerlei, ob diese eine Spezialschwimmglocke oder eine Geschlechtsglocke ist. An deren Stiel entwickelt sich dann auf ganz gleiche Weise die 2. Gonophore, die ihrerseits die 3. hervorproßt, usf., genau wie sich die zugehörigen Unterglocken entwickeln (siehe Textfig. 1). Die Geschlechtsprodukte entstehen erst in den Geschlechtsglocken selbst, und zwar sehr früh, wenn eine Spezialschwimmglocke vorausgeht, mehr oder weniger spät bei Formen ohne Spezialschwimmglocken. Auf diese einfachen Verhältnisse lassen sich auch jene der höchsten Physophoren zurückführen. Blastostyle fehlen daher den Siphonophoren vollkommen.

Über das relative Entwicklungstempo, das gerade bei den verschiedenen Gonophoren merkwürdige Verschiedenheiten zeigt, und seine bestimmenden Ursachen habe ich interessante Beobachtungen gemacht. Bezeichnet man als relatives Entwicklungstempo die Zeit der Anlage und die Entwicklungsgeschwindigkeit eines Organs oder seiner Teile im Vergleich zu anderen Organen oder zu übergeordneten Einheiten, wie z. B. den Cormidien oder Eudoxien, so zeigt sich, daß eine auffallende Wechselwirkung zwischen den einzelnen Teilen in der Weise besteht, daß das relative Entwicklungstempo durch verschiedene Faktoren reguliert wird, und zwar merkwürdiger Weise am meisten durch Zukunftsfaktoren, d. h. durch die zukünftigen Bedürfnisse der höher geordneten Einheit, die zudem, das ist vielleicht das merkwürdigste, oft nur vorübergehende Bedeutung haben. Es ist als ob das betreffende Organ genau wisse, welche Rolle ihm zufallen wird und zu welchem Zeitpunkt, und darnach seine Entwicklung sowohl

als Form wie als Geschwindigkeit reguliert. So ist das relative Entwicklungstempo der Unterglocken ein ganz verschiedenes, je nach dem Bau und der Funktion der Oberglocke, ferner je nach dem eine Larvenglocke oder ein larvales Deckstück, eine Oberglocke oder eine Pneumatophore vorausgeht. Ebenso ist das relative Entwicklungstempo der Unterglocken ein ganz verschiedenes, je nach ihrer Stellung, d. h. der Zahl der Unterglocken, die vorausgegangen ist. Das Gleiche gilt für die Geschlechtsglocken. Diese Beobachtungen dürften sich auch bei anderen Gruppen als fruchtbar erweisen.

Die phylogenetische Entwicklung der Siphonophoren ist andere Wege gegangen, wie bisher angenommen. Diese Tatsache hat zu einer neuen systematischen Einteilung geführt, bei der das Vorhandensein oder Fehlen von Unterglocken bzw. einer Ventralknospe das Maßgebende ist, während bisher zwei ganz verschiedene Einteilungsprinzipien bei Calycophoren und Physophoren angewandt wurden. Beide Unterordnungen zerfallen nunmehr in 2 scharf gesonderte Gruppen, die Calycophoren in die Mononectae, primär einglockige Formen, und Polynectae, die außer der Oberglocke noch Unterglocken besitzen, die Physophoren in die Physonectae, bei denen neben der umgewandelten Oberglocke (der Pneumatophore) auch Unterglocken vorhanden sind, und Anectae, sekundär einglockige Formen, da die Unterglocken vollkommen unterdrückt wurden. Interessanter Weise bilden also die Siphonophoren gewissermaßen einen geschlossenen Kreis, indem die Endglieder sich bis zu einem gewissen Grad wieder dem Ausgang nähern: aus dem Einfachen ist das Komplizierte und aus diesem wiederum das Einfache geworden. Aber wie anders sehen die Endglieder aus: am Anfang kleine, larvenähnliche Formen mit einer einzigen, zierlichen kleinen Glocke, zierlichem Stämmchen und vielgestaltigen, komplizierten Cormidien — am Ende riesige Formen, ebenfalls mit einer einzigen, aber merkwürdig umgewandelten Glocke (Pneumatophore) von oft erstaunlichen Dimensionen mit teils großem kräftigem, teils ganz reduziertem Stamm und sehr reduzierten Cormidien. Dazwischen hoch komplizierte Formen

mit zahlreichen Glocken in ständiger Vermehrung, mit langem Stamm und sehr vielgestaltigen, zum Teil eigentümlich ergänzten Cormidien. Zusammenfassend sind folgende Ergebnisse besonders wichtig: a) absolut primitive Formen haben sich offenbar nirgends erhalten, nur relativ primitive. b) Übergangsformen sind nur bei nahe verwandten Gruppen noch erhalten, bei entfernteren scheinen sie ganz zu fehlen, so zwischen Mononectae und Polynectae, zwischen Calycophoren und Physophoren. c) die ursprünglichen phylogenetischen Beziehungen haben sich fast nirgends erhalten. Alles hat sich im Laufe der Zeiten gewandelt, und was wandlungsfähig war, ist in der Wandlung aufgegangen. Daher besteht der heute erhaltene Stammbaum eigentlich nur aus Seitenzweigen und die direkten Verbindungsglieder fehlen. d) Der Gesamtorganismus mit den Eudoxien stellt phylogenetisch keine Einheit dar, sondern jeder Teil ist bei der Umwandlung bis zu einem gewissen Grade selbständig. So bieten die einzelnen Formen oft das merkwürdigste Gemisch hoher und niedriger Entwicklung dar. e) Die Entwicklungstendenz geht nach allgemeiner Vergrößerung mit Vermehrung der Cormidien. f) Die Ausbildung der Schwimmsäule und der Geschlechtsglocken verläuft in divergenter Richtung. Diese Feststellungen geben die Grundlage zur Beantwortung der Frage nach dem Ursprung und den Verwandtschaftsbeziehungen der Siphonophoren. Nach meinen Befunden scheint unzweifelhaft nicht, wie bisher angenommen, der Polyp das Primäre zu sein, aus dem sich die Meduse entwickelt hat, entsprechend dem bekannten Schema R. Hertwigs, sondern umgekehrt: der Polyp ist durch Reduktion des Schirmes aus der Meduse hervorgegangen. Die Frage ist also nicht wie aus dem festsitzenden Polyp die freischwimmende Meduse werden konnte, sondern wie die freischwimmende Meduse zum festsitzenden Polyp wurde.
