

# LEHRBUCH

DER

## VERGLEICHENDEN

# ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

## WIRBELLOSEN THIERE

VON

PROF. E. KORSCHOLT UND PROF. K. HEIDER

IN MARBURG I. H. IN BERLIN.

---

### SPEZIELLER THEIL.

Poriferen, Cnidarier, Ctenophoren, Crustaceen, Palaeostraken, Insecten, Molluscoiden,  
Entoprocten, Tunicaten, Cephalochorda, bearbeitet von K. Heider.

Vermes, Enteropneusten, Echinodermen, Arachniden, Pentastomen, Pantopoden, Tardigraden, Onychophoren, Myriopoden, Mollusken, bearbeitet von E. Korschelt.

MIT 899 ABBILDUNGEN IM TEXT.

---

JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1893.

## II. Capitel.

# CNIDARIER.

Systematik: I. Hydrozoa.

1. Hydroidea.

2. Siphonophora.

II. Anthozoa.

III. Scyphomedusae.

---

## I. Hydrozoa.

### 1. Hydroidea.

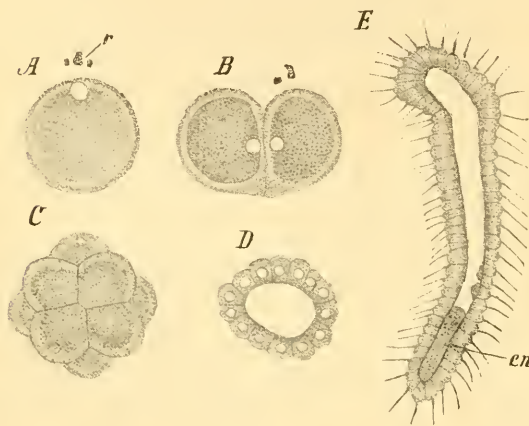
Die Geschlechtsproducte der Hydroiden reifen in der Regel in besonders gestalteten Individuen, welche entweder frei beweglich sind und dann die volle Höhe der Organisationsstufe der Hydroid-Meduse erreichen oder aber zeitlebens mit dem Polypenstock vereinigt bleiben und dann als sessile medusoide Gonophoren (Sporosacs) jene Organisation nur in rückgebildeter Form erkennen lassen. Bei Hydra dagegen kommen die Geschlechtsproducte im Ectoderm der Körperwand des Polypen zur Entwicklung.

Die Eier der Hydroidmedusen gelangen meist durch Dehiscenz der Gonadenwand nach aussen, werden hier befruchtet und durchlaufen im Seewasser die weitere Entwicklung. Bei jenen Formen hingegen, denen sessile Gonophoren zukommen, vollziehen sich die ersten Stadien der Entwicklung innerhalb derselben, und der Embryo gelangt erst auf der Stufe der Planula oder der Actinula zum Ausschwärmen.

Wir trennen im Folgenden jene Formen, welche freischwimmende Medusen erzeugen als metagenetische Formen (Formen mit Generationswechsel) von jenen, deren Geschlechtsindividuen als medusoide Gemmen sessil bleiben (Formen mit maskirtem Generationswechsel HATSCHKE). Eine dritte Gruppe umfasst jene Formen, bei denen aus dem Eier kein Polyp, sondern eine schwimmende Larve sich entwickelt, welche durch einfache Metamorphose in die Medusenform übergeht (hypogenetische Formen mit unterdrücktem Generationswechsel).

**Metagenetische Medusen.** Wir beginnen mit der Schilderung der bisher genauer bekannt gewordenen Entwicklung der Eier der Hydroid-medusen, indem wir vor allem den Darstellungen von CLAUS (No. 3) und METSCHNIKOFF (No. 12) folgen. Die runden Eier der craspedoten Medusen sind meist farblos, durchsichtig und entbehren der Hülle. Man

kann an ihnen eine aus zäherem Bildungsdotter bestehende Schicht von Ectoplasma und ein mit gröberen Nahrungsdotterkörnchen erfülltes Endoplasma unterscheiden (Fig. 13 *A*). Sie durchlaufen nach erfolgter Befruchtung eine totale, und in den meisten Fällen eine nahezu äquale Furchung. Durch Ausbildung der beiden ersten, meridional (vom animalen zum vegetativen Pol, Fig. 13 *B*) verlaufenden, aufeinander senkrecht stehenden Furchen entstehen vier im Kreuz gestellte Blastomeren, und durch eine darauffolgende äquatoriale Furchung kommt ein 8zelliges Stadium zu Stande (Fig. 13 *C*), während zwei weitere meridionale Furchen zur Bildung des 16zelligen Stadiums führen. Nur in einzelnen Fällen (Aequorea) ist die Furchung eine mehr inäquale, indem die Blastomeren der animalen Zone ein geringeres Volumen aufweisen. Schon in frühen Stadien rücken die Blastomeren vom Centrum ab, so dass es im Innern zur Ausbildung einer sich allmählich vergrößernden Furchungshöhle kommt. Durch weitere, weniger regelmässig ablaufende Furchungen vermehren sich die



**Fig. 13.** Entwicklung der Eier von *Ratlikea fasciculata* (nach METSCHNIKOFF).

*A* Ein soeben abgelegtes Ei, *r* Richtungskörperchen, *B* Stadium der Zweitheilung, *C* achtzelliges Stadium, *D* Blastulastadium im optischen Durchschnitt, *E* Planulastadium mit Entodermbildung, *en* Entoderm.

Blastomeren, indem sie sich zu einem in einer einzigen Schicht die Furchungshöhle umgebenden Epithel gruppieren, wodurch das typische Blastulastadium (Fig. 13 *D*) erreicht ist. Diese Zellenblase streckt sich nun, so dass sie eine eiförmige oder wurstförmige Gestalt annimmt und bedeckt sich an der Oberfläche mit Geisseln (Fig. 13 *E*), durch deren Bewegung sie mit dem verbreiterten Körperende nach vorne gerichtet umherschwimmt. Nun vollzieht sich die Bildung des Entoderms durch polare Einwucherung, indem vom hinteren Körperende aus erst einzelne, dann zahlreiche Zellen in die Furchungshöhle einwandern, so dass sie dieselbe von hinten nach vorne vorrückend, allmählich vollkommen ausfüllen (Fig. 13 *E*, Fig. 14). Auf diese Weise entsteht eine für die Hydroiden ungemein charakteristische Larve, welche von DALYELL als Planula bezeichnet wurde (Fig. 15 *A*) und die man auch nach der ihr Inneres erfüllenden embryonalen Zellmasse mit dem Namen der Parenchymula (METSCHNIKOFF) belegt hat. Im weiteren Verlaufe bilden sich im Ectoderm Nesselkapseln, welche besonders am hinteren Pole gedrängt erscheinen, während im Innern der Entodermzellmasse ein Spaltraum auftritt, die erste Anlage der Gastralhöhle, um welche die Entodermzellen sich epithelartig anordnen. Nun bereitet sich der

Prozess der Festsetzung vor<sup>1)</sup>. Die Larven sinken zu Boden, ihre Bewegungen werden langsamer, und schliesslich heften sie sich mit dem scheibenförmig verbreiterten vorderen Körperende fest (Fig. 15 *C*). Hierbei verlieren sie die Geisseln, und ihre Oberfläche bedeckt sich mit einer

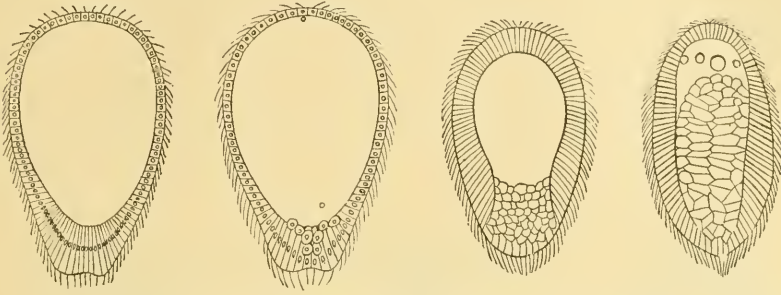
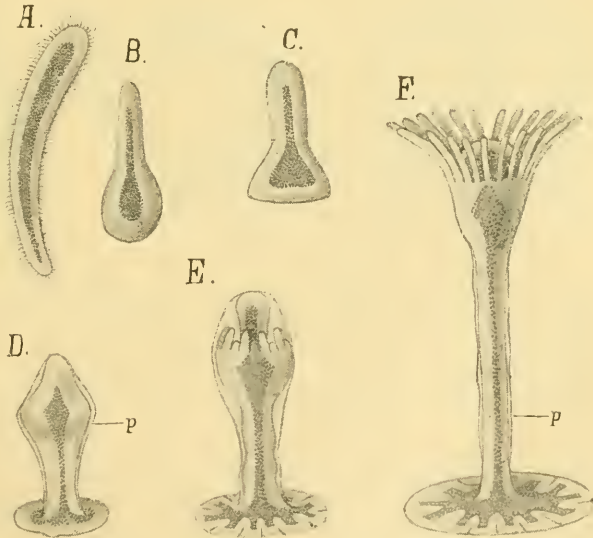


Fig. 14. Entodermbildung durch polare Einwucherung an den Planulae von *Aequorea* (nach CLAUS, aus HATSCHKE's Lehrbuch).

feinen cuticularen Ausscheidung, dem Perisarc (Fig. 15 *D*). Häufig gewinnt die scheibenförmige Anheftungsstelle durch Einkerbung ein gelapptes Aussehen (Fig. 15 *E*). Sie stellt die erste Anlage der Hydrorhiza

Fig. 15. Festsetzung und Auswachsen der Planularlarve von *Eudendrium* (nach ALLMAN).

*A* Planula, *B* und *C* Stadien der Festsetzung mit dem verbreiterten Vorderende, *D* Anlage des Hydranthenköpfchens und des Perisares *p*, *E* Anlage der Tentakel, *F* Entfaltung des Hydranthen.



dar, während das nun nach oben gerichtete Hinterende der Larve zum ersten Hydranthen des jungen Polypenstöckchens auswächst. Es entstehen als seitliche Divertikel die Anlagen der Tentakel (Fig. 15 *E*) und als Durchbruch der Körperwand, am Gipfel die Mundöffnung. Schliess-

<sup>1)</sup> Die Entwicklung der Eier von Medusen und Hydropolypen mit Gonophoren verhält sich von der Planula an übereinstimmend, so dass hier *Eudendrium* als Paradigma gelten kann.



lich wird das Perisarc an dieser Stelle durchbrochen, und der Polyp gelangt zur freien Entfaltung (Fig. 15 *F*).

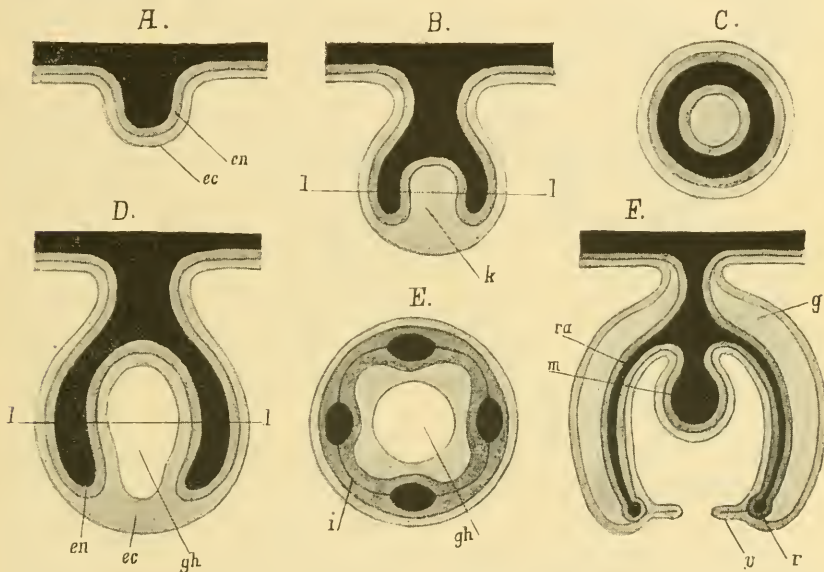
Nicht immer vollzieht sich die Entstehung des Polypenstöckchens genau nach dem hier gegebenen Schema. In einzelnen Fällen heftet sich die Larve der Länge nach fest und geht fast vollständig in die Bildung der Hydrorhiza auf, während die ersten Hydranthen durch eine Art Knospung aus derselben hervorwachsen (*Mitrocoma* METSCHNIKOFF).

Der auf diese Weise entstandene Hydropolyp pflanzt sich vorwiegend durch laterale Knospung fort. Es entsteht hierbei zunächst eine bruchsackähnliche Vorwölbung der Körperwand, deren Innenraum mit der Gastralhöhle des Mutterthieres communicirt, und deren Wandung aus den gleichen Schichten besteht, wie die Körperwand des Mutterthieres (Ectoderm, Entoderm und die dazwischen gelegene Stützlamelle). Indem diese Vorwölbung sich immer mehr vom Mutterthiere abschnürt, einen Tentakelkranz producirt und durch Dehiscenz am vorderen Ende eine Mundöffnung erlangt, wandelt sich die Knospe in einen Hydranthen um. Nur selten trennen sich die so entstandenen Hydranthen vom Mutterthiere los und werden selbstständig (Hydra), in den meisten Fällen kommt es durch fortgesetzte Knospung zur Ausbildung umfangreicher Polypenstöckchen. Die Gesetze der Knospung, durch welche die ungemein mannichfaltige Gestalt, sowie der Habitus der Polypenstöckchen bedingt ist, sind neuerdings von WEISMANN (No. 49) und H. DRIESCH (In-Diss. Jena 1889) einem eingehenderen Studium unterzogen worden.

Nicht immer haben die durch Knospung erzeugten Individuen dieselbe Gestalt, welche dem ersten Hydranthen zukam. Oft entwickelt sich unter den Individuen eines Stöckchens ein mehr oder minder deutlicher Polymorphismus. Es kommt zur Ausbildung tentakelloser, der Mundöffnung entbehrender, nesselkapselreicher Wehrpolypen (Spiralzooids), hartschaliger stachelförmiger Schutzpolypen, ferner der Nematophoren etc. Als umgewandelter, tentakelloser Polyp ist auch der bei vielen Formen sich findende sog. Blastostyl aufzufassen, an dessen Seitenwänden die Gonophoren durch Knospung producirt werden.

Die Bildung der zur Geschlechtsreife bestimmten Individuen (Meduse, sessile medusoide Gemme) ist das Resultat einer lateralen Knospung, die in ihren ersten Anfängen ganz ähnlich abläuft, wie die oben beschriebene. Auch hier bildet sich zunächst eine kleine, kugelige, zweischichtige Knospe (Fig. 16 *A*), zwischen deren beiden Zellschichten (Ectoderm und Entoderm) eine hyaline Stützmembran zu erkennen ist. Die nächste, mit einer fortschreitenden Abschnürung der Knospe gleichzeitig verlaufende Veränderung ist die Ausbildung einer Ectodermverdickung an ihrem freien, distalen Pole, welche zu einer Wucherung, dem sog. Knospenkern (Glockenkern) sich ausbildet (Fig. 16 *B*). Indem der letztere in den Innenraum der Knospe einwächst, wird der Entodermsack eingestülpt, so dass derselbe nun Bechergestalt annimmt (Fig. 16 *B*). Während nun im Knospenkern ein Spaltrum (die Anlage der Glockenhöhle) auftritt (Fig. 16 *D*), legen die zwei gegenüberliegenden Blätter des becherförmigen Entodermsacks sich in 4 Meridianen dicht aneinander und verschmelzen daselbst (Fig. 16 *E*), so dass von dem Hohlraum des Entodermsacks nur 4 perradial, d. h. in den 4 Haupt- radian gelegene Stellen durchgängig bleiben: die Anlage der 4 Radiärcanäle. Man sieht, dass diese 4 Radiärcanäle unter einander durch den Rest des obliterirten Entodermsackes (Fig. 16 *E* *i*) zusammenhängen,

nämlich durch die anfangs zweischichtige sog. Gefäßlamelle (Cathammal-Platte) (L. AGASSIZ No. 2, CLAUS No. 62). Indem die Glockenhöhle sich bei weiterer Vergrößerung der Knospe erweitert und nach aussen durchbricht, während in ihrem Grunde das Manubrium auswächst, erfährt die Stützlamelle im Bereich des Schirms eine Umwandlung in die Gallertmasse der Umbrella. Die Radiärgefässe sind im Verhältniss enger geworden und weiter auseinandergerückt. Das Ringgefäss am Rande der Glocke kommt — wie es scheint — durch secundäres Auseinanderweichen der beiden Blätter der Gefäßlamelle zu Stande. Mit diesen Umwandlungen, dem Durchbruche der Mundöffnung und der Ausbildung des Velums<sup>1)</sup> ist die Meduse im Wesentlichen vollendet und reif zur Loslösung (Fig. 16 F).



**Fig. 16.** Schematische Darstellung der Medusenknospung.

A Ganz junge Knospe, *ec* Ectoderm, *en* Entoderm. B Knospe mit solidem Knospenkern *k*, C ein Querschnitt durch B auf der Höhe der Linie *ll*, D Knospe mit Anlage der Glockenhöhle *gh*, E ein Querschnitt durch D auf der Höhe der Linie *ll*, *gh* Glockenhöhle, *i* interradiale Verwachsungsstelle der beiden Entodermilamellen (Gefässplatte), F die Anlage der beinahe vollendeten Meduse, *m* Manubrium, *ra* Radiärgefäss, *r* Querschnitt des Ringgefässes, *v* Velum, *g* Schirmgallerte.

Auf der regelmässigen Aufeinanderfolge ungeschlechtlicher, durch laterale Knospung sich vermehrender Generationen (Hydropolypen) mit einer geschlechtlich entwickelten Generation (Hydromeduse oder sessile Gonophore) beruht der Generationswechsel der Hydroiden.

Aus der oben dargestellten Entwicklung ergeben sich schon einige Andeutungen, in welcher Weise man den Hydropolypen und die Hydromeduse auf ein und dieselbe Ausgangsform zurückzuführen im Stande ist.

<sup>1)</sup> Das Velum entsteht nicht durch Faltenbildung, sondern direct aus jener die Glockenhöhle in frühen Stadien (Fig. 16 D) nach aussen abschliessenden Ectodermmembran, in welcher man frühzeitig eine zweischichtige Anordnung der Ectodermzellen erkennen kann (WEISMANN) No. 49, pag. 260.

Denn wenn wir voraussetzen, dass der Generationswechsel der Hydroiden in Folge von Arbeitstheilung entstanden ist, indem die Fähigkeiten der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf verschiedene Individuen vertheilt wurden (LEUCKART No. 11), so müssen wir auch die verschiedene Gestalt dieser Individuen als aus derselben Grundform hervorgegangen auffassen (ALLMAN No. 15, CLAUS No. 62, O. und R. HERTWIG No. 8), indem die ausschliesslich durch Knospung sich vermehrenden, sessilen Individuen sich mehr nach der Richtung der vegetativen Sphäre entwickelten, während die frei beweglichen, zur Geschlechtsreife heran-

wachsenden Medusen die Organsysteme der animalen Sphäre zur vollen Ausbildung gelangen liessen. Verschiedene Umstände<sup>1)</sup> deuten darauf hin, dass wir in der sessilen Form des Hydropolypen die Ausgangsform zu erblicken haben, so dass wir die Hydromeduse als einen zu freier Beweglichkeit gelangten, umgewandelten Hydropolypen bezeichnen könnten. Es würde dann der Mund der Meduse homolog sein dem Mund des Polypen (Fig. 17 o), der Magenstiel (Manubrium) der ersteren dem Mundkegel des letzteren. Die Glockenhöhle der Meduse würde durch eine bei vielen Hydropolypen sich findende Concavität der peripheren Theile des Peristoms repräsentirt sein, während der Tentakelkranz des Polypen das Aequivalent der Randtentakel der Meduse darstellt (Fig. 17 t). Bei dieser Auffassung würde der aborale Theil des Polypen verbreitert und abgeflacht zur Exumbrella der Meduse umgewandelt sein, während der Gastralraum sich bei letzterer in einen centralen Magenraum und einen aus Radiärgefässen und Ringgefäss (mit dazwischenliegender Gefässlamelle) bestehenden Kranz darm differenzirt (Fig. 17). Eine Neubildung,

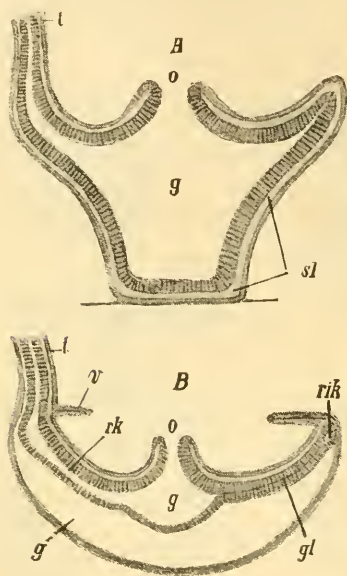


Fig. 17. *A* Schema eines Hydropolypen, *B* einer craspedoten Meduse (nach O. u. R. HERTWIG aus LANG's Lehrbuch). *o* Mund, *g* Darmhöhle, *t* Tentakel, *sl* Stützlammelle, *g* Gallerte zwischen Ectoderm und Entoderm, *rk* Radialcanal, *gl* Gefässlamelle oder Cathammalplatte, *v* Velum, *rik* Ringcanal.

welche am Polypen nicht vertreten ist, wäre in dem als Ectodermfalte sich darstellenden Velum zu erkennen. Zu den Differenzirungen, welche die Meduse auszeichnen, gehört die höhere Ausbildung der Muskulatur und des Nervensystems (doppelter Nervenring des Glockenrandes) und die Entwicklung von Sinnesorganen.

<sup>1)</sup> Hieher würden zu rechnen sein, dass bei der Knospung die Reihenfolge vom Hydropolypen zur Meduse eingehalten wird und niemals in umgekehrter Richtung eintritt, ferner der jegliche Mangel von Organbildungen, bes. von Sinnesorganen an der exumbralem Seite der Medusenglocke, der auf einen früheren sessilen Zustand hinweist, was den Ctenophoren gegenüber von Wichtigkeit ist.



Bei vielen Hydroiden haben die Geschlechtspersonen Hand in Hand mit einer durch Verlegung der Keimstätte erzielten Beschleunigung der Geschlechtsreife (WEISMANN No. 50) die Fähigkeit der freien Locomotion verloren und sind zu sessilen medusoiden Gemmen (Gonophoren) umgebildet. Dieselben müssen als reducirte Medusen betrachtet werden (v. KOCH No. 34), bei denen die Randtentakel, Sinneskörper und das Velum, häufig auch die Glockenöffnung verschwunden sind, während der Kranzdarm eine bedeutende Reduction erfahren hat (Fig. 18). Nach dem Grad der Rückbildung kann man mit WEISMANN (No. 49) folgende 5 Stufen unterscheiden: 1) Medusoide mit Glockengefäßen, aber ohne Randtentakel, meist auch ohne Velum und Sinneskörper, Manubrium ohne Mund; lösen sich meist in reifem Zustand los (Pennaria); 2) sessile Medusoide, Glocke meist ohne oder mit unvollkommenen Gefäßen, aber mit Glockenmund und Glockenhöhle (Tubularia); 3) sessile Gonophoren, deren Glockenwand noch mit Entodermmlamelle und zwei Ectodermschichten, aber ohne Canäle und Glockenmund, das

**Fig. 18.** Schematischer Durchschnitt zweier Geschlechtsindividuen von Hydroiden.

*A* Junge, noch fest-sitzende Meduse.

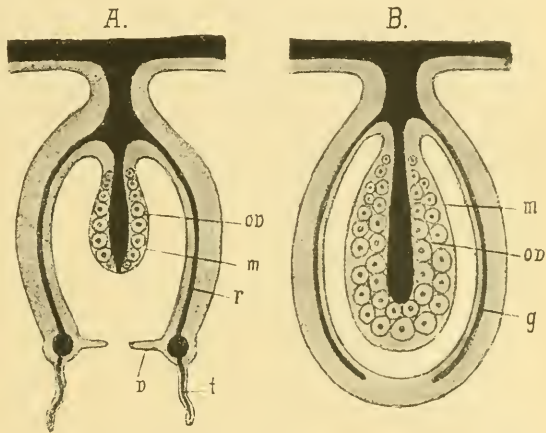
*B* Sessile Gonophore.

*ov* Gonaden (Ovarium).

*m* Mundstiel (Manubrium).

*r* Radiargefäß, *t* Tentakel.

*v* Velum, *g* Gefäßplatte.



Manubrium unmittelbar umschliessend (Clava, Hydractinia); 4) sessile Gonophoren, deren Wand nur unvollständig die Medusenschichten enthält (weibliche Campanularia); 5) Sporophoren, d. i. sessile Gonophoren ohne jede Spur medusoiden Baues (Cordylophora).

Es ist noch fraglich, ob die Geschlechtsorgane von Hydra sich der letzten dieser Gruppen anschliessen, wonach Hydra eine sehr abgeleitete Form darstellen würde, oder ob wir nicht vielleicht in Hydra einen zur Geschlechtsreife gelangenden Polypen und demnach eine sehr ursprüngliche Form zu erblicken haben.

Die Geschlechtsorgane liegen im Allgemeinen sowohl bei Medusen, als auch bei sessilen Gonophoren in der ectodermalen Wand des Manubriums (Fig. 18) oder (Leptomedusen Hkl.) an der inneren Wand der Glocke im Verlauf der Radiärkanäle. Ueber die erste Entstehung der Sexualproducte haben die Untersuchungen WEISMANN's neue Resultate ergeben. Das ursprüngliche Verhältniss war, dass die Sexualzellen im Ectoderm des Manubriums der Meduse zur Entwicklung und Reife gelangten. In anderen Fällen (bei Formen mit sessilen Gonophoren) trat die Entwicklung der Sexualzellen schon zu einer Zeit ein, in der die Gonophore selbst noch nicht vollkommen ausgebildet war; es erfolgte somit eine secundäre Verlagerung der Keimstätte in das Ectoderm der Knospe, weiter in das Entoderm der-



selben und schliesslich in das Entoderm des Stammes und der Aeste vor Entwicklung der Knospe. Von hier müssen die Sexualzellen zur Reifestätte wandern. Man sieht, dass diese Verlagerung der Keimstätte im Interesse einer möglichst Beschleunigung der Geschlechtsreife zur Ausbildung kam. Hierbei handelte es sich um eine Verschiebung der Keimstätte in centripetaler Richtung. Bei den Leptomedusen (HAECKEL) dagegen erscheint die Reifestätte und zwar nach centrifugaler Richtung verlegt, da HARTLAUB an Obelia den Nachweis erbringen konnte, dass die Sexualzellen im Manubrium entstehen und erst secundär an die Radiärgefässe gelangen.

Die Vermehrung durch Knospung kommt nicht bloss der Hydropolypenform zu; sie findet sich auch bei Hydromedusen. Hier können die Knospen an dem Magenstiel (*Sarsia siphonophora*, *Lizzia*), an den Tentakelbasen (*Sarsia prolifera*, *Codonium codonophorum*), am Ringcanal oder an anderen Stellen zur Entwicklung kommen. Ueber die Knospung bei Cninen vgl. pag. 33. Eine merkwürdige Art von Fortpflanzung durch Knospung wurde von BROOKS (No. 18) an einer Eucopide, *Epenthesis McCradyi*, beobachtet. Hier sprossen an der Oberfläche der 4 den Radialcanälen zugehörigen Gonaden mehrere in ein chitines Gonangium eingeschlossene Blastostyle, an denen durch weitere Knospung kleine Medusen erzeugt werden. Wir hätten demnach — wenn die Deutung dieser Blastostyle als umgewandelter Hydranthen sicher feststehen würde — in diesem Falle eine Ausnahme von der Regel, dass durch Knospung von einer Meduse immer nur wieder eine Meduse erzeugt werden kann.

Von der bisher betrachteten Form ungeschlechtlicher Fortpflanzung — der lateralen Knospung — ist zu unterscheiden die Reproduction eines Hydranthen von einem freien Stielende aus, wie dieselbe nach Verletzungen, bei Tubularien nach dem spontanen Abstossen der Köpfchen (DALYELL No. 4, ALLMAN No. 15), bei Campanulariden nach dem Absterben der Polypen in Folge von Algenüberwucherung (v. LENDENFELD No. 38) beobachtet wurde.

Ausserdem wurde bei Hydroiden in einzelnen Fällen auch Fortpflanzung durch Theilung beobachtet. So von METSCHNIKOFF (No. 12) an den Blastula-Stadien von *Oceania armata*, von USSOW (No. 48) an den Knospen und ausgewachsenen Thieren des in den Jugendzuständen in den Eiern des Sterlet schmarotzenden *Polypodium hydriforme*, ferner als bisher ausschliesslich beobachtete Art der Fortpflanzung bei der nordamerikanischen Süswasserform *Microhydra Ryderi* und bei *Protohydra* (GREEFF). Weiterhin ist von älteren Beobachtern das Vorkommen spontaner Theilung bei Hydra behauptet worden.

Auch an den Jugendformen einiger Medusen wurde Fortpflanzung durch Theilung beobachtet, welche durch Knospung eines neuen Magens eingeleitet wird, worauf die Radiärgefässe um die beiden nun vorhandenen Manubrien als Centren sich gruppieren und eine Durchschneidung der Scheibe von deren Rande aus erfolgt; so bei *Stromobranchium mirabile* (KÖLLIKER No. 37), *Phialidium variabile* (DAVIDOFF No. 23) und *Gastroblasta Raffaelli* (LANG No. 39). Die neuentstehenden Radiärgefässe bilden sich hier vom Ringcanal aus als Centripetalgefässe. Indem in späteren Stadien die Knospung der Magenschläuche immer fortschreitet und die Theilung der Individuen nicht gleichen Schritt hält, ja wohl ganz unterbleibt, kommt es zur Ausbildung von Colonieen [*Gastroblasta Raffaelli* und *timida* (KELLER)].

Eine weitere Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung, welche man als „Frustelbildung“ (ALLMAN No. 15) bezeichnet hat, kann am besten als die frühzeitige Abschnürung einer noch wenig entwickelten Lateralknospe bezeichnet werden. Bei *Schizocladium ramosum*, einer Campanularide finden

sich an dem Polypenstöckchen Seitenzweige, die keinen Hydranthen tragen. Von den Enden derselben schnüren sich kleine Theilstücke ab, welche bis auf den Mangel der Cilien einer Planula ähnlich sind und, indem sie sich festsetzen und mit Perisarc überkleiden, zur Hydrorhiza eines neuen Stöckchens auswachsen, während der erste Hydranth durch Knospung aus ihnen hervorgeht. Bei der merkwürdigen, keinen Polypenstock erzeugenden, sondern solitär verbleibenden *Corymorpha* findet eine ganz ähnliche Frustel-Abschnürung von dem unteren Theile des Polypen statt, in welchem Vorgang wir vielleicht die letzte Andeutung einer Stockbildung zu erblicken haben.

**Hydropolypen mit sessilen Gonophoren.** Der Entwicklungsablauf der in den Sporosacs sich ausbildenden Embryonen ist nach ALLMAN (No. 15), F. E. SCHULZE (No. 46), HAMANN (No. 27) und METSCHNIKOFF (No. 12) einigermaßen von dem oben geschilderten verschieden — vor Allem hinsichtlich der Entodermbildung — und schliesst sich mehr an die Entwicklung der hypogenetischen Medusen (siehe unten pag. 29) an. Durch eine totale und meist äquale Furchung soll hier zunächst ein solider, der Furchungshöhle entbehrender, kugeliger Embryo (sog. Morulastadium) zu Stande kommen, dessen oberflächlich gelegene Zellen sich durch raschere Theilung als differente Schicht (Ectoderm) von der inneren Zellmasse (Entoderm) sondern. Wie man sieht, schliesst sich dieser Process an die später zu schildernde Entodermbildung durch Abspaltung oder Delamination an. Der so entstandene zweischichtige Embryo streckt sich und gewinnt eine Geisselbekleidung der Oberfläche sowie durch Auseinanderweichen der Entodermzellen die Anlage der Gastralhöhle und wird in den meisten Fällen als Planula frei.

Für *Tubularia* wurde von CIAMICIAN (No. 22) eine deutlich inäquale Furchung und darauffolgende Ausbildung des Gastrulastadiums durch Epibolie angegeben. Doch sind seine Untersuchungen durch HAMANN (No. 27), METSCHNIKOFF (No. 42) und CONN (No. 21) widerlegt worden, nach denen die Entwicklung des *Tubularia*-Eies ganz nach dem oben geschilderten Typus vor sich geht. Dagegen scheint es, als ob TICHOMIROFF (No. 47) sich für CIAMICIAN'S Beobachtungen ausgesprochen habe. Der nun entstandene zweischichtige Embryo hat anfangs Kuchenform, wird aber bald spindelförmig, indem an zwei gegenüberliegenden Stellen Tentakelanlagen knospen. Nun erfolgt die Ausbildung der Gastralcavität und neuer Tentakel in der Aequatorialebene. Die letzteren sind anfangs nach der aboralen Seite zu gekrümmt. Der Embryo erfährt nun im Allgemeinen eine Streckung nach der Richtung der Hauptaxe, und, während an seinem oralen Pole die Anlagen der Mundtentakel erscheinen und die Mundöffnung zum Durchbruche kommt und die Haupttentakel sich oralwärts krümmen, wird das hintere Ende verschmälert und einigermaßen vom Hauptkörper durch eine Ringfurche abgesetzt. Damit ist nun das sog. Actinulastadium (Fig. 19) erreicht, und der kleine Polyp verlässt den Mutterkörper (die Gonophore), um sich festzusetzen und zu einer neuen Colonie auszuwachsen. Bemerkenswerth ist die Uebereinstimmung mit der später zu schildernden Entwicklung der Aeginidenlarve (pag. 32).

Das Ei von *Hydra* entwickelt sich in einem der Ectodermsschicht der Polypenwandung angehörigen Ovarium, welches durch Vermehrung der Zellen des sog. interstitiellen Gewebes entstanden ist. Von den das Ovarium zusammensetzenden Zellen wird nur eine (in seltenen Fällen 2) zum reifen Ei ausgebildet, während die übrigen zur Ernährung desselben dienen und durch Pseudopodien vom Ei aufgenommen werden. Das reife Ei, welches in seinem Innern zahlreiche, als Pseudozellen bezeichnete Dotterelemente birgt, tritt durch Aufplatzen der es deckenden Ectodermsschicht aus dem Mutterkörper

heraus, an dem es jedoch noch längere Zeit befestigt bleibt. Der vom mütterlichen Körper abgewandte Theil des Eies bezeichnet den animalen, der an ihm adhärende Theil den vegetativen Pol des Eies. Es erfolgt sodann die Ausstossung der Richtungskörperchen und die Befruchtung. Die Entwicklung des Eies wurde von KLEINENBERG (No. 32), KOROTNEFF (No. 35) und KERSCHNER (No. 33) studirt. Nach KERSCHNER kommt es nicht zur Ausbildung einer soliden Morula, sondern es entsteht durch eine totale und ziemlich äquale Furchung eine Blastula, von deren unterem, dem Mutterthier zugewandten (vegetativen) Pole aus eine Einwanderung von Zellen in die Furchungshöhle stattfindet, welche das Entoderm bilden. Hier entsteht demnach das Entoderm durch polare Einwucherung und da HAMANN (No. 27)

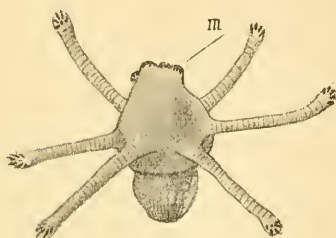


Fig. 19. Actinula von Tubularia (nach CIAMICIAN). m Anlage der Mundtentakel.

bei *Halecium tenellum* und METSCHNIKOFF (No. 12) bei *Campanularia caliculata* (?) die Entodermbildung durch Einwanderung beobachten konnten, so scheint dieser Typus auch unter den Hydropolyten verbreiteter, als man bisher angenommen hat.

Nachdem die Furchungshöhle vollständig mit Entodermzellen ausgefüllt wurde, kommt es zur Abscheidung einer doppelten Eihülle, einer inneren Keimschale und einer äusseren härteren Chitinhülle. Während nach KLEINENBERG und KOROTNEFF bei der Ausbildung der letzteren die Ectodermzellschicht aufgebraucht werden sollte, konnte KERSCHNER den

Nachweis erbringen, dass das Ectoderm erhalten bleibt. Nun löst sich das Ei vom mütterlichen Körper und fällt zu Boden. Die Entodermzellmasse nimmt hierauf durch Entwicklung zahlreicher protoplasmatischer Verbindungsstränge und zwischen denselben befindlicher Lücken ein bindesubstanz-ähnliches Aussehen an (KERSCHNER), worauf im Innern derselben die Gastralhöhle zum Vorschein kommt. Schliesslich zerfällt die äussere Keimschale, und es tritt der noch von der inneren Hülle überzogene Embryo daraus hervor. Nun entstehen die Tentakel als Ausstülpungen der Wand und die Mundöffnung durch Durchbrechung derselben an einer Stelle, welche dem vegetativen Pole des Eies entspricht (KERSCHNER), so dass nach Auflösung der Hülle die junge Hydra in actinula-ähnlicher Gestalt frei wird.

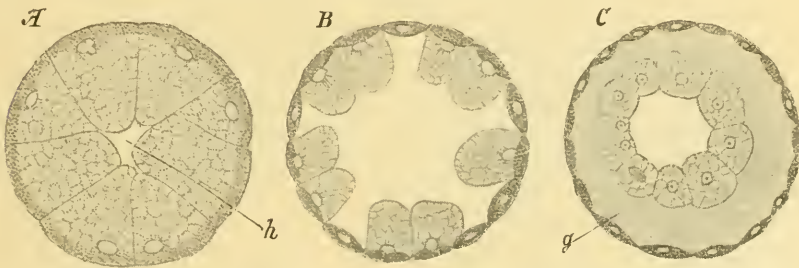
Ueber die Gesetzmässigkeit in dem Auftreten der Tentakel sind die Angaben für Hydra bisher noch divergent. KLEINENBERG lässt sämtliche Tentakel des Embryos gleichzeitig entstehen, während KOROTNEFF für dieselben ein paarweises Auftreten angiebt, wie ein solches von MERESCHKOWSKY für die Knospen behauptet worden war. Während an letzteren von JUNG keine bestimmte Regel erkannt werden konnte, glaubte HAACKE (No. 28) beobachtet zu haben, dass sich die nicht grünen Hydren in zwei Arten trennen, die er als *H. Trembleyi* und *H. Roeselii* unterschieden hat. An den Knospen der ersteren entstehen sämtliche (meist 6) Tentakel gleichzeitig; dagegen lässt das Auftreten der Tentakel bei Hydra Roeselii eine Orientirung mit Rücksicht auf den mütterlichen Organismus nicht verkennen, insofern (bei senkrechter Einsetzung der Knospe) die beiden zuerst auftretenden Tentakel in einer den mütterlichen Organismus quer durchschneidenden Ebene gelagert sind, während der dritte in einer auf dieser senkrecht stehenden Ebene gegen die Oralseite des mütterlichen Körpers sprosst, der vierte diesem opponirt, etc. Solche Beispiele beweisen, dass bei stockbildenden Radiär-



thieren durch das Verhältniss der Knospe zum Mutterorganismus die bilaterale Symmetrie der ersteren bedingt wird. Wir werden daher die bilaterale Ausbildung mancher Coelenteraten (Anthozoen, junge Scyphopolypen) von der Stockbildung herzuleiten haben (HAACKE No. 76).

Ueber die Entwicklung der Hydrocoralliae liegen bisher nur spärliche Angaben vor. MOSELEY fand bei Stylasteriden wohlentwickelte Planulae innerhalb der Gonophoren. Auf diesem Stadium scheinen auch die Larven von Millepora auszuschwärmen. Hier durchlaufen die sehr kleinen dotterarmen Eier die ersten Entwicklungsstadien im Entoderm des Coenosarcs, wo sie häufig durch ein stielförmiges Pseudopodium an die Stützlamelle angeheftet erscheinen. Später wandern sie in das Entoderm der Basalplatte der Gastrozoiden ein, wo sie sich bis zur Planula entwickeln. Es muss auffallen, dass hier die erste Entwicklung unter beträchtlicher Vermehrung der embryonalen Kerne, aber ohne deutliche Furchung abläuft (HICKSON No. 30).

**Hypogenetische Medusen.** In den Gruppen der Trachomedusen und Narcomedusen kommt der in der regelmässigen Aufeinanderfolge von Polypen und Medusen bestehende Generationswechsel in Ausfall, in-



**Fig. 20.** Drei Stadien der Geryonidenentwicklung. *A* und *C* von *Liriope mucronata* (nach METSCHNIKOFF), *B* von *Geryonia fungiformis* (nach FOL).

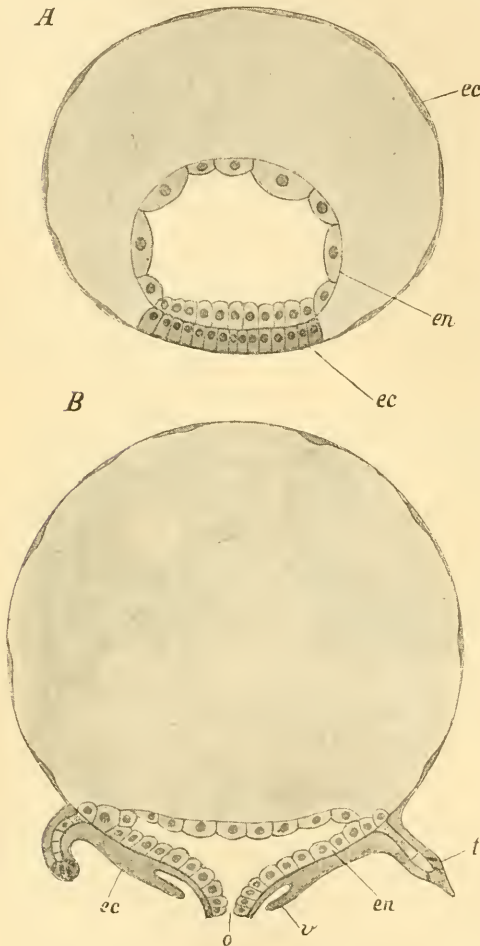
*A* 16zelliges Stadium, *h* Furchungshöhle, *B* beginnende Delamination, *C* nach vollendeter Delamination, *g* Gallerte.

dem hier die Polypengeneration unterdrückt erscheint. Hier entwickeln sich die jungen Medusen direct aus dem Ei, haben aber noch vielfach eine Metamorphose durchzumachen. Nur bei den Cuninen kommt es zur secundären Ausbildung eines Generationswechsels, indem die aus dem Ei sich entwickelnde Larve durch einen Knospungsprocess die Medusen hervorgehen lässt (parasitische Knospenähnen der Cuninen). —

Die Entwicklung des Geryoniden-Eies ist an mehreren Arten von METSCHNIKOFF (No. 42 u. 12), FOL (No. 25) und BROOKS (No. 17) untersucht. Das Geryoniden-Ei, welches aus dem Munde der Mutter ausgeworfen wird, ist von einer Schleimhülle umgeben und lässt eine deutliche Scheidung in ein körnchenreiches Ectoplasma und ein schaumig aussehendes, helleres Endoplasma erkennen. Durch eine totale und äquale Furchung kommt es zur Ausbildung von 2, 4, 8 etc. Blastomeren, an denen man einen oberflächlichen, ectoplasmatischen und einen inneren endoplasmatischen Antheil erkennen kann (Fig. 20 *A*). Im 16zelligen Stadium ist meist eine durch Auseinanderweichen der Blastomeren entstandene Furchungshöhle (Fig. 20 *A*, *h*) zu erkennen. Wenn durch diess Stadium das Blastulastadium repräsentirt ist, so zeigen



die folgenden den Anfang der Entodermbildung, welche hier nach der übereinstimmenden Angabe der obengenannten Forscher durch einen sog. Delaminationsprocess vor sich geht. Indem jede Furchungskugel eine Quertheilung erleidet, wird ihr ectoplasmatischer Antheil von dem



**Fig. 21.** Zwei Entwicklungsstadien von *Liriope mucronata* (nach METSCHNIKOFF). Schematisch.

*A* Eine Larve vom fünften Tage.

*B* Eine siebentägige Larve im optischen Durchschnitt. *ec* Ectoderm, *en* Entoderm, *o* Mundöffnung, *v* Anlage des Velum, *t* Anlage der primären, per-radialen Tentakel.

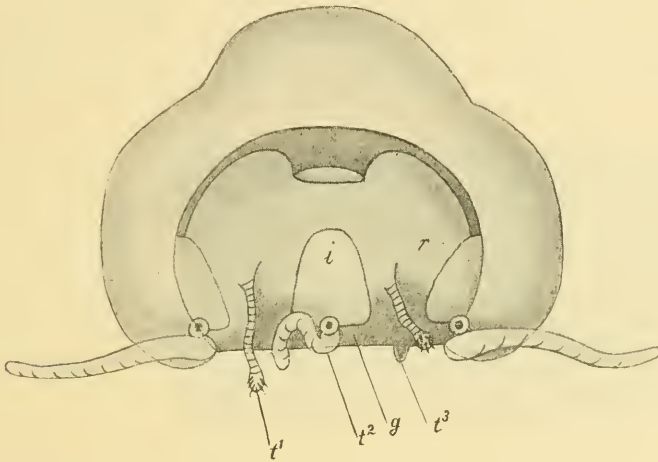
endoplasmatischen getrennt (Fig. 20 *B*). Aus dem letzteren gehen die Elemente des Entoderms hervor. Es resultirt aus diesem in der ganzen Peripherie sich abspielenden Process die Bildung einer zweischichtigen geschlossenen Zellblase (Fig. 20 *C*), deren Aussenschicht das Ectoderm und deren Innenschicht das Entoderm darstellt, während die im Centrum befindliche Höhle, das frühere Blastocoel, nun direct zum Gostrocoel oder zur Urdarmhöhle wird. Bald kommt es nun zwischen beiden Zellschichten zur Ausscheidung einer durchsichtigen Gallerte (Fig. 20 *C, g*). Da der Embryo von nun an sich durch Geisselbewegung der Ectodermzellen umherbewegt, so könnte man diess Stadium dem Planulastadium der übrigen Hydroiden gleichstellen.

Die nächste Veränderung besteht in der Vermehrung der gallertartigen Abscheidung, wodurch die Ectodermblase mächtig ausgedehnt wird. Da diese Abscheidung nicht ringsum gleichmässig erfolgt, so wird die Entodermblase immer mehr excentrisch gelagert, bis sie an einem Punkte, dem oralen Pole, das Ectoderm berührt (Fig. 21 *A*). An dieser Stelle werden die Zellen des Ectoderms und Entoderms verdickt, und hier

bildet sich später durch eine Durchbrechung dieser Schichten die Mundöffnung. An der dieselbe umgebenden verdickten Ectodermplatte macht sich bald eine besondere Verdickung der peripheren Parthieen geltend, wodurch ein Ringwall gebildet wird, an dessen Aussenseite sich die 4 resp. 6 primären Tentakel als kleine Erhebungen ausbilden, in deren Innerem

Zellstränge des Entoderms, welche mit der Wand der Gastralhöhle zusammenhängen, zu erkennen sind (Fig. 21 *B*). Diess tentakeltragende Stadium, welches die Eigenthümlichkeiten der Meduse noch nicht erkennen lässt, kann man wohl als ein modificirtes Actinulastadium auffassen.

Im weiteren Verlaufe erfährt die bisher kugelige Larve eine Abplattung, und gleichzeitig wird auch der Entodermsack abgeflacht. Es bildet sich nun von dem ringförmigen Ectodermwalle aus das Velum (Fig. 21 *B*). Indem sich das die Mundöffnung umgebende Feld einstülpt, gelangt die bald sich vergrössernde Anlage der Subumbrellarhöhle zur Ausbildung (Fig. 22). Da die abgeflachte Gastralhöhle hierbei ebenfalls



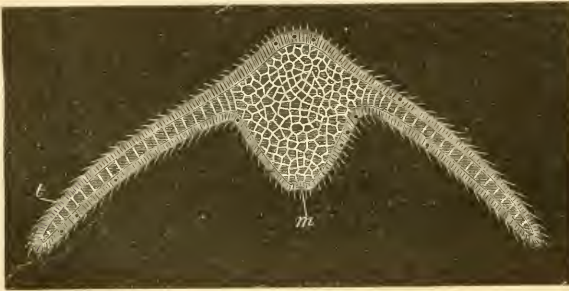
**Fig. 22.** Larve von *Liriope scutigera* (nach Brooks). *i* interradiale Verwachsungsfelder des Kranzdarms (Cathammalplatten), *r* Radiärgefässe, *g* Ringgefäss, *t*<sup>1</sup> primäre, perradiale Larvententakel, nach oben gerückt, *t*<sup>2</sup> interradiale Larvententakel, *t*<sup>3</sup> Knospe eines permanenten, perradialen Tentakels.

eine Einstülpung erfährt, so stellt dieselbe nun einen über die Subumbrellarhöhle gestülpten, doppelwandigen Becher dar. Indem sich die beiden Wände desselben (bei *Liriope*) nach Brooks an vier interradiären Stellen (Fig. 22 *i*) aneinanderlegen und miteinander verwachsen, kommen die Cathammalplatten der Gefässlamelle zur Ausbildung, während die durchgängig bleibenden Stellen die vier anfangs sehr weiten Radiärgefässe (*r*) und den Ringcanal (*g*) darstellen. Die weiteren Veränderungen, durch welche die Larve sich dem Bau der ausgebildeten Form nähert, bestehen in der Anlage interradialer (*t*<sup>2</sup>) und der permanenten perradialen (*t*<sup>3</sup>) Tentakel (während die primären Tentakel schwinden), der Ausbildung der Gehörbläschen, dem Auswachsen des Gastrostyls und einer allgemeinen Abflachung der Glocke (Brooks). —

In diesen Umwandlungen, vor Allem in dem Verlust der soliden Larvententakel, von denen die perradialen stets resorbiert werden, während die interradialen bei einigen Formen neben den später gebildeten hohlen, permanenten (perradialen) Tentakeln erhalten bleiben, ist die durch LEUCKART, FR. MÜLLER und E. HAECKEL genauer bekannt gewordene Metamorphose der Geryoniden begründet.

Bei *Aglaura* und *Rhopalonema* kommt die Entodermbildung nicht durch Delamination zu Stande, sondern auf ähnliche Weise, wie bei den Hydropolyphen, indem sich zunächst ein solides der Furchungshöhle entbehrendes sog. Morulastadium ausbildet, dessen oberflächliche Zellen zur Ectodermis umwandeln, während die im Inneren gelegenen das Entoderm repräsentiren (METSCHNIKOFF No. 12).

Die Entwicklung der Narcomedusen aus dem Ei ist vor Allem durch METSCHNIKOFF (No. 12 und 13) bekannt geworden. Bei *Aeginopsis mediterranea* vollzieht sich die Entodermbildung durch multipolare Einwanderung. Es kommt nämlich im Verlaufe der Furchung nicht zur Ausbildung einer deutlichen Furchungshöhle, sondern es wandern schon frühzeitig von beliebigen Stellen der Oberfläche Zellen in das Innere, um daselbst die Entodermzellmasse zusammenzusetzen. Indem das Ectoderm sich mit Geisseln bedeckt, kommt es zur Ausbildung einer langgestreckten, stabförmigen Planula, welche fast das Aussehen eines abgelösten Hydroidtentakels darbietet, da ihr Inneres von Entoderm-



**Fig. 23.** Drei Tage alte Larve von *Aeginopsis* mit zwei Tentakel. (Nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR's Handbuch.)  
m Mund, t Tentakel.

zellen erfüllt ist, welche nur in der Mitte dichter gestellt, an beiden Enden aber einreihig angeordnet sind. Bald jedoch zeigt es sich, dass diese beiden, später abgebogenen Enden zu den ersten Tentakeln der Larve auswachsen, indess das Mitteltheil zur Anlage des Medusenleibes wird (Fig. 23). Durch Auseinanderweichen der Entodermzellen kommt die Gastralhöhle zur Ausbildung, während der Mund später nach aussen durchbricht. Es entwickelt sich ein zweites Paar kleinerer Tentakel, welche gegenüber den ersten im Kreuz gestellt sind. Durch Entwicklung der Sinneskörper, der Gallerte, Schirmhöhle und des Velums wird allmählich die Larve in die Form der Meduse übergeführt (J. MÜLLER, METSCHNIKOFF). —

Wenn sich so die Entwicklung der Aeginiden als eine einfache Metamorphose darstellt, so haben sich für den Entwicklungskreis der Cuninen zum Theil viel complicirtere Verhältnisse herausgestellt, welche in dem Parasitismus der Larven und der gleichzeitigen Neigung zu frühzeitiger Knospung begründet sind. Verhältnissmässig einfach stellen sich die Verhältnisse nach Mc<sup>2</sup> CRADY und BROOKS (No. 17) für *Cunocantha octonaria* dar. Hier gelangen die bewimperten Larven in die Schirmhöhle einer Tiaride (*Turritopsis*) und wachsen daselbst unter ähnlichen Stadien, wie sie oben für *Aeginopsis* beschrieben sind zu einem actinula-ähnlichen Wesen aus, das sich mit seinen 4 Tentakeln an der Aussenwand des Magens von *Turritopsis* festheftet, während es seinen langausgezogenen Rüssel durch die Mundöffnung in den Magen des Wirthes einführt. Dieses Larvenstadium vermehrt sich durch Knospung, bis



schliesslich sowohl die ursprüngliche Larve, als die durch Knospung erzeugten Individuen durch allmähliche Umwandlung Medusenform gewinnen und zu einer jungen Cunoctantha werden. Ähnlich sind die Fälle, in denen freischwärmende Planulae von Cuninen in den Magen von Geryonien einwandern, sich im Inneren desselben festssetzen und daselbst zu einer Knospennähre auswachsen. Da jedoch in diesem Falle nur die Knospen die Fähigkeit haben, sich in Medusen umzuwandeln, während der aus der Larve entstandene, polypenähnliche Stolo sich nicht weiterentwickelt, so kommt es zur Ausbildung eines Generationswechsels. Vielfach hat man in der Magenöhle von Cuninen selbst parasitisch lebende Larven von Cuninen beobachtet, welche sich zu kleinen Medusen umbildeten, aber sich gleichzeitig durch Knospung vom aboralen Pole aus ungeschlechtlich vermehrten (METSCHNIKOFF). Da die so entstandenen Individuen häufig im Bau, vor Allem in der Zahl der Antimeren sich wesentlich von jener Form, in deren Magenöhle sie sich vorfanden, unterschieden, so ist es zweifelhaft geblieben, ob man es hier mit einer andersgestalteten Brut derselben zu thun hat, oder mit Abkömmlingen einer anderen Cuninen-Art, die im Schwärmzustand in die Magenöhle des Wirthes eingewandert sind. Neuerdings wurde von KOROTNEFF (No. 36) eine in der Mantelgallerte von *Salpa fusiformis* schmarotzende Cuninenlarve (?) als *Gastroides parasiticum* beschrieben.

Eine merkwürdige Art der Fortpflanzung hat METSCHNIKOFF (No. 12) für *Cunina proboscidea* beschrieben und als *Sporogonie* bezeichnet. Durch sie würde der einzige Fall parthenogenetisch sich entwickelnder Eier bei Coelenteraten repräsentirt sein. Es kommt bei der erwähnten Form in den Geschlechtsorganen (abgesehen von den Zeugungsstoffen) zur Entwicklung neutraler, amöboider Geschlechtzellen, welche bald aus ihrer Brutstätte auswandern und in das Entoderm der Magentaschen und des Ringcanals, aber auch in die Gallertschicht der Subumbrella eindringen. Diese amöboiden Zellen, die sich sowohl beim Männchen als beim Weibchen vorfinden, theilen sich zunächst, worauf es zu einer Umschliessung einer Zelle durch die andere kommt. Die umschlossene Zelle wandelt sich in einen Embryo um, während die umschliessende Zelle als riesenhaft auswachsende, amöboid bewegliche Deckzelle, die Ernährung, Bewegung und Festheftung des Embryos besorgt. Bei weiterem Auswachsen des bewimperten Embryos hängt derselbe frei in den Gastralraum des Mutterthieres, während nur allein die Deckzelle der Fixation am Entoderm vorsteht. Schliesslich werden die Embryonen frei und gelangen in den Gastralraum der Mutter, wo sie sich zu Medusen umbilden und gleichzeitig von ihrem aboralen Pole neue Knospen produciren. Die so erzeugten Medusen sind im Moment des Ausschlüpfens aus dem Mutterkörper schon geschlechtsreif. Sie unterscheiden sich aber wesentlich vom Mutterthiere. Sie haben die Charactere der Solmariden, insofern ihnen ein einfacher Magenschlauch und eine ringförmige Gonade zukommt, während „Otoporpen“ fehlen. Hier wechseln also im Entwicklungskreise zwei verschieden gestaltete, geschlechtliche Generationen, von denen die eine auf parthenogenetischem Wege resp. durch Knospung entstanden ist. Diese Verhältnisse bedürfen noch weiterer Untersuchung und Bestätigung.



## 2. Siphonophora.

Systematik: I. Physophoridae.

1. Physonectae (Hkl).
2. Pneumatophoridae (Rhizophysa, Physalia).
3. Tracheophysae (Velella, Porpita).

II. Calyphoridae.

Die Eier der Siphonophoren werden in sessilen Gonophoren oder in kleinen, freiwerdenden, ursprünglich 4strahligen, craspedoten Medusen ausgebildet und nach ihrer Ablage im Seewasser befruchtet. Sie sind rund, meist nackt (mit Ausnahme von Hippopodius gleba) und gleichen den Eiern der Geryoniden und Ctenophoren, insoferne sich an ihnen ein dichtes, homogenes Exoplasma und ein vacuolisirtes, schaumig aussehendes Endoplasma unterscheiden lässt. Die Furchung ist stets eine totale und äquale und führt zunächst zu einem Morulastadium, das in seinem Inneren keine Furchungshöhle erkennen lässt. Indem dasselbe an seiner Oberfläche eine Schicht kleiner bewimperter Zellen zur Entwicklung bringt, gelangen wir zu einem zweischichtigen kugeligen oder etwas in die Länge gestreckten Planulastadium. Das Genauere über die Sonderung der beiden Keimblätter ist bisher noch nicht bekannt geworden.

Die Entwicklung der Siphonophoren ist vor Allem durch GEGENBAUR (No. 67), HAECKEL (No. 68 u. 70), METSCHNIKOFF (No. 13), FEWKES (Nr. 66) und CHUN (No. 54—58) erforscht worden. Für die weitere Entwicklung (Metamorphose<sup>1</sup>) des jungen Siphonophorenstöckchens) herrschen unter den einzelnen Gruppen beträchtliche Verschiedenheiten.

**Physophoridae.** Ein verhältnissmässig einfacher Typus ist durch die Entwicklung von Halistemma (Stephanomia) pictum repräsentirt. Die erste an der Planula bemerkbare Veränderung ist eine Streckung nach der Richtung der späteren Hauptaxe (Fig. 24 A) und die Ansammlung von rothem Pigment am unteren (oralen) Pol. Es treten sodann unter der Ectodermzellschicht einzelne kleine Zellen auf, welche offenbar aus einer Umwandlung der saftreichen, grossen Entodermzellen hervorgegangen sind und sich bald zu einer zweiten Schichte von Zellen (dem definitiven Entoderm) unter dem Ectoderm anordnen. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung werden die saftreichen, grossen Entoderm-elemente immer mehr aufgezehrt, so dass es zur Ausbildung einer im Inneren gelegenen Höhle, der Gastravascularhöhle kommt (Fig. 24 B). Die erste Organanlage macht sich am oberen (aboralen Pole) bemerkbar. Hier zeigt das Ectoderm eine Verdickung, welche sehr bald — ähnlich dem Knospenkern einer Meduse — nach innen wächst (Fig. 24 A, ep) und im Centrum durch Dehiscenz der Zellen einen Spaltraum zur Entwicklung bringt. Diess ist die erste Anlage der Pneumatophore, die somit als solide Einwucherung vom Ectoderm aus angelegt wird. Hierauf wird die Anlage des ersten larvalen Fangfadens als seitliche Ausstülpung beider Körperschichten (Fig. 24 B, t) bemerkbar. Bald folgt

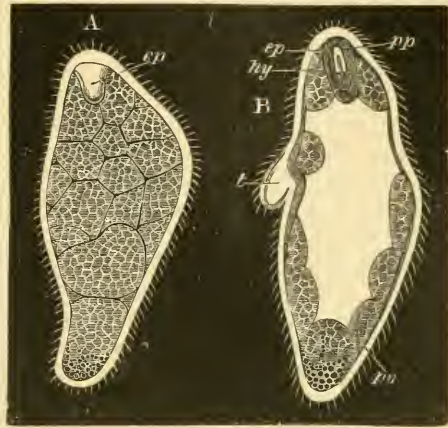
<sup>1</sup>) Wir betrachten hiebei den gesammten Siphonophorenstock als Einheit (Individuum dritten oder höheren Grades: Cormus). Gerade so, wie die Metamorphose eines Individuum zweiten Grades (Person) unter Verlust larvaler Organe und Ersatz derselben durch definitive einherzugehören pflegt, so vollzieht sich die Metamorphose des Siphonophorenstöckchens häufig unter Verlust larvaler Theilstücke, welchen der Werth einer Person zuerkannt werden muss, z. B. Schwimmglocken, Deckstücke etc.

die Anlage eines zweiten, hinfalligen Larvententakels nach. Durch das Auftreten des Fangfadens ist der bilateral symmetrische Bau der Larve gekennzeichnet, indem jene Körperseite, der das erwähnte Organ ange-

**Fig. 24.** Zwei Entwicklungsstadien von *Halistemma* (*Stephanomia*) *pictum* (nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR's Handbuch).

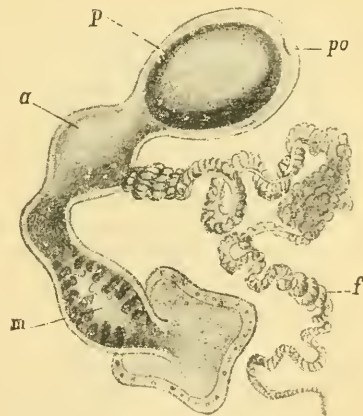
*A* Bewimpertes Planulastadium, *ep* Anlage der Pneumatophore als Ectodermeinwucherung.

*B* Älteres Stadium mit centraler Magenöhle, *po* Anlage des ersten Magenschlauches, *t* Fangfadenanlage, *pp* Pneumatocyste, *ep* Ectodermale Umhüllung derselben (Pneumatosacculus), *hy* Entoderm in der Umgebung der Pneumatophore.



hört, der Zone entspricht, von der aus in der Folge sämtliche neu auftretenden Knospen hervorsprossen, der sog. Ventralseite des Siphonophorenstöckchens.<sup>1)</sup> Gleichzeitig wird durch eine quere Einschnürung entsprechend der Tentakelbasis eine Trennung in einen oberen Körperabschnitt, der zum Stamm und zur Pneumatophore wird, und einen unteren Abschnitt angedeutet. Aus dem letzteren entwickelt sich der erste Nährpolyp (Magenschlauch), indem am unteren Pole eine Mundöffnung zum Durchbruche kommt. —

Hiermit ist bei *Halistemma pictum* eine Larvenform erreicht, welche sich unter den Physophoriden mehrfach wiederfindet und aus der apicalen Luftflasche, sowie einem Magenschlauch mit dazugehörigem Fangfaden besteht. Wir erkennen dieselbe in der durch HAECKEL (No. 70) beschriebenen und auf *Stephalia corona* bezogenen Auronecridenlarve, welche neben der umfangreichen Pneumatophore noch die Anlage des merkwürdigen luftausführenden Apparates (Aurophore) erkennen lässt. Ferner scheint sie unter den Pneumatophoriden (CHUN) verbreitet. So sind die jüngsten durch HUXLEY und HAECKEL (No. 70) bekannt gewordenen Physalidenlarven nach diesem Typus



**Fig. 25.** Jüngstes Larvenstadium einer Physalide (*Alophota Giltischiana*) (nach HAECKEL).

*p* Pneumatophore, *po* deren apicales Stigma, *a* Rudiment des Stammes, *m* Magenschlauch, *f* Fangfaden.

<sup>1)</sup> Die Bezeichnung dieser Seite als Ventralseite kann nur durch den Vergleich mit anderen Siphonophorenlarven festgestellt werden. Dagegen hat HAECKEL die dorsale Lagerung des primären Tentakels für ähnliche Larven angegeben. (No. 70. pag. 315. Taf. XXII.)

gebaut (Fig. 25). Erst in späterer Zeit nimmt der sich sehr vergrößernde Luftsack und das Rudiment des Stammes eine mehr horizontale Lagerung ein, wodurch der früher apicale Porus der Luftflasche an das Vorderende, die Insertion des primären Magenschlauches dagegen an das Hinterende des Körpers gelangt, an dessen unterer (Ventral-)Seite nun neue Individuengruppen (Magenschläuche, Taster mit Fangfäden, Gonophoren) hervorsprossen. Im weiteren Verlaufe entwickelt sich die sog. Luftplatte an der Innenseite des Luftsackes (modificirter Lufttrichter) und der Rückenkamm (CHUN No. 58).

Die Entwicklung von *Halistemma rubrum* verläuft nach METSCHNIKOFF (No. 13) in ähnlicher Weise, wie die von *H. pictum* und unterscheidet sich von derselben vorwiegend durch das frühzeitige Auftreten der Knospen der Schwimmsäule, welche an der Ventralseite zwischen der Anlage der Pneumatophore und des ersten Tentakels zur Entwicklung kommen. Die erste Schwimglockenknospe wird sehr früh gleichzeitig mit der Luftflasche angelegt, und beide Anlagen haben im Anfange ein fast übereinstimmendes Aussehen. Dagegen tritt im weiteren Verlaufe die Schwimglockenanlage über die Oberfläche der Larve heraus und schnürt sich von derselben knospenartig ab, während die Pneumatophore in das apicale Ende versenkt bleibt. Eine weitere Differenz gegenüber *H. pictum* ergibt sich aus der excentrischen Lagerung der Gastrovascularhöhle, welche durch eine dorsale Anhäufung saftreicher Entodermzellmassen ganz nach der Ventralseite zu verdrängt erscheint. Durch diess Verhältniss wird ein Uebergang zu den Larven von *Agalma*, *Crystallodes* und *Atorybia* vorbereitet, bei denen es durch Anhäufung noch bedeutenderer Massen grosser saftreicher Zellen an der Dorsal-seite des Larvenkörpers bis zur Entwicklung einer fast Dottersack-ähnlichen Bildung (*Crystallodes*) kommen kann.

Die Entwicklung von *Agalma* Sarsii ist durch METSCHNIKOFF (No. 13) und FEWKES (No. 66) bekannt geworden. Das bewimperte Planulastadium behält hier die runde Form des Eies bei, lässt jedoch bald an einer Stelle eine Verdickung des Ectoderms erkennen. An dieser, welche der späteren Ventralseite der Larve entspricht, kommt es auch bald zur Ansammlung

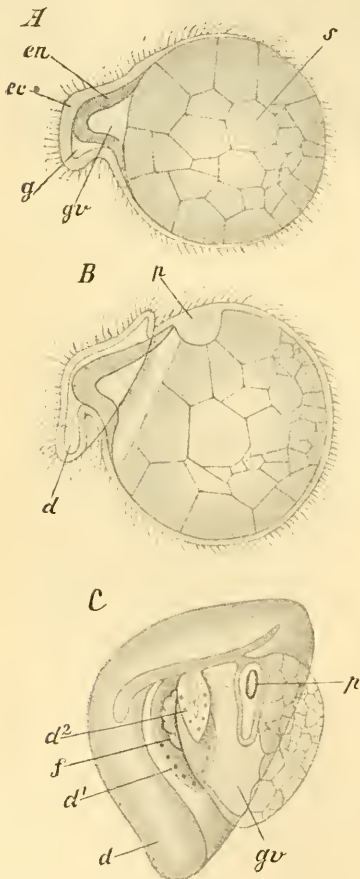


Fig. 26. Drei Entwicklungsstadien von *Agalma Sarsii* (nach METSCHNIKOFF).

A Erste Anlage des kappenförmigen Deckstücks an der bewimperten Larve, B Abschnürung dieser Anlage und Entwicklung der Pneumatophore, C Stadium mit drei Deckstückanlagen, d primäres kappenförmiges Deckstück, d¹ d² erstes und zweites heteromorphes Deckstück, ec Ectoderm, en Entoderm, f Fangfadenknospe, g Gallerte, gv Gastrovascularhöhle, p Pneumatophorenanlage, s Saftzellen.



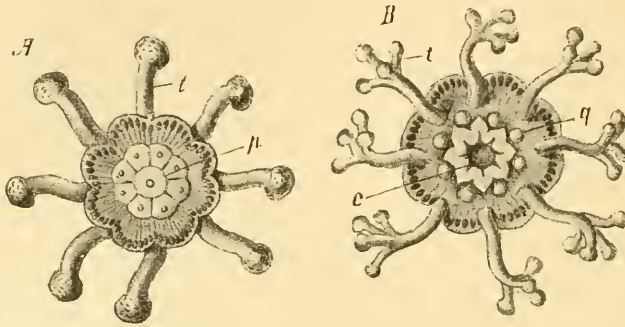
kleiner Entodermzellen, welche eine zweite Zellschicht unter dem Ectoderm bilden (Fig. 26 A, *en*). Beide Schichten heben sich von den darunterliegenden grossen Saftzellen etwas ab, wodurch die Gastralhöhle (*gv*) ausgebildet wird, während die so entstandene Vorwölbung sich bald durch eine Ringfurche vom übrigen Larvenkörper abschnürt und als Anlage des ersten primären Deckstücks zu erkennen ist (Fig. 26 B, *d*). Dasselbe entwickelt sich weiter durch Ausscheidung einer zwischen Ectoderm und Entoderm gelegenen Gallertmasse (*g*), welche bald mächtig anwächst, so dass das in das Deckstück reichende Entodermdivertikel ein verhältnissmässig kleines zapfenförmiges Organ darstellt. Kurze Zeit nach der Anlage des primären müthenförmigen Deckstücks wird die Pneumatophore als Ectodermeinwucherung (Fig. 26 B u. C, *p*) angelegt, welche bald ringsum von einer Entodermuplicatur umhüllt wird, während in ihrem Inneren die Luftflasche sich ausbildet. Es knospen nun zunächst zwei neue Deckstückanlagen (Fig. 26 C, *d*<sup>1</sup>, *d*<sup>2</sup>) an der Ventralseite, welche zu heteromorphen, blattförmigen, sägerandigen larvalen Deckstücken auswachsen, indess eine neue ventrale Knospe sich zum provisorischen Fangfaden (*f*) ausbildet. Durch Vergrösserung der Gastrovascularhöhle (*gv*) wird allmählich der mit Saftzellen erfüllte Rest des Larvenkörpers in den Magenschlauch umgewandelt. Die weitere Entwicklung vollzieht sich unter dem Verlust des primären, kappenförmigen Deckstücks, welches durch einen Kranz blattförmiger, ebenfalls provisorischer Deckstücke ersetzt wird, so dass auf diese Weise ein Larvenstadium erreicht wird, welches mit dem Zustand, der bei *Atorybia* zeitlebens persistirt, Aehnlichkeit hat (CLAUS).

Die Entwicklung von *Physophora*, welche sich im Allgemeinen an die von *Halistemma* anschliesst, ist auch durch die frühzeitige Ausbildung eines larvalen, später schwindenden Deckstückes characterisirt, dessen erste Anlage, wie es scheint, der der Pneumatophore vorhergeht. Es entwickelt sich im weiteren Verlaufe eine Larve, bei welcher das bilaterale, an der einen Seite mit einem Spalt versehene Deckstück die Anlage des Magenschlauches und der Pneumatophore sowie des provisorischen Fangfadens dütenförmig umhüllt. Es wurde schon von HAECKEL (No. 68) und später von BALFOUR auf die Aehnlichkeit des Habitus dieser Larve mit gewissen bilateral-symmetrisch entwickelten Hydroidmedusen (*Hybocodon*) hingewiesen und dasselbe zur Unterstützung der Medusentheorie (siehe unten pag. 43) herangezogen. Nach dieser Anschauung würde die Larve dieses Stadiums ein Individuum von Medusenorganisation darstellen, an welchem das Manubrium der Meduse durch den Magenschlauch und der Medusenschirm durch das larvale Deckstück repräsentirt wäre, während der Fangfaden als einziger vorhandener Randtentakel der Meduse aufgefasst werden müsste. Ein solches nach der HAECKEL'schen Anschauungsweise auf die Grundform der Hydroidmeduse zurückführbares primäres Individuum des Siphonophorenstockes wird im Sinne der Medusentheorie (siehe pag. 41 und 43) als *Medusom* und die darauf zu beziehende Larvenform als *Siphonulastadium* bezeichnet.

Die Entwicklung der *Velelliden* (*Tracheophysae* CHUN) ist bisher nur bruchstückweise bekannt geworden. Eine Anzahl jüngerer Larven wurden von A. AGASSIZ (No. 52), HAECKEL (No. 70), BEDOT (No. 53) und CHUN (No. 57) beschrieben. Das jüngste von HAECKEL beobachtete und vielleicht in den Entwicklungskreis von *Porpita* gehörige Larvenstadium wurde als *Disconula* bezeichnet und weist einen deutlich achtstrahligen Bau auf (Fig. 27). An der unteren Fläche des scheibenförmigen Stammes hängt ein centrales Magenrohr (*c*) herab, dessen Höhlung durch 8 Radialcanäle mit einem peripheren Ringcanal und 8 einfachen Tentakeln (*t*) in



Verbindung steht. In den apicalen Theilen der Gallertscheibe findet sich eine centrale, linsenförmige Luftflasche (*p*), umgeben von einem Kranz von 8 radialen Luftkammern, deren jede durch einen dorsalen Porus nach aussen mündet. HAECKEL fasst dieses Stadium als die ontogenetische Reproduction



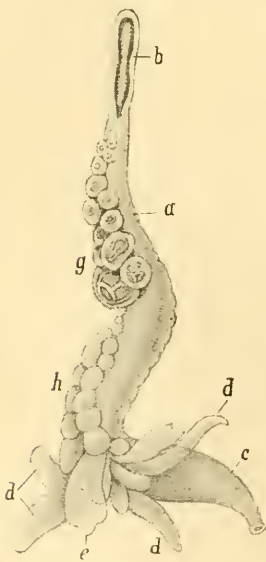
**Fig. 27.** Zwei Disconulastadien (nach HAECKEL).

A Jüngerer Stadium, von der oberen Seite gesehen.

B Etwas älteres Stadium mit ramificirten Tentakeln, von der unteren Seite gesehen.

*p* Pneumatophore, *q* Knospen der Gonophoren-Träger, *c* centraler Magenschlauch mit Mundöffnung, *t* Tentakel.

einer octoradialen Ahnenform auf, welche unter den Trachomedusen zu suchen wäre, und muss desshalb die hieher zu rechnenden Siphonophoren als selbstständige Unterklasse (Disconanthae) allen übrigen von einer bilateralen Stammform, die in der Siphonulalarve ihren Ausdruck findet, sich herleitenden gegenüberstellen. Gegen diese Hypothese der diphyletischen Ableitung der Siphonophoren hat CHUN geltend gemacht, dass dem octoradialen Disconula-Stadium vermuthlich ein bilaterales Siphonula-Stadium in der Entwicklung der Porpitiden und Veelliden vorhergeht. Junge Ratarien (Veellenlarven) mit noch einfacher, ungekammerter Pneumatophore liessen vier bilateral angeordnete Tentakel erkennen, indem ein grösserer Tentakel und 3 kleinere symmetrisch angeordnete zu bemerken waren. Die Ratarien sind durch den Besitz eines auf der oberen Seite der Scheibe senkrecht aufsitzenden Segels ausgezeichnet, dessen Basis ursprünglich die Richtung der längeren Axe der elliptischen Scheibe einnimmt, so dass den Ratarien im Allgemeinen ein zweistrahlig radiärer Bau zukommt. Erst in späteren Stadien kommt die amphitecte (klinoradiale) Grundform der Veellen zum Ausdruck, indem dieses Segel sich gegen die erwähnte Axe um 45° dreht, so dass es nun in der Diagonale steht.



**Fig. 28.** Junge Agalmopsis (nach GEGENBAUR). *a* Stamm, *b* Pneumatophore, *c* einziger entwickelter Magenschlauch, *d* Knospen von Fangfäden und Tastern zur Individuengruppe des ersten Magenschlauchs gehörig, *e* Deckstück, *g* Knospen der Schwimmsäule, *h* Knospen des unteren Stammesabschnittes.

Wir haben noch Einiges über die Gesetze des Wachsthum's der Siphonophoren-Stöcke hinzuzufügen. Bei jenen Formen, welche sich durch einen langgestreckten Stamm auszeichnen, knospen die einzelnen Individuen nicht im gesammten Umkreise, sondern nur längs einer der Länge nach verlaufenden Linie (Fig. 28). Da die Wand des Stammes entsprechend dieser Linie einen anders gearteten Bau aufweist, so lässt vor Allem der Querschnitt des Stammes eine bilateral-symmetrische Anordnung erkennen. Man bezeichnet jene Seite des Stammes, von welcher die Individuen sprossen als die *Ventralseite* (CLAUS). Dass die Individuen des Stammes nach verschiedenen Richtungen orientirt erscheinen, resultirt aus einer spiraligen Drehung des Stammes, durch welche z. B. an der Schwimmsäule die zweizeilige oder mehrreihige Anordnung der Schwimmglocken hervorgerufen ist. Es wurde von CLAUS (No. 62) hervorgehoben, dass bei den Physophoriden die spiralige Drehung der Schwimmsäule in entgegengesetztem Sinne erfolgt, wie die des unteren Stammesabschnittes.

Wie aus Fig. 28 hervorgeht, findet sich am oberen Stammesende ein Knospungspunkt für die Individuen der Schwimmsäule. Ein weiterer Knospungspunkt an der Basis der Schwimmsäule liefert im Allgemeinen die Knospen für die Individuenreihe des Stammes. Es werden demnach jene Individuengruppen, welche dem untersten Ende des Stammes zunächst liegen, die ältesten sein. Bei fast allen Calycophoriden und einigen Physophoriden (Apolemia) sind die Individuen des Stammes in bestimmten Gruppen (Cormidien) angeordnet, welche durch freie Stammesabschnitte (Internodien) von einander getrennt sind. Bei vielen anderen Formen dagegen sind die Grenzen der einzelnen Internodien bloss durch den Ansatz der Magenschläuche mit ihren zugehörigen Fangfäden gekennzeichnet (Fig. 29 *A, B, C, D*), während die dazwischen gelegenen Stammesabschnitte mit Individuengruppen (aus Deckstücken, Tastern und Genitalglocken bestehend) besetzt sind. (An der beistehenden Fig. 29 sind der Einfachheit halber statt dieser Individuengruppen bloss die zugehörigen Tasten eingezeichnet). Hier gilt das Gesetz des von oben nach unten gleichmässig fortschreitenden Wachsthum's der Stammesindividuen nur für die Magenschläuche (*A, B, C, D*), während jedes Internodium eine eigene Wachsthum'szone für die ihm zukommenden Individuengruppen (*a, b, c, d*) darstellt, für welche wieder das oberste Ende jedes Internodiums als Knospungspunkt zu betrachten ist, so dass auch in der Reihe der Individuengruppen jedes einzelnen Internodiums die unterste (*a*) die älteste ist. Jedes Stammesinternodium wird durch diese Individuengruppen

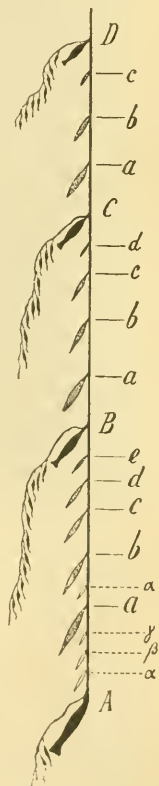


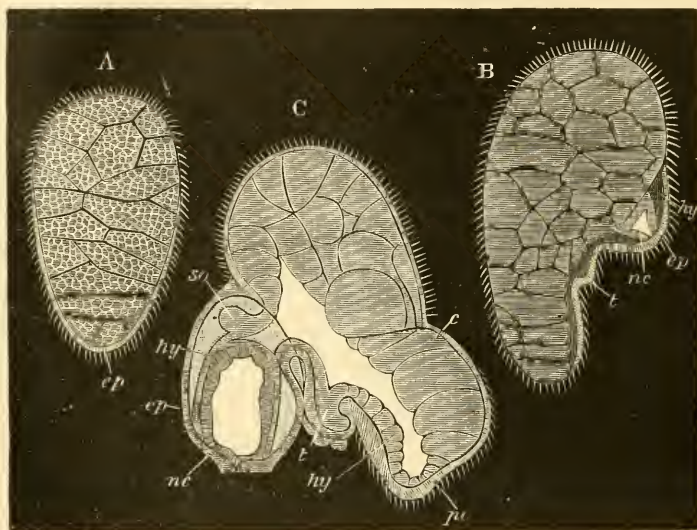
Fig. 29. Schema des CHUX'schen Knospungsgesetzes der Individuengruppen am Stamm von Halistemma. Statt der einzelnen Individuengruppen sind nur die entsprechenden Tasten gezeichnet.

in Internodien zweiter Ordnung (*Aa, ab, bc, cd . . .*) zertheilt und jedes solche Internodium zweiter Ordnung kann bei weiterem Stammeswachs-

thum zu einer Wachstumszone für eine Reihe neuer Individuengruppen ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) werden (CHUN No. 57).

Für die übrigen Gruppen sind die Gesetze der Knospung im Detail noch wenig bekannt geworden. Bei den Velelliden erfolgt die Entstehung der Individuen in concentrisch angeordneten Kreisen.

**Calycophoridae.** Als Typus soll hier die durch METSCHNIKOFF (No. 13) genauer bekannt gewordene Entwicklung von *Epibulia aurantiaca* (Fam. d. Diphyiden) geschildert werden. Die eiförmige Planularlarve lässt eine Verdickung des Ectoderms am hintern Pole und an einer Seite (der späteren Ventralseite) erkennen. Hier bildet sich die Anlage der ersten Schwimmglocke (Fig. 30 B, *nc*) und des Fangfadens (Fig. 30 B, *t*). Die Schwimmglockenanlage entwickelt sich durch Einstülpung



**Fig. 30.** Drei Larvenstadien von *Epibulia aurantiaca* (nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR's Handbuch).

A Planula, B sechs Tage altes Stadium mit Schwimmglocken- (*nc*) und Tentakelanlage (*t*). C Etwas älteres Stadium mit Gastralhöhle. *nc* Schwimmglocken-, *t* Tentakelanlage, *po* Magenschlauch, *c* Saftzellen, *so* Anlage des sog. Saftbehälters, *hy* Entoderm, *cp* Ectoderm.

eines soliden Knospenkerns, in welchem bald die Glockenhöhle sich ausbildet; die Anlage des Fangfadens stellt in ihren Anfängen eine einfache Ausstülpung der Leibeshöhle dar, an welcher sich zwei Schichten beteiligen. Es ist nämlich in diesem Stadium schon zur Ausbildung einer aus kleinen Zellen bestehenden Entodermanlage (Fig. 30 B, *hy*) längs der Ventralseite gekommen. Die nächste wichtige Veränderung besteht in dem mit dem Schwund der Saftzellen in Verbindung stehenden Auftreten der Gastrovascularhöhle (Fig. 30 C). Durch dasselbe wird der hintere Theil des Larvenkörpers (Fig. 30 C, *po*) als Anlage des ersten Magenschlauches charakterisirt, während der obere dorsale Antheil sich als ein immer mehr schwindender, in den Stamm übergehender embryonaler Rest (ähnlich der Dottermasse der Agalmiden) noch längere Zeit erhält. Gleichzeitig hat die Anlage der Schwimmglocke (Fig. 30 C, *nc*) beträchtliche Fortschritte gemacht. Der ausgehöhlte Knospenkern ist von



einer Entodermsschicht (*hy*) umhüllt, in welche ein Theil der Gastrovascularhöhle als Anlage der Glockengefässe sich fortsetzt. Ein weiterer Entodermfortsatz wird zu dem sog. Saftbehälter (Fig. 30 *C*, *so*). Zwischen Entoderm und dem äusseren Ectoderm ist Gallertmasse zur Abscheidung gekommen. Im Allgemeinen verhält sich die Entwicklung der Schwimmglocke völlig wie die oben (pag. 22) geschilderte Knospung einer Hydroidmeduse. An der Anlage des Fangfadens (*t*) kann man die einzelnen Nesselknöpfe als secundäre Ausstülpungen angelegt sehen (Fig. 30 *C*).

Die weiteren Veränderungen (Fig. 31) bestehen in einer beträchtlichen Vergrösserung der ersten Schwimmglocke, welche nun nach der Reduction der Saftzellen das umfangreichste Gebilde der jungen Colonie darstellt. Nun gewinnt der Magenschlauch (*po*) seine definitive Bildung, indem an seinem distalen Ende die Mundöffnung zum Durchbruch kommt, während auch der hier persistirende (nicht larvale) Fangfaden (*t*) zur vollständigen Entfaltung kommt. Von Interesse ist das Auftreten neuer Knospen am Stammrudiment, zunächst der eines Deckstückes (Fig. 31 *hph*), mit dessen Entwicklung die erste Individuengruppe (Cormidium) des später gestreckten Stammes — aus einem Magenschlauch, Fangfaden und Deckschuppe bestehend — welche später zur Eudoxie sich ausbildet, angelegt erscheint. Gleichzeitig sehen wir zwei kleinere Knospen entstehen, von denen die eine als die der zweiten Schwimmglocke (Fig. 31 *nc*) angesprochen werden muss, während aus der anderen die Elemente der zweiten Individuengruppe des Stammes hervorsprossen. —

Durch das Stadium der Fig. 30 *B*, welches in Fig. 30 *C* und Fig. 31 seine weitere Ausbildung erfährt, ist ein für die Calycophoriden ungemein charakteristisches Larvenstadium gegeben, welches von HAECKEL als Calyconula bezeichnet wurde und im Wesentlichen das Siphonulastadium der Calycophoriden repräsentirt. HAECKEL (No. 70) betrachtet dieses Stadium als ein Individuum zweiten Grades (Person) und erkennt in seinen Bestandtheilen die zusammengehörigen Organe einer Anthomeduse, welche hier eine merkwürdige Dislocation aufweisen. Denn, wenn die Schwimmglocke dem Glockenschirm, der Magenschlauch dem Manubrium der Meduse entspricht, so erkennt man, dass hier der Magenschlauch an der exumbralen Seite der Medusenglocke aufsitzt. HAECKEL erklärt diese Dislocation aus der Annahme einer bei den Ahnenformen vorhandenen ventralen Schirmspalte, durch welche ein allmähliches Herauswandern des Manubriums er-

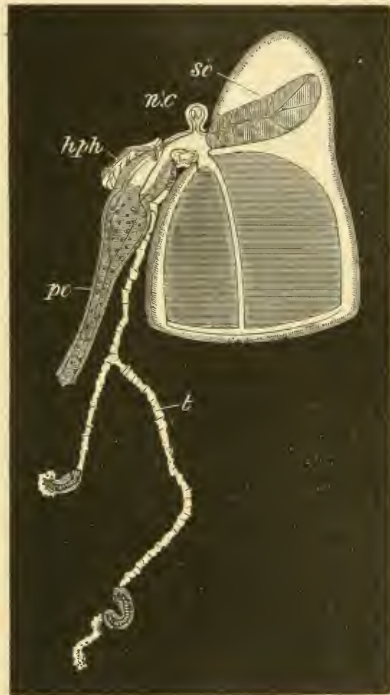


Fig. 31. Aelteres Larvenstadium von *Epibulia aurantiaca* (nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR'S Handbuch).

*so* Saftbehälter, *nc* zweite Schwimmglockenknospe, *hph* Deckstück, *po* Magenschlauch, *t* Tentakel.



möglichst worden sei. Ausserdem ist der einzige vorhandene Randtentakel der Meduse vom Rand der Schwimmglocke an die Basis des Magenschlauchs gerückt.

Die Annahme, dass die so characterisirte Siphonula thatsächlich einer Ahnenform entspricht, gewinnt eine scheinbare Stütze an dem Umstande, dass sich derselbe Formentypus an den Individuengruppen des Stammes (Cormidien) wiederfindet. Die Individuen des Stammes sitzen nämlich bei den Calycophoriden in Gruppen vereinigt und durch Abstände des Stammes (Internodien) getrennt. Sie knospen in der Weise, dass die am untersten Ende des Stammes befindliche Individuengruppe (Cormidium) die älteste ist. In manchen Fällen (Polyphyidae, Desmophyidae, Praya, Galeolaria etc.) blieben die Individuengruppen, auch wenn sie Geschlechtsproducte erzeugen, mit dem Gesamtcormus vereinigt. Bei den meisten Diphyiden hingegen lösen sich die ältesten Cormidien, noch bevor sie zur Geschlechtsreife gelangen, vom Mutterstocke los und führen als Eudoxien oder Ersaeen ein selbstständiges Leben. Es ist somit hier eine Art Generationswechsel gegeben, indem der Mutterstock nicht selbst Geschlechtsproducte erzeugt, sondern in Theilstöckchen zerfällt, welche erst im weiteren Verlaufe zur Geschlechtsreife gelangen. Eine solche sich loslösende Eudoxiengruppe (so hat man die Cormidie meist bezeichnet) besteht aus einem Magenschlauch mit Fangfaden, einem Deckstück und einer Genitalglocke, welche in ihrem Manubrium die Geschlechtsproducte zur Ausbildung bringt, und gleichzeitig durch die rhythmischen Contractionen ihres Schwimmsackes die Locomotion der losgelösten Eudoxie bewirkt. HAECKEL fasst nun das Deckstück, den Magenschlauch und den Fangfaden als die zusammengehörigen Theile einer sterilen Person auf, an welcher das bilateral-symmetrische Deckstück den Medusenschirm repräsentiren würde. Das Eudoxien-Cormidium würde demnach im einfachsten Falle aus zwei Personen zusammengesetzt sein: einer sterilen und einer fertilen (der Gonophore oder Genitalglocke). Man beachte, dass die beiden genannten Personen zwei wesentlich heteromorphe Medusen desselben Cormus repräsentiren würden. Während die sterile Person bilateral-symmetrischen Bau und die oben erwähnte Dislocation der Theile aufweist, ist an der fertilen Person nichts davon zu erkennen. Der Bau ist hier der einer gewöhnlichen vierstrahlig-radiären Anthomeduse, und das Manubrium hat seinen gewöhnlichen Platz beibehalten.

LEUCKART und GEGENBAUR haben an verschiedenen Eudoxien den Nachweis erbracht, dass die Gonophore, nach Entleerung ihrer Geschlechtsproducte, durch eine neue heranwachsende Genitalglocke ersetzt wird und CHUN konnte es wahrscheinlich machen, dass bei allen Eudoxien ein ganz regelmässiger Ersatz der Genitalglocken durch neu nachrückende Knospen stattfindet, so dass jeder Eudoxie eine ganze Anzahl nach einander zur Entwicklung gelangender Genitalglocken zukommt. Denken wir uns nun, dass die erstgebildete dieser Genitalglocken steril bleibt, um bloss als Locomotionsorgan zu wirken, so werden wir zur Gestaltung der Ersaeen (im Sinne HAECKEL'S) hinfübergeführt. Als Ersaeen bezeichnet man die Cormidien, welche am Stamme von Lilyopsis und Diphyopsis sprossen, und ausser den für die Eudoxien angeführten Bestandtheilen noch eine sog. Specialschwimmglocke besitzen, so dass diese Cormidien nach der HAECKEL'schen Auffassung mindestens 3 Personen umfassen: zwei sterile und eine fertile.

Einem ganz ähnlichen Ersatz durch nachrückende Knospen unterliegen auch die einzelnen Stücke der Schwimmsäule. Selbst bei den Diphyiden erhalten sich die beiden Schwimmglocken nicht zeitlebens. Schon LEUCKART

hat an *Epibulia* das Vorhandensein von 2—3 knospenförmigen Ersatzglocken beobachtet, und CHUN erbrachte den Nachweis, dass die Schwimmglocken der *Diphyiden* einem beständigen Ersatz durch Reserveschwimmglocken von gleicher Gestalt unterliegen. Dieser Ersatz spielt auch — wie wir gleich sehen werden — in der Metamorphose der *Calycophoriden* eine bedeutende Rolle.

Die Metamorphose der *Calycophoriden* ist vor Allem durch die Untersuchungen von CHUN (No. 54) bekannt geworden. Dieselben beziehen sich vorwiegend auf die Entwicklung der *Monophyidae* d. h. jener Formen, die durch den Besitz einer einzigen Glocke der Schwimmsäule sich auszeichnen. An einer kleinen, von CHUN als *Muggiaea Kochii* bezeichneten und durch ihre hohe, fünfkantige Schwimmglocke charakterisirten *Monophyide* konnte CHUN den Nachweis erbringen, dass die aus dem Eie entstehenden Larven zunächst eine ganz anders gestaltete mützenförmige Schwimmglocke besitzen. Diese als *Monophyes primordialis* bezeichneten Larven gehen unter Abstossung dieser primären, provisorischen Schwimmglocke und Ersatz derselben durch die definitive, heteromorphe in die *Muggiaea*-Form über, von deren Stamm sich die zur Geschlechtsreife gelangenden Individuengruppen als *Eudoxia Eschscholtzii* lösen.

Da es neuerdings CHUN (No. 57) gelungen ist, auch bei *Polyphyiden* das Vorhandensein dieser primären, andersgestalteten, hinfälligen Schwimmglocke nachzuweisen, so kann es als wahrscheinlich gelten, dass eine solche den Larvenstadien sämtlicher *Calycophoriden* zukommt. Nach CHUN's Auffassung, der sich HAECKEL angeschlossen hat, würde bei den *Physophoriden* die Anlage der *Pneumatophore* jener hinfälligen, primären Schwimmglocke der *Calycophoriden* homolog sein.

**Allgemeines.** Hinsichtlich der Ableitung der *Siphonophoren* stehen sich in neuerer Zeit zwei Ansichten bisher unvermittelt gegenüber, welchen beiden die Auffassung der *Siphonophore* als eines durch Knospung entstandenen, polymorphen Thierstockes zu Grunde liegt. Aber während die einen Autoren als Ausgangspunkt dieses Stockes ein flottirendes *Hydroidenpolypenstöckchen* annehmen (LEUCKART, CLAUS, CHUN), dem bereits die Fähigkeit zukam, *Medusen* zu produciren (*Hydroidtheorie*), leiten die anderen die *Siphonophore* von einer *Meduse* ab (BALFOUR, HAECKEL), welche durch Knospung an ihrem Magenstiel (*Sarsia* oder *Hybocoodon* ähnlich) neue *Medusen* zu produciren im Stande war (*Medusentheorie*). Die ersteren Autoren haben demnach zwei Grundformen, von denen sie die vielgestaltigen Theile des *Siphonophorenleibes* herzuleiten im Stande sind. Sie können einzelne Theile (Magenschläuche, Taster etc.) als umgewandelte polypoide Individuen, andere Theile (Schwimmglocken, Deckstücke, *Gonophoren*) als umgewandelte, z. Th. mit der Colonie vereinigt bleibende medusoide Individuen betrachten. Den Anhängern der *Medusentheorie* dagegen steht zur Ableitung aller der zahlreichen polymorphen Theile des *Siphonophorenorganismus* als Grundform nur die *Hydrasmeduse* zu Gebote, da durch Knospung von einer *Meduse* aus immer nur neue *Medusen* producirt werden können. Da bei dieser Auffassung die Magenschläuche den *Manubrien*, die Tentakeln den Randtentakeln einer *Meduse* gleichgesetzt werden, so sehen sich die Anhänger dieser Auffassung genöthigt, eine Stammform anzunehmen, bei welcher die *Meduse* einen bilateral-symmetrischen Bau aufwies, während ein einziger Tentakel an die Basis des *Manubriums* gerückt war und beide Theile durch eine ventrale Schirmspalte an die exumbrale Seite der *Medusenglocke* herausgetreten waren — also Verhältnisse wie

wir sie thatsächlich bei keiner Hydroidmeduse vorfinden. Als weitere Consequenz müssen die Vertreter der Medusentheorie die Möglichkeit einer beträchtlichen Dislocation dieser einzelnen Primär-Organe annehmen und eine weitgehende Fähigkeit der Individuen, einzelne Organe zu vervielfachen. Durch alle diese Annahmen ergeben sich gewisse Schwierigkeiten, welche bei der Hydroidentheorie nicht in Frage kommen.<sup>1)</sup>

Selbst wenn wir die von der Medusentheorie aufgestellte und oben characterisirte Stammform der Siphonophoren, welche in der Ontogenie durch das Siphonulastadium und durch die sterile Person der Eudoxien recapitulirt ist, von bilateral-symmetrischen Anthomedusen mit nur einem Randtentakel (z. B. dem zu Corymorpha gehörigen Hybocodon) ableiten, so dürfte es doch schwer fallen, die Ursachen für das Auftreten der Schirmspalte und der geschilderten Dislocation der Organe einigermaßen zu bezeichnen. Die Schwierigkeit wird durch den Umstand vermehrt, dass diese Charactere bei den Geschlechtsindividuen der Siphonophoren fehlen, so dass wir demnach der Medusentheorie zufolge genöthigt sind, an den Siphonophoren zwei stark heteromorphe Generationen zu unterscheiden: die erste aus dem Ei entstandene, nach dem Siphonula-Typus gebaute, bloss durch Knospung sich fortpflanzende, und die zweite Generation der fertilen Individuen, nicht bilateral-symmetrisch und ohne Dislocation der Primärorgane. Noch schärfer ist vielleicht der Contrast zwischen der Disconula der Velelliden, welche von HAECKEL auf gewisse Trachomedusen zurückgeführt wird, und dem Bau der Chrysonitren.

Auf der anderen Seite ergibt sich für die Hydroidentheorie die Schwierigkeit zu erklären, auf welche Weise ein festgewachsenes Hydroidenstöckchen sich loslösen und in einen frei beweglichen, pelagisch flottirenden Organismus sich umwandeln konnte. Nehmen wir jedoch an, dass ein Hydroidenstöckchen sich mit einer ausgebreiteten Basalplatte statt an einen festen Körper an der Wasseroberfläche festheftete — wie man diess gelegentlich an Scyphistomen beobachten kann — und die Fähigkeit gewann, in diesem Zustande unter günstigen Umständen weiter zu existiren, so ist durch diese Vorstellung der Uebergang von der festsitzenden zur freien Lebensweise durch ein Flottiren an der Wasseroberfläche vermittelt, eine Bewegungsform, die sich unter den Siphonophoren bei Physalia und Velella erhalten hat. Ja, wir brauchen uns bloss vorzustellen, dass der flächenhaft verbreiterte Basaltheil des Stammes, welcher die Anheftung an die Wasseroberfläche übernahm, sich kahnförmig einkrümmte und schliesslich seine mit Perisarc überkleidete Basalfläche völlig einstülpte<sup>2)</sup>, um auf diese Weise die phylogenetische Entstehung der Pneumatophore vorstellbar zu machen und diese Vorstellung durch die Erwägung zu unterstützen, dass ein solcher Entwicklungsgang Schritt für Schritt von gewissen Vortheilen für die Gesamtcolonie begleitet sein musste. Erst nach der Entwicklung dieses hydrostatischen Apparates wäre eine Lostrennung von der Wasseroberfläche und ein Hinabsteigen in grössere Tiefen ermöglicht gewesen. Die Pneumatophore wäre demnach jenes erste und ursprünglichste Organ, durch dessen Entwicklung die charakteristischen Eigenthümlichkeiten des Siphonophoren-Organismus

<sup>1)</sup> Es muss hervorgehoben werden, dass neuerdings HATSCHKE (Lehrbuch der Zoologie) in die HAECKEL'sche Medusomtheorie Modificationen eingeführt hat, durch welche ein Theil dieser Schwierigkeiten beseitigt erscheint.

<sup>2)</sup> An den Planulae verschiedener Cnidaria wurde thatsächlich beobachtet, dass die drüsig veränderte spätere Anheftungsstelle sich mehr oder weniger einstülpt, so bei Scyphomedusen und bei Eutima (BROOKS).



begründet wurden. Wir könnten durch solche Ueberlegung vielleicht dazu geleitet werden, in jenen Formen mit erhaltenem apicalen Stigma (Rhizophysen, Physalien) die ursprünglichsten der jetzt existirenden Siphonophoren zu erkennen.

Wir treten durch die soeben angeregte Hypothese über die Herleitung der Pneumatophore in einen Gegensatz zu der von den meisten Forschern getheilten Auffassung derselben als modificirte Medusenglocke (vgl. pag. 43). Diese letztere gründet sich theils auf den Bau der ausgebildeten Pneumatophore, theils auf die Entwicklung derselben. Wenn nun auch die durch Septen getrennten Räume des Gastrovascularsystems in der Umgebung der Pneumatophore zum Vergleich mit den Radiärkanälen einer Meduse herausfordern und die knospenförmige Anlage der Pneumatophore einer Medusenknospe — wie durch METSCHNIKOFF hervorgehoben wurde (pag. 36) — ungewöhnlich ähnlich ist, so scheinen diese Uebereinstimmungen für uns noch nicht Beweise von zwingender Natur darzustellen, umso mehr als der Uebergang von einer Meduse in ein hydrostatisches Organ einen etwas schwer zu verstehenden Functionswechsel in sich schliesst. Nach unserer oben angedeuteten Vorstellungsweise dagegen würde sich die apicale, in das oberste Stammesende eingesenkte Lage der Pneumatophore und ihr frühzeitiges Auftreten in der Ontogenie mancher Formen auf das ungezwungenste erklären.

Nach unserer Auffassung wäre die Pneumatophore das ursprünglichste Locomotionsorgan der Siphonophoren, zu dem erst secundär eine Schwimmsäule hinzugetreten wäre. Es würden demnach die Physophoridae die ursprünglicheren und die Calyphoridae abgeleitete, durch Verlust der Pneumatophore und theilweiser höherer Differenzirung der Schwimglocken einseitig entwickelte Formen darstellen. Unter den Physonectae (HAECKEL) würden vielleicht die Apolemiaden, deren Schwimmsäule noch mit andersgestalteten Individuen untermischt ist, den ursprünglichsten Zweig repräsentiren. Gegen die genannte Auffassung spricht allerdings, dass die Calyphoriden histologisch die einfachsten Verhältnisse aufweisen (KOROTNEFF); aber dieselben könnten auch secundär vereinfacht sein.

Wenn wir uns durch die obigen Auseinandersetzungen der durch LEUCKART begründeten Hydroidtheorie anschliessen, so sei damit zum Ausdruck gebracht, dass nach unserer Ansicht durch diese Theorie sich die gegebenen Thatfachen am ungezwungensten erklären lassen. Immerhin können wir bisher auch ihr nur einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit zuerkennen.

## II. Anthozoa.

**Alcyonaria.** Die bei den Anthozoen dem Entoderm (HERTWIG No. 9) entstammenden Geschlechtsproducte durchlaufen ihren Reifungsprocess in Geschlechtsorganen, welche den Mesenterialsepten angehören. Hier werden auch in den meisten Fällen die Eier befruchtet und vollziehen sich häufig die ersten Stadien der Entwicklung: die Furchung und die Ausbildung eines aus zwei Keimblättern bestehenden rundlichen Embryos, welcher später in den Gastralraum des Mutterthieres gelangt und meist in dem Stadium der bewimperten Planula aus demselben durch die Mundöffnung ausgeworfen wird. Während demnach viele Alcyonaria vivipar sind, wurden auch Fälle beobachtet, in denen die Eier unbefruchtet oder gleich nach erfolgter Befruchtung theils einzeln, theils durch Schleimmassen zu grösseren Klumpen vereinigt aus der