

590.543

39897  
Staatsmus.  
1049

# Zeitschrift

für

## WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Ernst Ehlers

Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundachtzigster Band

Mit 32 Tafeln und 121 Figuren im Text

---

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1907

# Die Genitalanlagen der Rhizophysalien.

Von

Dr. med. Otto Steche, Leipzig.

Mit Tafel IX—XI und 3 Figuren im Text.

Unter den Physophoren, den mit einer Pneumatophore ausgestatteten Siphonophoren, nimmt die Gruppe der Rhizophysalien zweifellos eine scharf abgesonderte Stellung ein. Schon äußerlich markiert sich diese auf den ersten Blick durch den außerordentlichen Umfang der Pneumatophore, welche die fast aller andern Physophoren, mit Ausnahme der Velleliden und Porpitiden, um ein Vielfaches an Größe übertrifft. Bei *Physalia* erreicht sie eine geradezu monströse Ausbildung, weitaus die größte, die wir in der Siphonophorenreihe überhaupt kennen. Sie geht dabei vielfache Veränderungen ein, Anpassungen an das Schwimmen auf der Wasseroberfläche, doch zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß sie sich auf die einfachere Pneumatophore der Rhizophysiden leicht zurückführen läßt.

Abhängig von dieser Größe der Pneumatophore ist jedenfalls ein zweiter Charakterzug der Rhizophysalien, nämlich der Mangel an Schwimmglocken. Sie waren überflüssig geworden, da der hydrostatische Apparat allein genügte, um die Kolonie in richtiger Stellung und Höhe im Wasser zu erhalten, und wurden deshalb rückgebildet.

Zwei andre Merkmale lassen sich dagegen nicht so einfach auf Anpassung an eine neue Lebensweise zurückführen, vielmehr sprechen sie dafür, daß die Rhizophysalien sich schon früh in der Stammesgeschichte von den andern Physophoren abgezweigt haben müssen. Es ist dies einmal der vollständige Mangel an Deckstücken, die fast allen andern Gruppen zukommen. Doch sind Deckstücke im Siphonophorenorganismus recht labile Gebilde, die bei nahe ver-

wandten Formen ganz verschieden ausgebildet sein können, so daß es mißlich wäre, ihnen allein eine so wesentliche Bedeutung zuzuschreiben. Wichtiger ist deshalb der zweite Faktor, der durchaus abweichende Bau der Genitalanlagen. Sie unterscheiden sich einmal so fundamental von denen aller andern Physophoren, anderseits sind sie bei den verschiedenen, hierher gehörigen Gruppen so ähnlich, daß sie den besten Beweis für die natürliche Zusammengehörigkeit der Formen geben, die CHUN 1888 als *Rhizophysaliae* vereinigte und als besondere Unterordnung den übrigen Physophoren gegenüberstellte.

Neben der großen Pneumatophore, die natürlich zuerst alle Aufmerksamkeit auf sich zog und eine große Literatur hervorrief, waren es besonders diese eigenartigen Genitaltrauben, die das Interesse der Forscher auf sich lenkten. Während wir aber jetzt über die Struktur der Luftflasche wohl unterrichtet sind, gelang es bei den Geschlechtsanlagen nicht, völlig über ihren Bau und ihre Funktion ins klare zu kommen.

Das Problem, das vorlag, wurde schon sehr früh erkannt. Bereits HUXLEY berichtet in seiner 1859 erschienenen Abhandlung »The oceanic Hydrozoa« die merkwürdige Tatsache, daß es ihm nicht gelungen sei, die weiblichen Anlagen der Kolonie aufzufinden. An den Seitenzweigen der einzelnen Genitaltrauben fanden sich eine Anzahl halbkugeliger Vorwölbungen, die nach Analogie der übrigen Siphonophoren ohne weiteres als Spermarien imponierten. Darüber stand eine deutlich ausgebildete Meduse, mit Radiär- und Ringkanälen, an einem langen Stiel. Die Vermutung lag sehr nahe, in ihr die Bildungsstätte der weiblichen Keimzellen zu sehen, doch gelang es HUXLEY zu seiner Überraschung nicht, irgend eine Spur davon nachzuweisen. Sofort drängte sich wieder ein Analogieschluß auf. Bei einer Anzahl von Hydroiden lösen sich die Geschlechtsmedusen auf einem frühen Stadium ab und bringen erst während ihres pelagischen freien Lebens die Keimzellen zur Reife. Ein sehr gutes und besonders naheliegendes Vergleichsobjekt sind die Velleliden, an deren Blastostylen wohl ausgebildete Anthomedusenknospen, die sogenannten Chrysomitren. Diese zeigen bei ihrer Ablösung noch keine Spur von Keimzellen. Zuerst durch einen zufälligen Fund METSCHNIKOFFS in der Straße von Messina, später durch systematische Tiefenfänge gelang jedoch der Nachweis, daß diese Chrysomitren in das Tiefenwasser hinabsinken und dort ihre Geschlechtsprodukte zur Entwicklung bringen. Die nach der Be-

fruchtung sich entwickelnde Larve steigt durch Bildung spezifisch leichter Stoffe wieder an die Oberfläche empor.

Es lag sehr nahe, hier eine ähnliche Loslösung der Meduse in unreifem Zustande anzunehmen, um so mehr, da selbst die ältesten Exemplare noch kein ausgebildetes Manubrium zeigten. Diese von HUXLEY ausgesprochene Annahme wurde von allen späteren Beobachtern geteilt. Auffallend war nur, daß man niemals entweder losgelöste Medusen, noch, was viel leichter gewesen wäre, Kolonien antraf, an deren Genitaltrauben die Medusen abgelöst waren. HAECKEL führt in seinem Challenger-Bericht allerdings eine derartige Beobachtung an, doch ist eine Verwechslung sehr leicht möglich. Die Physalien haben nämlich an ihren Genitaltrauben polypoide Anhänge, die in ihrem Bau den Medusenstielen in hohem Grade gleichen, — die sogenannten Gallertpolypoide, von denen später noch zu reden sein wird — und die deshalb sehr leicht fälschlich als Medusenreste gedeutet werden können. HAECKEL war jedenfalls so fest von der Richtigkeit seiner Hypothese überzeugt, daß er fortwährend von weiblichen medusoiden Gonophoren spricht, in deren Manubrium die Eier reifen, und nur kurz erwähnt, daß tatsächliche Beobachtungen darüber noch nicht vorliegen.

Auch CHUN, der Begründer der Gruppe der Rhizophysalien, dem wir die eingehendste Beschreibung ihres ganzen Baues und auch der Genitalanlagen verdanken, teilt diese Ansicht durchaus, wenn er gleich die mangelnden Beweise hervorhebt. Merkwürdig ist, daß alle diese Beobachter angeben, reife Spermatozoen bemerkt zu haben, ohne sich eine Vorstellung darüber zu bilden, wie denn die Befruchtung zustande kommen soll, wenn die beiderseitigen Geschlechtsprodukte zu so ganz verschiedenen Orten und Zeiten zur Reife kommen.

Als letzte Arbeit über diesen Gegenstand erschien 1897 eine Publikation von SEITARO GOTO, in der sehr eingehende und meist richtige Angaben über die Entwicklung der männlichen Gonophoren gemacht werden. Natürlich kommt der Autor auch auf das Problem der Entwicklung der weiblichen Anlagen zu sprechen, vermag aber da nichts Neues vorzubringen.

Im Winter 1905 beschäftigte ich mich mit Untersuchungen über Glockenkernbildung bei Hydroiden und Siphonophoren. Bei der Gelegenheit fertigte ich auch Schnittserien durch das sogenannte weibliche Gonophor von *Physalia* an. In einer derselben hatte ich zufällig ein ganz großes »männliches Gonophor« mit geschnitten.

In ihm fand ich zu meinem größten Erstaunen eine einschichtige Lage von ganz unreifen Keimzellen, während ich ein dickes Spermarium erwartet hatte. Dieser Befund reizte mich natürlich zur weiteren Verfolgung, und nach mannigfachen Irrtümern, bedingt dadurch, daß ich auch ganz in der herkömmlichen Vorstellung befangen war, gelang es mir, die Frage nach der Entstehung der Geschlechtszellen bei den Rhizophysalien in befriedigender Weise zu lösen. Herr Geheimrat CHUN stellte mir für diese Untersuchungen sein außerordentlich reiches Material an Rhizophysalien zur Verfügung, das vorwiegend von der deutschen Tiefseeexpedition, aus Neapel und von der Chierchia-Expedition stammte und eine Anzahl von Species der Oberfläche wie der Tiefsee umfaßte. Es war mir dadurch ein vorzügliches Vergleichsmaterial geboten, und ich möchte diese Gelegenheit nicht vorübergehen lassen, Herrn Geheimrat CHUN meinen verbindlichsten Dank für seine Freundlichkeit auszusprechen.

Zum Verständnis der folgenden Ausführungen wird es nötig sein, mit ein paar Worten die Verteilung der Genitalanlagen am Stamm einer Rhizophysalie zu erwähnen. Am leichtesten ist dies bei *Rhizophysa*, wo die Verhältnisse noch am ursprünglichsten und klarsten zutage liegen. *Rhizophysa* besitzt einen langen, verhältnismäßig dünnen drehrunden Stamm, an dessen oberem Ende die große, birnförmig gestaltete Luftflasche sitzt. Die Anhänge stehen an diesem Stamm alle auf einer geraden, längs verlaufenden Linie, die die Ventralseite der Kolonie markiert. In dieser Linie nehmen die einzelnen Gruppen von Anhängen distal an Größe zu. Es folgen sich in regelmäßigen, allmählich an Länge zunehmenden Abständen je ein Freßpolyp, an dessen Stielabschnitt ein langer Fangfaden sitzt. Zwischen diesen Gruppen, in der Mitte der Internodien, sitzen die Genitalanlagen. Im entwickelten Zustand bilden sie bei *Rhizophysa* ein großes traubenförmiges Organ. An einem ziemlich kurzen, dicken, muskulösen Stamme sitzen eine ganze Anzahl von Seitenzweigen, bis etwa 30. Jeder dieser Seitenzweige besteht seinerseits aus einem cylindrischen Stiel, der an seinem Ende in einen Taster, den sogenannten Genitaltaster, ausläuft, von polypoidem Bau, ohne Mundöffnung. Rings um die Achse dieses Stiels sitzen sechs bis zehn kugelige bis ovale Säckchen, die sogenannten männlichen Gono-phoren. Zwischen ihnen, dicht unterhalb des Genitaltasters, findet sich ein medusoides Gebilde, mit langem Stiel, typisch ausgebildeten Ring- und Radiärkanälen und einem deutlichen Velum, das

die Öffnung der Glockenhöhle umsäumt. Es stellt das sogenannte weibliche Gonophor dar.

Gehen wir am Stamm aufwärts gegen die Pneumatophore zu, so nehmen alle diese eben beschriebenen Gruppen an Größe ab. Dies hat seinen Grund darin, daß sie alle hervorgehen aus einer Knospungszone, die im Bereich der Luftflasche selbst liegt und von der aus die einzelnen Anhänge durch Streckung des Stammes allmählich distal verlagert werden. Diese Knospungszone zieht sich als deutlich markierter Streifen weit an der Wand der Pneumatophore in die Höhe. Ihr jüngster Teil stellt eine verdickte Lage von Ecto- und Entoderm dar. Je weiter wir distal fortschreiten, desto mehr erhebt sie sich kammartig, und nach und nach beginnt sie sich in einzelne Anlagen zu sondern. Zuerst treten zapfenartige Vorsprünge auf, die künftigen Freßpolypen. Weiter unten sehen wir diese an ihrem dünneren Stielabschnitt eine halbkugelige Vorwölbung bilden, die Anlage des Fangfadens. In dieser selben Zone treten auch die ersten Anlagen der Genitaltrauben auf. Zwischen den einzelnen Polypenanlagen bildet nämlich die Knospungszone runde, zunächst ganz ungegliederte Vorsprünge. Sie nehmen an Größe zu, je weiter wir distal vorrücken. Etwa in der Zone, wo wir von der Basis der Pneumatophore auf den Stamm übergehen, beginnen sie sich zu differenzieren. Sie sind inzwischen zu ovalen Säckchen herangewachsen und diese treiben nun ihrerseits ringsum halbkugelige Vorsprünge, die Anlagen der einzelnen Seitenzweige. Schritt für Schritt läßt sich nun die weitere Differenzierung verfolgen, wie dies CHUN schon in seinem Aufsatze »Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren« getan hat. Die einzelnen Vorsprünge strecken sich in die Länge. An ihrem Ende setzt sich eine konische Partie durch einen dünneren Stiel ab, die Anlage des Genitalasters. Dicht darunter entsteht eine typische Glockenkernanlage, aus der die Meduse des sogenannten weiblichen Gonophors sich entwickelt. Erst wenn diese schon stattlich herangewachsen ist und alle medusoiden Schichten angelegt hat, entstehen rings um den Stamm neue Aussackungen, die Anlagen der »männlichen Gonophoren«. Ich habe der CHUNSchen Schilderung nichts Wesentliches hinzuzufügen, nur eins möchte ich bemerken. Die Stelle der Medusenanlage sondert den Stiel des Seitenzweigs nicht in so scharfer Weise in zwei Abschnitte, wie CHUN annimmt. Allerdings entstehen die männlichen Gonophoren zum größten Teil im proximalen Abschnitt, aber gewöhnlich sitzen noch einer gegen-

über und einer distal von dem Medusenstiel, so daß also die generative Zone nicht auf den proximalen Abschnitt beschränkt ist.

Im weiteren Verlauf reifen diese Anlagen immer mehr heran, ohne daß noch eine weitere Differenzierung eintrate. Der Genitaltaster streckt sich bedeutend in die Länge, die Meduse bildet eine weite Glockenhöhle, die nach außen durchbricht, die Gonophoren wachsen heran und formen sich zu medusoiden Gemmen um. Auf alle diese Details werde ich später noch eingehender zu sprechen kommen. Hier kommt es mir nur darauf an, zu zeigen, wie man an einem und demselben Exemplar die ganze Entwicklung schrittweise verfolgen kann und daraus ein klares Bild über den Aufbau der Genitalanlagen zu gewinnen vermag. Bei *Physalia* liegen die Dinge im Prinzip ähnlich. Hier ist aber der Stamm sehr stark verkürzt und auf die Ventralfäche der Pneumatophore zurückgezogen. Infolgedessen sind die einzelnen Anhänge dicht gedrängt und in ihrer Reihenfolge nicht so leicht zu erkennen. Auch ist die Knospungsfolge eine etwas abweichende und weniger durchsichtige und der Bau der Genitaltrauben verwickelter, wie später noch genauer zu zeigen sein wird.

Die histologische Untersuchung der hier geschilderten Entwicklungsstadien lehrte mich nun Herkunft und Verteilung der Keimzellen genau kennen und gab damit eine eindeutige einfache Lösung des alten Problems. Verfolgen wir also zur Darlegung dieser Verhältnisse die Genitalanlage durch die ganze Entwicklungsreihe so weit als möglich.

Das erste, was wir von Genitalanlagen wahrnehmen können, ist, wie oben gesagt, eine schwache halbkugelige Vorwölbung zwischen den Anlagen je eines Freßpolypen mit seinem Fangfaden. Ein Durchschnitt durch dies Stadium zeigt folgendes Bild:

Das Ectoderm der Knospe besteht aus einer einfachen Lage hoher kubischer Zellen mit hellem Protoplasma und großen Kernen, die ein oder zwei Kernkörperchen und kleine Chromatinkörnchen, ziemlich regelmäßig in einem Netzwerk verteilt, enthalten. Das Endoderm dagegen ist mehrschichtig; es erfüllt das Lumen bis auf einen schmalen Spaltraum. In ihm zeigt sich nun von vornherein eine deutliche Differenzierung in zwei Zellarten. Das Lumen umgeben hochcylindrische, eng aneinander gedrängte Zellen. Sie entsprechen in ihrem Habitus völlig denen, die das einschichtige Endoderm des Stammes bilden, nur sind sie als jugendliche Zellen noch regelmäßiger geformt und protoplasmareicher. Ihr Kern ist lang

gestreckt, enthält meist zwei Nucleoli und ist dunkler gefärbt durch große eckige, ebenfalls netzartig verteilte Chromatinbrocken, zwischen denen kleinere Chromatinelemente als feine Körnchen diffus zerstreut sind. Diese Zellen liegen im wesentlichen einschichtig, nur selten drängen sie sich zu zweit übereinander. Zwischen ihnen und der Stützlamelle liegt nun eine mehrfache Lage von Zellen, die durch Form und Färbung von vornherein als andersartig charakterisiert sind. Meist sind sie rundlich, durch gegenseitige Abplattung etwas unregelmäßig polyedrisch gestaltet. Ihr Protoplasma ist ganz hell und feinkörnig, Zellgrenzen sind nur schwer wahrzunehmen. Die Kerne unterscheiden sich von denen des darunterliegenden Entoderms sofort durch größere Helligkeit. Sie gleichen im Farbenton etwa den Ectodermkernen, haben gleich ihnen auch ein fein granulierte Chromatinnetz, unterscheiden sich aber von ihnen durch die bedeutendere Größe der Nucleolen, deren sie einen oder zwei besitzen. Der Kern im ganzen ist entsprechend der Form der Zelle mehr oder weniger rundlich. Charakteristisch für diese Zellen ist nun besonders auch ihre Anordnung. Sie liegen unmittelbar unter der Stützlamelle und zwar in Nestern beieinander. Ein solches Nest setzt sich gewöhnlich aus etwa acht bis zwölf Zellen zusammen, manchmal auch nur aus zwei bis vier. Sie bilden Halbkugeln, deren Basis der Stützlamelle aufsitzt. Offenbar sind diese Haufen durch Teilung einer einzigen Zelle entstanden. Ihre Lage, stets so unmittelbar unter der Stützlamelle, die hier an der Knospungsstelle stark verdünnt war, brachte mich auf den Gedanken, es möchte sich hier vielleicht um Einwanderung von Ectodermzellen handeln, mit denen sie in Form und Färbung große Ähnlichkeit zeigten. Diese Vermutung ließ sich nicht bestätigen. In allen Fällen fand sich die Stützlamelle, wenn nur der Schnitt exakt genug geführt war, um den Scheitel der Knospe senkrecht zu treffen, völlig intakt. Da es mir nicht gelungen ist, diese Zellen weiter oberhalb in der noch undifferenzierten Knospungszone mit Sicherheit nachzuweisen, so bleibt nur die Annahme übrig, daß sie an Ort und Stelle durch Abspaltung von Entodermzellen entstanden sind.

Diese »interstitiellen Zellen«, um mich eines indifferenten Ausdruckes zu bedienen, der nach KLEINENBERGS Vorgang für solche, der Stützlamelle anliegenden, abweichend gebauten Zellen vielfach gebraucht worden ist, zeigen nun zweifellos eine rege Vermehrung. Dafür sprechen einmal karyokinetische Figuren, die auch in allen übrigen Schichten, besonders zahlreich aber gerade hier anzutreffen

sind. Zweitens weist die erwähnte nesterförmige Anordnung darauf hin, daß diese Zellhaufen durch Teilung aus einer Mutterzelle entstanden sind. Damit im Zusammenhang steht ein dritter Umstand. Durch ihre rege Teilung haben diese interstitiellen Zellen das Entoderm von der Stützlamelle abgedrängt und üben bei ihrem Wachstum einen Druck aus, der die ihnen zugewandten Teile der Entodermzellen komprimiert, so daß sie eine halbmondförmige Gestalt annehmen. Häufig sieht man nicht nur die Zellen, sondern sogar die Kerne, die den interstitiellen Zellen unmittelbar anliegen, abgeplattet und in der Längsachse verkürzt.

Daß es sich hierbei nicht einfach um jugendliche Entodermzellen handelt, lehrt ein Vergleich mit der Knospe eines Fangfadens, die in unmittelbarer Nachbarschaft der Genitalanlage aus dem Basalabschnitt eines Freßpolypen hervorsproßt und genau auf derselben Entwicklungshöhe steht (Fig. 1). Hier sehen wir unter einem hohen mehrschichtigen Ectoderm ein Entoderm, das etwa ebensoviele Schichten zeigt, wie das der Genitalknospe und das Lumen ebenfalls bis auf einen schmalen Spaltraum ausfüllt. Zwischen diesen Entodermzellen ist aber nicht die geringste Andeutung eines Unterschiedes zu bemerken, alle sind hohe cylindrische Zellen, deren Kerne eine gleiche Struktur und Färbung zeigen. Damit ist wohl der beste Beweis geliefert, daß es sich in der Genitalanlage um Zellen besonderer Art handelt.

Verfolgen wir nun ihr Schicksal im weiteren Verlauf der Entwicklung. Auf den nächsten Stadien, in denen die Genitalknospe sich immer stärker vorwölbt, bis sie ein ovales, kurzgestieltes Säckchen bildet, treffen wir die Zellen immer wieder in derselben typischen Anordnung. Sie sitzen als halbkugelige Haufen der Stützlamelle auf, allmählich an Zahl zunehmend, mehr als proportional dem Wachstum der Gesamtknospe, so daß sie endlich eine ziemlich eng geschlossene mehrschichtige Lage bilden. Nun beginnt sich die Genitalanlage zu differenzieren durch Hervorsprossen der Seitenzweige. Eine einzelne solche halbkugelige Anlage bietet fast daselbe Bild wie die erste Anlage der ganzen Traube. Das Ectoderm ist hier allerdings zellreicher durch Einlagerung einer Menge von Nessel- und Drüsenzellen, aber Form und Färbung seiner Grundzellen sind dieselbe geblieben. Das Innere haben wir wieder ziemlich ausgefüllt von einer mehrschichtigen Zellmasse, an der man sofort die einfache Lage dunkler typischer Entodermzellen von den darüber liegenden helleren interstitiellen Zellen unterscheiden kann.

Bei genauerer Betrachtung ergibt sich jedoch ein Unterschied. An der Spitze der ganzen Anlage findet sich stets ein Bezirk, dem die interstitiellen Zellen völlig fehlen. Das Entoderm liegt dort unmittelbar einschichtig der Stützlamelle an.

Die Bedeutung dieser Erscheinung ergibt sich sofort aus dem Verhalten auf den nächsten Stadien. Die Seitenzweige beginnen sich in die Länge zu strecken und in ihre einzelnen Teile zu differenzieren. Zuerst tritt an der Spitze die Anlage des Genitaltasters auf als ein langgestreckter zapfenartiger Vorsprung, dessen Ectoderm sich durch den Besitz besonders vieler Nesselkapseln und Drüsenzellen auszeichnet. Im Bau seines Entoderms finden wir nun von vornherein eine wichtige Abweichung von der übrigen Genitalanlage. Es besteht nur aus einer einfachen Schicht typischer Entodermzellen, von den interstitiellen Zellen ist keine Spur zu bemerken. Besonders schön demonstriert dies ein Längsschnitt durch die Spitze eines Seitenzweiges. Man sieht dann, wie an der Basis des Tasters die interstitiellen Zellen, die proximal eine mehrschichtige Lage bilden, plötzlich wie abgeschnitten aufhören (Fig. 5). Offenbar nehmen also diese interstitiellen Zellen von vornherein am Aufbau des Genitaltasters gar nicht teil.

Ganz dasselbe zeigt sich nun, und darauf ist besonders Wert zu legen, wenn unmittelbar unter der Basis des Genitaltasters sich das sogenannte weibliche Gonophor anzulegen beginnt. Fig. 4 stellt einen Schnitt dar, der diese Medusenanlage und daneben, ebenfalls längsgeschnitten, die Knospe eines »männlichen Gonophors« zeigt. Wir sehen an dem ersten ein mehrschichtiges Ectoderm, durchsetzt mit Drüsenzellen, im Inneren einen Glockenkern mit deutlicher Glockenhöhle. Das Entoderm der ganzen Anlage ist einschichtig und besteht aus cylindrischen Zellen mit langgestreckten dunklen Kernen, typischen Entodermzellen. Nirgends ist eine der so leicht kenntlichen interstitiellen Zellen zu erblicken, und auf keinem der zahlreichen Schnitte, die ich daraufhin durchmustert habe, ist es mir gelungen, in dieser Medusenanlage eine Spur davon nachzuweisen. Aus diesem Befunde folgt also mit absoluter Sicherheit, daß diese Zellen auch nicht an der Bildung des »weiblichen Gonophors« beteiligt sind.

Etwas später als diese beiden ersten Organe beginnen sich an dem Seitenzweig der Genitaltraube die »männlichen Gonophoren« zu differenzieren. Sie erscheinen zunächst wieder als halbkugelige Vorwölbungen, und diese wiederholen zum dritten Male das Bild,

das uns zuerst bei Anlage der Gesamttraube, dann bei der der Seitenzweige entgegentrat. Einschichtiges Ectoderm, mehrschichtiges Entoderm, bestehend aus einer dem Lumen zugekehrten Lage von gewöhnlichen Entodermzellen und einer mehrfachen Schicht von interstitiellen Zellen. In diese Gonophoren rücken also die interstitiellen Zellen ein. Und zwar ergibt die Untersuchung weiterer Stadien, daß diese Gonophoren ihr alleiniger Bestimmungsort sind. Schon in dem Stadium der Fig. 4 findet man im Entoderm der Achse des Zweiges nur noch vereinzelte Zellen, und etwas später sind sie völlig daraus verschwunden und alle in die Gonophorenanlagen eingerückt. Sie häufen sich in ihnen zu einer dicken Lage an.

Diese Gonophoren strecken sich nun im Verlaufe der Entwicklung mehr und mehr zu länglich-ovalen, durch eine schmälere Stielpartie vom Stämme abgesetzten Gebilden. Erst wenn sie eine beträchtliche Größe erreicht haben, beginnen sie sich zu medusoiden Gemmen umzubilden dadurch, daß an der Spitze sich ein ectodermaler Glockenkern einstülpt. Er ist von vornherein sehr schwach ausgebildet, aus wenigen Zellen zusammengesetzt und bildet nur eine schmale spaltförmige Glockenhöhle aus. Auf den nächsten Stadien zeigt er aber eine rapide Größenzunahme. Sie röhrt nicht davon her, daß die Zellen sich durch Teilung rasch vermehrten, sondern die interstitiellen Zellen treten in geschlossener Schar in den Glockenkern über. Von Anfang an erscheint die seitliche Abgrenzung der ectodermalen Einstülpung gegen die interstitiellen Zellen nicht scharf, wie auch aus Fig. 4 ersichtlich, um so mehr, da die Ectodermzellen den interstitiellen Zellen an Größe und Färbung sehr ähnlich sind, so daß ich eine Zeitlang glaubte, der Glockenkern würde überhaupt direkt durch Zusammentritt der interstitiellen Zellen gebildet, ganz ohne Einstülpung vom Ectoderm aus. Später gelang es mir aber, diese mit Sicherheit nachzuweisen.

Durch die Aufnahme der interstitiellen Zellen wächst der Glockenkern kappenförmig gegen die Basis des Gonophors hin vor. Von seinen Blättern vergrößert sich hauptsächlich das innere, in das die interstitiellen Zellen einrücken. Beide liegen dicht aufeinander, die Glockenhöhle bleibt dauernd ein schmaler Spaltraum. Der ganze Prozeß verläuft sehr rasch. Bei dem Exemplar, von dem Fig. 4 entnommen ist, die einen ganz kleinen Glockenkern zeigt, sind an der nächst älteren Genitaltraube schon alle interstitiellen Zellen in das Ectoderm übergetreten. Man sieht dann auf dem

Längsschnitt einen hufeisenförmigen Zellkomplex, der durch eine deutliche Stützlamelle vom Entoderm wie vom Ectoderm abgesetzt ist. Er besteht vorwiegend aus den oft genannten hellen, runden, ehemals »interstitiellen« Zellen. An seiner Peripherie finden sich einige mehr abgeflachte Zellen, die eine Art Epithel darstellen, von denen aber auch Fortsätze sich zwischen die inneren Zellen hineinerstrecken. Das Entoderm, das von diesem Hufeisen umfaßt wird und so ein kegelförmiges Manubrium darstellt — das also hier nicht durch distales Vorwachsen des Entoderms, sondern durch proximales Herabdringen des Ectoderms gebildet wird — besteht jetzt nur noch aus gewöhnlichen cylindrischen dunklen Zellen. Es ist vielfach zweischichtig geworden, diese Vermehrung stammt aber nicht daher, wie man denken könnte, daß die interstitiellen Zellen sich in definitives Entoderm umgewandelt hätten. Vielmehr finden im Entoderm selbst zahlreiche Kernteilungen statt, die zur Erklärung dieses Zuwachses völlig ausreichen. Außerdem finden sich niemals Übergänge zwischen interstitiellen und definitiven Entodermzellen.

Die interstitiellen Zellen liegen also jetzt im ectodermalen Überzug des Manubriums eines medusoiden Gonophors. Von den übrigen Schichten einer Meduse ist allerdings nicht viel nachzuweisen. Selbst das subumbrellare Ectoderm ist nicht als deutliche Schicht abgrenzbar, ebensowenig eine Entodermlamelle. Auf manchen Schnitten nur finden sich zwischen dem Epithel des Manubriums und dem äußeren Ectoderm, durch Stützlamellen abgesetzt, einige zerstreute Kerne, die man einer dieser beiden rückgebildeten Lagen zurechnen muß. Dagegen sind deutliche Radiärkanäle vorhanden, aber stets nur zwei an der Zahl, wie Querschnitte beweisen. In ihrer Nachbarschaft ist auch eine zusammenhängende einschichtige Entodermlage erhalten.

Das Bild, das ich hier geschildert habe, gleicht vollkommen dem, wie wir es bei der Anlage von Geschlechtsindividuen der Hydroïden und Siphonophoren zu sehen gewohnt sind. Eine medusoide Knospe mit rückgebildeten Medusenschichten, deren ectodemales Manubriumepithel die Keimzellen enthält. Die weitere Entwicklung beweist, daß auch in unserm Falle diese Auffassung berechtigt ist. Wir dürfen von nun an die früheren »interstitiellen« Zellen mit vollem Recht als Keimzellen bezeichnen. Da wir sie aber ohne Lücke von dem ersten Auftreten der Genitalanlage an bis zu ihrer Ankunft im Ectoderm des Manubriums verfolgt haben, so ist damit der Nachweis für das Vorhandensein wohl differenzierter Keim-

zellen während der ganzen Entwicklung der Genitalanlage geliefert. Wir haben sie durch alle Stadien auf ihrer Wanderung beobachtet und gesehen, daß sie nur in die »männlichen Gonophoren« einrücken. Der Genitaltaster und die »weibliche Meduse« bleiben vollkommen frei davon. Es ist damit der Beweis geführt, daß das sogenannte weibliche Gonophor in Wahrheit mit der Produktion von Geschlechtszellen gar nichts zu tun hat. Man müßte denn annehmen, daß die so früh differenzierten Keimzellen nur bestimmt seien, sich zu Spermatozoen zu entwickeln und daß die Eizellen erst viel später sich in der Meduse differenzierten. Daß auch diese Annahme überflüssig und unrichtig wäre, wird der weitere Verlauf der Entwicklung zeigen. Beiläufig bemerken möchte ich hier noch, daß diese frühzeitige Verteilung der Keimzellen in die Gonophoren auch den Umstand erklärt, daß wir später alle Gonophoren einer Genitaltraube auf demselben Entwicklungsstadium finden. Da keine Keimzellen im Entoderm des Stammes zurückbleiben, so ist eben die fortdauernde Bildung neuer Gonophoren ausgeschlossen.

Lassen wir nun zunächst die Weiterentwicklung der Genitalanlagen von *Rhizophysa* beiseite und wenden uns zur Darstellung der parallelen Entwicklung der *Physalia*.

Wie schon im Anfang erwähnt, folgen bei *Physalia*, bedingt durch ihren komplizierteren Bau, die einzelnen Stadien der Genitalanlage nicht so übersichtlich aufeinander, und es war mir nicht möglich, an einem und demselben Exemplar die ganze Reihe zu erhalten. Nachdem aber einmal bei *Rhizophysa* die ganze Entwicklung dargelegt war, gelang es auch leicht, sich in den Bildern von *Physalia* zurechtzufinden.

Das jüngste Stadium, von dem ich Schnitte angefertigt habe, zeigt eine Genitalanlage, die eben den Beginn der Differenzierung der Gesamttraube erkennen läßt. Da die Genitaltraube von *Physalia* nicht gleich der von *Rhizophysa* einen einheitlichen Stamm aufweist, sondern von vornherein in mehrere Äste geteilt ist, die sich dann noch weiterhin dichotom gabeln, so ist dementsprechend gleich von Anbeginn die Gesamtanlage nicht halbkugelig, sondern gelappt. Das histologische Bild dieses Stadiums ist folgendes:

Beide Blätter sind mehrschichtig. Eine Differenzierung in zwei verschiedene Zellarten fällt zunächst im Entoderm wieder sehr deutlich auf. Doch ist sie etwas anderer Art als bei *Rhizophysa*. Es gibt nämlich hier keine einigermaßen zusammenhängende Schicht von interstitiellen Zellen. Vielmehr liegen zerstreut, einzeln oder

zu wenigen zusammen, der Stützlamelle einige abweichend gefärbte Zellen an. Sie sind vorwiegend charakterisiert durch ein dunkleres Protoplasma. Außerdem zeigt der große rundliche Kern ein oder zwei deutliche große runde Nucleoli. Die Chromatinsubstanz ist in feinem Netzwerk verteilt, an der Kernmembran liegt sie in etwas größeren Körnern angehäuft. Die Form der Zellen unterscheidet sich sehr wesentlich von der bei *Rhizophysa*. Wir finden hier nämlich Anzeichen einer aktiven Bewegung, zahlreiche, in eine oder mehrere Spitzen auslaufende amöboide Fortsätze. Diese Bewegung ist gegen die Tiefe des Entoderms hin gerichtet. Meist sitzen die Zellen mit einem breiteren basalen Abschnitt der Stützlamelle auf. Dann folgt eine schmälere Partie, die an einer Stelle durch den Kern blasig aufgetrieben ist, und der entgegengesetzte Pol läuft in unregelmäßig zackige Fortsätze aus. Einzelne Zellen haben sich schon fast völlig von der Stützlamelle getrennt und sind mit dem größten Teil ihres Plasmas in die Tiefe zwischen die Entodermzellen gerückt. Die gewöhnlichen Entodermzellen sind sehr blaß, mit faserigem Plasma, kleineren länglichen Kernen, die ein feinkörniges Chromatinnetz und fast konstant zwei Nucleolen enthalten.

Im Ectoderm liegen nun hier, ebenfalls »interstitiell«, eine größere Zahl von Zellen, die mit den amöboiden Zellen im Entoderm in Färbung und Kernstruktur sehr große Ähnlichkeit haben. Die Annahme, daß hier ein Einwandern ectodermaler Zellen ins Entoderm stattfände, lag noch viel näher als bei *Rhizophysa*. Eine Zeitlang war ich sogar davon überzeugt, denn die Stützlamelle war sehr dünn, und verschiedentlich glaubte ich Zellen auf dem Durchtritt zu erblicken. Infolge der unregelmäßig gelappten Gestalt der ganzen Genitalanlage war es aber nicht möglich, Schnitte zu erhalten, die in ganzer Ausdehnung senkrecht zur Stützlamelle gerichtet waren. Da die scheinbaren Durchtrittsstellen alle im Bereich solcher etwas schräg geschnittener Partien lagen, so bin ich später gegen meine Annahme wieder mißtrauisch geworden, besonders nach den Erfahrungen bei *Rhizophysa*, wo die Keimzellen sich ja noch weiter rückwärts im Entoderm verfolgen ließen. Ich möchte meine Beobachtungen immerhin erwähnen, bin aber der Ansicht, daß auch bei *Physalia* die Keimzellen, denn um diese handelt es sich natürlich wieder, im Entoderm zuerst differenziert werden.

Auf den weiteren Stadien finden wir diese charakteristischen Zellen nun in der Tiefe des Entoderms. Die Entwicklung der Genitalanlagen erfolgt im Prinzip parallel zu der von *Rhizophysa*, nur

eben weniger übersichtlich, da die ganze Anlage von vornherein in mehrere Lappen geteilt ist. Alles Wichtige läßt sich aber auch hier feststellen. Besonders ergibt sich, wie bei *Rhizophysa*, daß die Keimzellen weder in die Anlagen der Genitaltaster (es sind hier zwei vorhanden) noch in die der Meduse einrücken. Meine Präparate zeigen dies mit voller Sicherheit, obwohl das Entoderm hier überall mehrschichtig ist und der Unterschied deshalb nicht so in die Augen springt. Ich wende mich gleich zur Darstellung der Verhältnisse, wie sie sich bei der Entwicklung der Gonophoren ergeben. Zunächst stellen diese eine einfache halbkugelige Vorwölbung dar, wie bei *Rhizophysa*. Beide Blätter, Entoderm wie Ectoderm, sind mehrschichtig. Das Entoderm ist so vollgepfropft mit Keimzellen, daß die Knospe gar kein Lumen aufweist, vielmehr das Entoderm noch zapfenförmig in den Hohlraum des gemeinsamen Stieles der Genitaltraube vorspringt. Auch hier sind schon frühzeitig alle Keimzellen in die Gonophoren eingerückt und der Stiel frei davon.

Die Glockenkernbildung beginnt hier bedeutend früher als bei *Rhizophysa*, schon zur Zeit, wo die Gonophoren noch ganz kleine Säckchen darstellen, und ist viel umfangreicher. Es entsteht dadurch ein typischer, scharf abgesetzter Glockenkern mit deutlicher Glockenhöhle, die von palisadenartig angeordneten, langgestreckt cylindrischen Ectodermzellen umgeben ist. Um diesen Glockenkern sieht man nun die Keimzellen sich sammeln. Von allen Seiten kommen sie aus der Tiefe des Entoderms herauf; ihre Protoplasmafortsätze sind alle gegen die eingestülpte Ectodermpartie gerichtet. Und deutlich kann man verfolgen, wie sie in den Glockenkern eindringen. Die Zellen werden dabei stark komprimiert, das Plasma fädig ausgezogen, der Kern färbt sich infolge Verdichtung seines Chromatinnetzes intensiver. Das Endresultat ist dasselbe wie bei *Rhizophysa*. Alle Keimzellen werden in dem Glockenkern aufgenommen. Ihre Anordnung dort ist sehr charakteristisch und aus der Art ihres Eindringens leicht verständlich. Die ursprünglichen ectodermalen Glockenkernzellen sind von den Keimzellen auseinander gedrängt worden. Sie bilden jetzt ein Balkenwerk, das sich am besten einem System von T-Trägern vergleichen ließe. Die Kerne liegen meist als epithelialer Überzug außen dem Keimlager auf, doch finden sich auch eine Anzahl an der inneren Stützlamelle, die die Abgrenzung gegen das Entoderm des Manubriums bildet. Das Plasma bildet an beiden Grenzflächen eine dünne Schicht, und zwar

ist jede Zelle an beiden Oberflächen beteiligt. Zwischen ihnen ist der Zellleib zu einem dünnen Verbindungsstrang ausgezogen. In den Zwischenräumen des so gebildeten Gerüstwerkes liegen die Keimzellen in mehrfachen Lagen, meist zu dreien übereinander.

Auch hier muß der Einwanderungsprozeß sehr schnell verlaufen, denn obwohl ich zahlreiche Gonophoren dieses Stadiums geschnitten habe, ist es mir doch selten gelungen, Keimzellen während der Einwanderung anzutreffen. Sie beginnt anscheinend in den mittleren Partien des Glockenkerns und erfolgt später mehr in der Randzone, je weiter der Glockenkern sich kappenförmig ausdehnt und das Entoderm von dem äußeren Ectoderm abtrennt. Das Manubrium entsteht auch hier durch Vordringen des Ectoderms gegen die Basis des Gonophors, nicht durch Einstülpung der Glockenhöhle von Seiten des Entoderms. Das Bild nach vollendeter Einwanderung gleicht in den Grundzügen völlig dem von *Rhizophysa*. Nur sind hier die medusoiden Schichten bedeutend besser ausgebildet, entsprechend der umfangreicheren Glockenkerneinstülpung. Subumbrellaes Ectoderm und Entodermlamelle sind noch lange als deutliche zusammenhängende Schichten nachweisbar. Doch hat auch *Physalia* nur zwei Radiärkanäle, von Anbeginn, wie aus allen Querschnitten hervorgeht. Merkwürdigerweise erhalten sich diese fast bis zum Ende der Entwicklung mit weitem Lumen und gut ausgebildetem Zellbelag. Zu erwähnen wäre ferner noch, daß das Entoderm des Manubriums hier vielschichtig ist; man sieht in ihm, unmittelbar nach Abschluß der Keimzellenwanderung, zahlreiche Hohlräume, die Lücken, welche die Keimzellen bei ihrer Auswanderung gelassen haben.

Auch bei *Physalia* läßt sich also der klare Nachweis erbringen, daß die vom Beginn der Entwicklung der Genitaltrauben an deutlich differenzierten Keimzellen nur in das Ectoderm des Manubriums der sogenannten männlichen Gonophoren einrücken. Auch hier bleiben sie der bisher als weibliches Gonophor bezeichneten Meduse völlig fern.

Wie vollzieht sich nun die weitere Entwicklung der Keimzellen, von diesem Stadium, wo wir sie, histologisch noch völlig indifferent, im Ectoderm des Manubriums liegen sehen? Das erste Exemplar eines herangewachsenen Gonophors, das ich schnitt und das mich erst auf die ganze Frage aufmerksam gemacht hatte, zeigte eine einfache Lage noch ganz unreifer Keimzellen. Dies Gonophor übertraf alle andern mir vorliegenden Exemplare bei weitem an Größe, stellte also ein sehr spätes Stadium dar. Ich wußte damals noch

nichts von der Entwicklung der Keimzellen, die wir soeben verfolgt haben, glaubte vielmehr noch an die alte Theorie der weiblichen Meduse. Dadurch wurde ich zunächst auf einen Irrweg geleitet. Entsprechend der späten Entwicklung der Eizellen müßten, glaubte ich, auch die männlichen Keimzellen noch lange auf einem indifferenten Stadium erhalten bleiben. Ich nahm an, daß zu diesem Zweck ein Verschmelzungsprozeß unter den Keimzellen Platz greife, dessen Resultat dies letzte älteste, mir vorliegende Stadium sei. Zunächst schien sich diese Vermutung zu bestätigen. Ich fand Zwischenstadien, in denen eine mehrfache Lage von Keimzellen vorhanden war, mit reduziertem Plasma, anscheinend in der Spermabildung begriffen. Es zeigte sich aber, daß eine große Zahl von ihnen als Nährzellen wieder eingeschmolzen wurde und ich glaubte damit meine Annahme bestätigt zu finden. Im weiteren Verlauf kam ich aber an Exemplare, die von vornherein ein einschichtiges Keimepithel zeigten, bei denen eine Reduktion also gar nicht nötig war. Dies verschaffte mir schließlich die Lösung des Rätsels. Die sogenannten männlichen Gonophoren der Rhizophysalien enthalten in Wahrheit beide Arten von Geschlechtszellen. Und zwar sind die Kolonien geschlechtlich differenziert; alle Trauben eines Exemplars sind entweder nur männlich oder nur weiblich. Zuerst hatte ich Trauben von einem Weibchen geschnitten, dann zufällig lauter jüngere Männchen und erst zuletzt auch junge Weibchen gefunden.

Verfolgen wir nun zur genaueren Darlegung dieser Verhältnisse die Entwicklung zunächst einer weiblichen Genitalanlage, als der einfacheren. Da *Rhizophysa* und *Physalia* sich hier in allen wesentlichen Punkten gleich verhalten, so kann ich sie gemeinsam behandeln. Nur muß ich vorausschicken, daß die ältesten Stadien nur von *Physalia* stammen, da mir von *Rhizophysa* keine ganz großen Exemplare zur Verfügung standen. Die gleichmäßige Entwicklung in den früheren Stadien berechtigt aber wohl zu dem Schluß, daß auch der weitere Verlauf im wesentlichen der gleiche sein wird.

Wir hatten die Entwicklung verfolgt bis zu dem Stadium, in dem ein kappenförmiger Glockenkern gebildet war, der in sein das Manubrium überziehendes Blatt alle Keimzellen aufgenommen hatte. Nun erfolgt eine schnelle Größenzunahme der ganzen Genitaltraube und damit auch der Gonophoren. Sie strecken sich stark in die Länge. Dabei wird die Keimanlage passiv zu einer dünnen Schicht ausgezogen. Denn die Keimzellen hören von jetzt an fast vollkommen auf sich zu vermehren, nur ganz spärlich sieht man auf einzelnen

Schnitten eine Mitose. Endlich geht die Streckung so weit, daß wir statt einer kontinuierlichen Schicht von Geschlechtszellen wieder einzelne Gruppen von wechselnder Anzahl, im Schnitt nebeneinander meist vier bis sechs, höchstens etwa zwölf erhalten. Sie liegen in Fächern, die durch die oben geschilderten T-förmigen Ectodermzellen des ursprünglichen Glockenkerns gebildet werden. Histologisch ist auch auf diesem Stadium von Reifungserscheinungen nichts zu bemerken. Die Eier gleichen noch fast völlig den Zellen, die zuerst in den Glockenkern einwanderten. In Fig. 25 finden sich einige dargestellt. Das Protoplasma der ziemlich großen, durch gegenseitigen Druck abgeplatteten unregelmäßigen Zellen ist dunkel und stark granuliert. Der Kern ist groß, bläschenförmig. Sein Chromatin ist in feinen Körnern verteilt an einem Gerüstwerk, das schleifenartig den Kern durchzieht. An der Membran liegt die chromatische Substanz in etwas größeren Körnern zusammen, in ziemlich regelmäßigen Abständen, wodurch die Kernmembran ein punktiertes Aussehen erhält. Die Kerne enthalten ein oder zwei Nucleoli, eine Regel ließ sich dafür nicht finden. Die Nucleolen sind sehr dunkel, gleichmäßig gefärbt und rundlich. Abgesehen von dem vielleicht etwas reichlicheren Plasma kennzeichnet noch nichts diese Zellen als zukünftige Eizellen.

Die medusoiden Schichten sind bei dieser Vergrößerung der ganzen Anlage natürlich auch sehr verdünnt worden. Immerhin läßt sich an günstigen Stellen noch die typische Reihenfolge ecto- und entodermaler Zelllagen nachweisen. Die auffälligsten Veränderungen haben die entodermalen Zellen des Manubriums durchgemacht. Aus der ursprünglichen mehrschichtigen Lage länglicher, plasmareicher, wenig scharf abgegrenzter, einkerniger Zellen wird schließlich eine einfache Schicht mehrkerniger Riesenzellen. Der Leib dieser Zellen ist außerordentlich stark vacuolisiert, das Plasma eigentlich nur als Scheidewände dieser großen Hohlräume erhalten. Die Kerne liegen dicht gedrängt in der Mitte der Zelle. Manchmal kann man deutlich vier, fünf und noch mehr voneinander abgrenzen, in andern Fällen erscheinen sie verschmolzen. Sie sind dicht erfüllt von feinen dunklen Granulationen. Die Nucleoli unterliegen einem Auflösungsprozeß. Manchmal sieht man noch die ursprünglichen zwei als rundliche, gleichmäßig getärbte Gebilde erhalten. Häufiger findet man statt dessen eine größere Anzahl zackiger unregelmäßiger, schwarzer Brocken, die immer mehr an Größe abnehmen und endlich ganz aufgelöst werden. Diese Riesenzellen sind durch deut-

liche Zwischenräume scharf voneinander abgesetzt. Sie sind von sehr hochcylindrischer Form und begrenzen in einfacher Schicht das sehr weite Lumen des Gonophors. Riesenzellen sind bei Siphonophoren durchaus keine seltene Erscheinung im Entoderm; das schönste Beispiel sind die Saftbehälter von Calycophoriden, doch hat CHUN auch solche Zellen aus dem Entoderm von Tastern und Freßpolypen bei *Physalia* beschrieben. Dort ist ihre Bildung sicher durch Ami- tose hervorgerufen. Im vorliegenden Falle ist ihr Habitus abweichend und legt den Gedanken nahe, daß diese Zellen durch Verschmelzung entstanden seien. Leider ermöglichte die Art der Kon servierung nicht, einen exakten Beweis für diesen eigenartigen und theoretisch nicht besonders wahrscheinlichen Vorgang zu führen.

Komplizierter liegen die Verhältnisse bei der Entwicklung der männlichen Anlagen. Die Streckung der Gonophoren führt hier nicht dazu, die Keimzellen in eine einfache Schicht auszuziehen, denn von vornherein findet im Spermarium eine lebhafte Zellteilung statt. Es entsteht auf diese Weise eine vielschichtige Lage von dicht gedrängten Keimzellen. Ihr Plasma wird durch die schnell folgenden Teilungen stark reduziert, auch die Kerne selbst nehmen allmählich an Größe ab. Zunächst nur unbedeutend, erst auf einem ganz weit entwickelten Stadium, das einer isolierten Genitaltraube entstammt, die Professor CHUN eben ihrer auffallenden Größe wegen besonders aufgehoben hatte, wird sie stärker bemerkbar. Scheinbar gleicht also diese Entwicklung völlig der, wie sie in den Hoden anlagen der Hydroïden und Siphonophoren sonst zu verlaufen pflegt und wie sie von THALLWITZ eingehender geschildert worden ist. Bei genauerer Beobachtung zeigen sich aber einige bedeutungsvolle Unterschiede. Bei den gewöhnlichen Spermarien findet sich stets das Bild, daß die Zellen von dem Centrum nach der Peripherie des Hoden an Größe abnehmen, d. h. daß die Zellteilung von außen nach innen fortschreitet und die am weitesten entwickelten Zellen an der Peripherie liegen. Hier ist davon nichts zu bemerken. Im Gegenteil, die kleineren, dunkler gefärbten, zugleich protoplasma ärmeren Zellen angehörigen Kerne liegen im Centrum, an der Peripherie größere, hellere, protoplasmareichere. Im Zusammenhang mit dieser Erscheinung steht vielleicht ein Vorgang, der besonders auf den mittleren Entwicklungsstadien deutlich zu verfolgen ist. Dort treten nämlich zwischen den gewöhnlich polyedrischen Zellen mit ihren runden Kernen andre auf, die in Zerfall begriffen scheinen. Sie sind stark komprimiert, langgestreckt, ihr Plasma ist dunkel-

schwarz gefärbt. An ihren Kernen kann man alle Übergangsstadien verfolgen, von solchen, die noch fast normal rund und hell erscheinen, bis zu amorphen schwarzen Chromatinbrocken. Offenbar werden sie von den andern Zellen als Nährmaterial aufgebraucht. Sie treten vorwiegend in den mittleren und Randpartien auf, und damit mag in Zusammenhang stehen, daß die überlebenden Zellen dort wieder größer und plasmareicher sind als im Centrum.

Von Reifungserscheinungen ist auch an den männlichen Keimzellen nichts zu bemerken, bis auf das letzte, durch einen großen Abstand getrennte Stadium. Ich habe eine Reihe von Abbildungen gegeben, die das verschiedene Verhalten der chromatischen Substanz und die Größenunterschiede der Kerne demonstrieren sollen. Die zu Anfang hellen Kerne mit ihrem fein verteilten Chromatin verdunkeln sich allmählich, was wohl auf einem Verdichtungsprozeß beruhen mag. Die Chromatinbrocken werden größer, auf einigen Stadien sieht man die Nucleolen, deren auch hier meist ein bis zwei vorhanden sind, eckige Formen annehmen, sich in Fortsätze ausziehen, dort, wo die Fäden des Kerngerüstes an sie herantreten. Allmählich scheinen sie aufgelöst zu werden; man findet öfter eine größere Anzahl kleiner dunkler Stückchen, die von ihrem Zerfall herstammen.

Das letzte Stadium zeigt eine eigentümliche Erscheinung. Das Chromatin hat sich halbmondförmig an einer Seite der Kernmembran angelagert. Dort bildet es einen dichten schwarzen Klumpen, außerhalb desselben finden sich nur einzelne Chromatinbrocken. Die Anlagerung erfolgt stets an der dem Centrum des Gonophors zugekehrten Membranseite und die Verdichtung ist am stärksten in den inneren Partien. Es läge nahe, hier an ein Synapsisstadium zu denken, ich möchte aber auf diesen einen Befund hin mich nicht mit Bestimmtheit dafür aussprechen. Durch das konzentrische Eindringen der Konservierungsflüssigkeit könnte dies Bild auch künstlich entstanden sein. In diesem Verdacht bestärkt mich der Eindruck, den die peripheren Kerne machen. Sie erscheinen sonst gegen die früheren Stadien in der Verteilung ihres Chromatins unverändert, nur haben sie an der einen Seite der Kernmembran eine schmale Sichel von tiefschwarzer Färbung. Überhaupt möchte ich auf diese feineren histologischen Befunde nicht allzuviel Wert legen. Die Konservierung der meisten Exemplare läßt sie für solche Untersuchungen nicht geeignet erscheinen. Die Kernteilungsfiguren sind allerdings häufig gut erhalten. Ich habe alle Stadien verfolgen

können. Zuerst das Auftreten eines langen schmalen Fadens, zusammengesetzt aus einer einfachen Reihe von Chromatinkörnchen. Dann zerschnürt sich dieser Faden in einzelne Teile, die sich verkürzen und verdicken. Später tritt eine Verdoppelung der Körnchenreihe ein mit zunehmender Verkürzung der Chromosomen. Stellen sie sich in die Spindel ein, so sind sie zu ganz kurzen dicken Stäbchen geworden, an denen eine Struktur nicht mehr deutlich zu erkennen war. Ihre Zahl dürfte etwa 30 betragen. Es kamen nur Längsteilungen zur Beobachtung.

Wert lege ich an dieser Stelle nur auf den Umstand, daß ich niemals, auch im ältesten Stadium nicht, reife Spermatozoen gefunden habe. Ja, wenn man von dem zweifelhaften Synapsisfalle absieht, findet sich auch noch keine Andeutung einer beginnenden Reifung. Auch die plötzliche Größenabnahme, wie sie beim Zerfall der Spermatogonien in die Spermatiden einzutreten pflegt, war hier nicht nachzuweisen. Selbst die ältesten Hodenanlagen von *Physalia* sind demnach von der Reife noch weit entfernt.

Bezüglich der Ausbildung des ganzen Gonophors gilt dasselbe, was ich schon bei Besprechung der weiblichen Anlagen gesagt habe. Die medusoiden Schichten werden stark ausgezogen, bei dem ältesten Stadium sind sie völlig verwischt. Die eigenartige Riesenzellbildung im Entoderm des Manubriums tritt auch hier ein. In dem größten Gonophor kommt eine solche Zelle an Länge fast genau der Dicke des ganzen Spermariums gleich, erreicht also kolossale Dimensionen. Hier ist das Plasma zwischen den einzelnen Vacuolen in den basalen Teilen fast ganz verschwunden, die Kerne sind zu unregelmäßigen amorphen Klumpen reduziert. Es erweckt den Anschein, als ob die ganzen Zellen aufgebraucht würden.

Fassen wir die Resultate unsrer bisherigen Untersuchung der Genitalanlagen zusammen, so ergeben sich als besonders bemerkenswert folgende Punkte:

- 1) Die bisher sogenannte weibliche Meduse hat mit der Entwicklung der Geschlechtszellen überhaupt nichts zu tun.
- 2) Männliche und weibliche Keimzellen entwickeln sich in den »männlichen Gonophoren« der früheren Beobachter, und zwar getrennt an verschiedenen Exemplaren.
- 3) Diese Keimzellen sind selbst auf dem ältesten beobachteten Stadium noch weit von der Reifung entfernt.
- 4) Im männlichen Geschlecht wird die Reifung dadurch

aufgehalten, daß ein Teil der Keimzellen als Nährzellen wieder eingeschmolzen wird.

Sofort drängen sich uns nun neue Fragen auf. Einmal: Wo und wann erfolgt die definitive Reifung der Keimzellen, wenn es nicht am Stamm der Kolonie geschieht? Und zweitens: Wenn die Meduse nicht bestimmt ist, die Eier zur Reife zu bringen, was für eine Funktion hat sie dann?

Zu meinem Bedauern muß ich gestehen, daß ich auf keine dieser beiden Fragen einstweilen eine sichere Antwort zu geben weiß. Immerhin lassen sich einige Anhaltspunkte zu ihrer Beurteilung gewinnen.

Auf die erste Frage ist eine Antwort sehr naheliegend. Einmal: Da wir reife Keimzellen weder im Zusammenhang mit der Kolonie, noch abgelöst an der Meeresoberfläche schwimmend finden, so ist es wahrscheinlich, daß sie ihre Entwicklung in der Tiefsee durchmachen. Wir haben für dies Verhalten ein Analogon in dem Entwicklungscyclus von *Velella*, wie er durch die Untersuchungen WOLTERECKS jetzt definitiv klargelegt ist. Dort lösen sich die Geschlechtsindividuen in unreifem Zustande von der Kolonie los. Wie ich an solchen freien Chrysomitren aus Neapel feststellen konnte, vermag man die unreifen Keimzellen schon zu dieser Zeit in der Tiefe des ectodermalen Überzugs des Manubriums nachzuweisen, sogar schon eine Differenzierung in männliche und weibliche Individuen. Die Weibchen bilden nämlich in ihren Entodermzellen schon einen roten Farbstoff, der später das reife Ei erfüllt. Diese unreifen Medusen sinken langsam in die Tiefsee hinab und bringen unterwegs ihre Keimzellen zur Entwicklung. Das beweisen deutlich Medusen mit stark entwickelten Geschlechtsanlagen, die aus Tiefen von etwa 1000 m erbeutet sind. In der Tiefsee erfolgt dann die Befruchtung. Die sich entwickelnde Larve scheidet in ihrem Entoderm Öltropfen ab und steigt durch diese Herabsetzung ihres spezifischen Gewichts passiv wieder an die Oberfläche empor.

Ganz ähnlich müssen die Verhältnisse nun auch bei den Rhizophysalien liegen. Wir kennen die Geschlechtsanlagen nur in unreifem Zustande. Anderseits sind uns die ersten Entwicklungsstadien ganz unbekannt. Die jüngste Larve ist schon hoch differenziert, hat eine große Pneumatophore, einen primären Freßpolypen und einen Fangfaden ausgebildet, sie befindet sich in denselben Stadien, wie die junge Rataria von *Velella*, wenn sie an der Meeresoberfläche auftaucht. Der Schluß, daß die fehlenden Zwischen-

stadien ihre Entwicklung in der Tiefsee durchmachen, ist außerordentlich naheliegend. Daß sie noch nicht gefunden sind, liegt jedenfalls daran, daß wir es hier mit Formen der offenen Ozeane zu tun haben, deren Gebiet nur selten mit dem Tiefennetze durchforscht worden ist. Und so zahllos die Individuen auch sind, aus denen die großen Physalienschwärme bestehen, so kann es uns doch nicht verwundern, daß wir bei den vereinzelten Stichproben noch keine ihrer Larven aus der Tiefsee emporgeholt haben.

Wir müssen uns jetzt nur vorstellen, daß nicht, wie bisher angenommen, die Meduse allein sich vom Stamme ablöst. Die ganze Genitaltraube muß in toto abfallen oder, was wahrscheinlicher ist, sie löst sich in ihre einzelnen Zweige auf, die getrennt in die Tiefe hinabsinken. Diese Vermutung wird gestützt durch die Tatsache, daß sowohl am Übergang des gemeinsamen Stiels der Genitaltraube in den Stamm, als auch der Seitenzweige in den Stiel sich Einschnürungen finden, die eine Ablösung an dieser Stelle begünstigen würden.

Vom Gesichtspunkt dieser Hypothese aus versuchte ich nun, mir eine Vorstellung über die Bedeutung der einzelnen Teile dieser merkwürdigen Genitalorgane zu bilden, besonders über die Funktion der rätselhaften Meduse, aber ohne Erfolg. Am konservierten Material lassen sich solche Fragen schlecht beantworten und meine Hoffnung, zu Ostern in Neapel vielleicht ein lebendes Exemplar von *Rhizophysa* in die Hände zu bekommen, schlug fehl, da in der ersten Zeit meines Aufenthaltes das Wetter ungünstig war und nachher die Aschenregen der Vesuveruption alle pelagischen Organismen vernichteten oder vertrieben.

Zweifellos stellt die Meduse ein hochdifferenziertes Organ dar. Ihre sämtlichen Schichten sind wohl ausgebildet, vier weite Radiärkanäle und ein Ringkanal vorhanden. Auffallend an ihr ist zunächst der Mangel eines Manubriums. Nur eine ganz schwache Vorwölbung in der Mitte des Bodens der Glockenhöhle zeigt auch bei den ältesten Exemplaren den Ort an, wo sich das Manubrium zu entwickeln pflegt. Auf Schnitten tritt außerdem die merkwürdige Gestaltung des subumbrellaren Ectoderms hervor. Unterhalb des Velums, das in der gewohnten Weise aus zwei flachen Ectodermlagen besteht, die getrennt sind durch eine Stützlamelle mit starker Ringmuskulatur, nimmt das Ectoderm plötzlich bedeutend an Höhe zu. Seine Zellen sind stark vacuolisiert, das Plasma zu dünnen Fäden ausgezogen, nur gegen das Lumen zu reichlicher angehäuft,

die ganzen Zellen langgestreckt, mit unregelmäßigen Zacken gegen die Glockenhöhle vorspringend. Die kleinen, länglichen, dunkel gefärbten Kerne liegen im basalen Abschnitt der Zelle, der in becherartige Vertiefungen der Stützlamelle eingelassen ist. Am Totalpräparat und besser noch an einem Längsschnitt sieht man auf späteren Stadien die Stützlamelle in einer Reihe von übereinanderliegenden Ringfalten gegen das Lumen vorspringen und das Ectoderm entsprechend vor sich herwölben, eine Folge der Kontraktion der Längsmuskulatur des exumbrellaren Ectoderms. Das Ectoderm der Subumbrella enthält wie gewöhnlich starke circulär verlaufende Muskelfibrillen. Außerdem liegen an der Basis der Zellen noch merkwürdige eckige Körner, die sich mit Orange G intensiv gelbrot färben. Sie treten erst in späteren Stadien auf und nehmen allmählich an Menge und Größe zu.

Bei der isolierten Genitaltraube einer Tiefseeform, die von der Chierchiaexpedition aus 1000 Meter Tiefe an der Lotleine emporgezogen worden ist, finden sich außerdem in der Subumbrella noch große Drüsenzellen (Fig. 32). Sie sind rundlich von Gestalt und haben einen kleinen, dunklen, wandständigen Kern, der von einem schmalen Plasmahof umgeben ist. Der übrige Teil der Zelle wird von einem sich mit Orange G stark färbenden Secret ausgefüllt, in dem eine Reihe von farblosen Vacuolen sich finden. Dies Secret hat offenbar stark klebrige Beschaffenheit, denn an einzelnen Stellen, wo es aus der Zelle in das Lumen der Glockenhöhle vorgetreten war, waren Detrituskörnchen daran festgeklebt. Ähnliche Drüsenzellen fanden sich bei dieser Form auch im exumbrellaren Ectoderm bis in den Stiel hinein zerstreut. Bei *Rhizophysa* und *Physalia* fanden sich im äußeren Ectoderm ebenfalls Drüsen, aber nur in den Jugendstadien. Sie glichen denen der Genitaltaster und werden später noch näher beschrieben werden.

Diese Tiefenform zeigt außerdem noch sehr deutlich einen am Stiel längsverlaufenden Muskelstrang. Er liegt stets an der proximalen, also dem Genitaltaster abgewandten Seite des Stieles und markiert scharf die auch in der seitlich etwas abgeplatteten Form des Schirmteils bei allen Rhizophysalien ausgesprochene bilaterale Symmetrie. Dieser Muskel erstreckt sich von der Stielbasis bis etwa zur halben Höhe der Exumbrella, wo er in die ringsum gleichmäßig ausgebildete gewöhnliche Längsmuskulatur des Ectoderms verläuft. Er liegt distal der Medusenwand dicht an, proximal hebt er sich immer mehr ab. Die dadurch gebildete Falte wird getragen

von einer Verbreiterung der Stützlamelle. Merkwürdig ist, daß trotz dieses Muskels, dessen Kontraktion eigentlich den Schirmteil der Meduse proximal umklappen müßte, im Gegenteil sich die Glocke bei allen Seitenzweigen dem Genitaltaster zuneigt. Vielleicht hängt dies mit der eigenartigen Gestaltung des Stieles zusammen. Sein Entodermkanal ist stark aufgetrieben, hauptsächlich am proximalen Ende, so daß dort eine kolbenartige Anschwellung zustande kommt. Nahe seiner Einmündung in den Stamm der Genitaltraube erscheint er hakenartig gegen den Genitaltaster hin aufgebogen. Dort springt nämlich die Stützlamelle klappenartig vor und verengt das Lumen bis auf eine kleine exzentrisch gegen den Genitaltaster hin verschobene Öffnung. Das Entoderm, das unter dem Muskelstiel liegt, besteht aus einer Schicht niedriger kubischer Zellen, im übrigen Stielkanal wird es von hohen, unregelmäßig gegen das Lumen vorspringenden Cylinderzellen gebildet. Zwischen ihnen, dem Lumen zugekehrt, finden sich zahlreiche becherförmige Drüsenzellen mit großen dunkel gefärbten Kernen. Das Ectoderm des Muskelstiels ist einschichtig, niedrig, das des übrigen Stieles hoch und mit Drüsenzellen durchsetzt.

Den Oberflächenformen von *Rhizophysa* fehlt dieser Muskel im Medusenstiel vollkommen, ebenso die Differenzierung im Ecto- und Entoderm. Dagegen fand ich zu meiner großen Überraschung ganz ähnliche Bilder bei Durchschnitten durch den Stiel der Genitalmeduse von *Physalia*. Schon äußerlich tritt der Muskel an kontrahierten Exemplaren stark hervor und ist auf Quer- und Längsschnitten deutlich sichtbar. Er liegt wieder stets auf der proximalen Seite der Meduse. Auch hier wird er getragen von einer verdickten Partie der Stützlamelle, die freilich keine derartig vorspringende Falte an der Stielbasis bildet, wie bei der Tiefsee-*Rhizophysa*. Denn der Entodermkanal des Stieles ist nicht kolbig aufgetrieben und umgebogen. Seine Zellen sind aber in der gleichen Weise differenziert in ein flaches Epithel im Bereich des Muskels, ein hohes in den übrigen Teilen, das abweichend gebaute Drüsenzellen enthält. Das Ectoderm zeigt dieselben Verhältnisse nur ohne Drüsenzellen. Dem Medusenstiel fehlt beim Übergang in den Stamm eine besondere Klappenvorrichtung, dafür ist sein Lumen durch eine ringförmig vorspringende Falte allseitig verengt. Dagegen findet sich hier umgekehrt eine ins Lumen vorspringende Klappe im Entodermkanal an der Grenze von Stiel und Schirmteil der Meduse. Sie wird gebildet von einem an der Basis verdickten, keilförmig ins Innere

des Stielkanals hineinragenden Vorsprung der Stützlamelle, der mit hohen cylindrischen Entodermzellen besetzt ist. Diese Einrichtung fehlt bei allen Arten von *Rhizophysa*, auch der Tiefenform.

Über die Bedeutung dieses komplizierten Gebildes ins klare zu kommen ist mir bisher nicht gelungen. Man müßte es lebend beobachten, um seine Funktion zu verstehen. In dieser Richtung liegt bisher nur eine Notiz von SEITARO GOTO vor, dem gegenüber BROOKS mündlich geäußert habe, daß die Medusen im Leben pumpende Bewegungen ausführten. Viel läßt sich damit nicht anfangen. Der Gedanke, daß diese Meduse eine Schwimmfunktion habe, liegt sowieso am nächsten. Und zwar würde sie diese Aufgabe hauptsächlich dann zu erfüllen haben, wenn die Genitaltraube sich vom Stamm abgelöst hat. Denn gegenüber dem Gesamtorganismus einer *Physalia* sind die kleinen Medusen viel zu schwach, um eine Bewegung hervorrufen zu können. Hier könnten ihre Pumpbewegungen höchstens für einen Wasserwechsel innerhalb der dicht gedrängten Anhänge der Kolonie sorgen, was für die Atmung vielleicht in Betracht käme.

Wahrscheinlich wird nach dem Loslösen vom Stamme die Genitaltraube in ihre einzelnen Seitenzweige zerfallen. Außer dem rein logischen Grunde der Zweckmäßigkeit für die Verteilung der Geschlechtszellen und die leichtere Ortsbewegung spricht dafür der Umstand, daß sich an der Wurzel der Seitenzweige, am deutlichsten bei der Tiefseeform, eine Anzahl von ringförmigen Einschnürungen finden, die eine Trennung an dieser Stelle erleichtern würden. An diesen isolierten Zweigen könnte nun die Meduse als Locomotionsorgan funktionieren; denn sie besitzt eine weite Schwimmhöhle mit kräftiger Muskulatur und gut ausgebildetem Velum. Nicht recht dazu passen will das hohe Ectoderm der Subumbrella, immerhin könnte man annehmen, daß es mit rascher Streckung der ganzen Anlage durch starke Gallertbildung, wie es bei Siphonophoren häufig vorkommt, zu einem platten Zellbelag ausgezogen würde. Allein die Meduse steht zur Vorwärtsbewegung des ganzen Zweiges in der denkbar unglücklichsten Stellung. Um kräftig wirken zu können, müßte sie am Ende des ganzen Komplexes stehen und so, daß ihre Wirkung in die Richtung seiner Längsachse fiele. Tatsächlich steht sie aber annähernd in der Mitte des Zweiges und quer oder mindestens schräg zu seiner Längsachse. Der Rückstoß beim Arbeiten der Schwimmglocke würde also den ganzen Zweig quergestellt, d. h. gegen den größtmöglichen Widerstand vorwärts treiben. Da der Stielmuskel der Meduse an ihrer vom Genaltaster abgewendeten

Seite sitzt, so würde seine Contraction den Effekt nur verschlechtern, bis die Schwimmglocke ganz quergestellt wäre und selbst wenn er sie noch über diesen rechten Winkel hinaus völlig umklappen und an den Stamm heranziehen könnte, wäre damit nichts gewonnen. An kontrahierten Exemplaren von *Physalia* sieht man aber, daß der Effekt dieser Kontraktion eine schraubenförmige Zusammenkrümmung des ganzen Stieles ist, ohne Umbiegung nach abwärts. Er legt sich dabei in tiefe Falten, wie Querschnitte zeigen. Denn auch in den übrigen Stielteilen verlaufen ectodermale Längsmuskeln und bei ihrer allgemeinen Kontraktion wird die gallertige Stützlamelle an den Stellen des geringsten Widerstandes unregelmäßig vorgebuchtet (Fig. 29).

Ferner kam mir der Gedanke, es möchte dieser Muskelstiel mit dem Klappenapparat in Verbindung stehen, der bei *Physalia* an der Grenze zwischen Stiel und Schirmteil angebracht ist. Da diese Klappe stets gerade unter dem Muskel sitzt, so könnte man daran denken, daß sie bei einer Kontraktion dieser Seite einen Abschluß der Gastrovascularhöhle des Schirmes gegen den Stielkanal herstellte. Allein der Sinn einer solchen Einrichtung ist mir unklar. Daß dem Stielkanal eine besondere Bedeutung zukommt, spricht sich in der Differenzierung seiner Zellen aus, ebenso wie in seiner scharfen Absetzung von dem gemeinsamen Stämme. Sollten die Drüsenzellen darin vielleicht Gas bilden und das Ganze als hydrostatischer Apparat funktionieren, so hätte ein Abschluß dieser Teile hier Sinn. Einmal wäre aber nicht einzusehen, warum das Gas nicht auch in den Schirmteil eindringen dürfte, dessen Entoderm ja allseitig geschlossen ist und der doch beim Schweben die höchste Stelle einnehmen müßte. Außerdem läßt die Konstruktion der Klappe einen gasdichten Abschluß sicher nicht zu. Endlich fehlt der ganze Klappenapparat gerade bei der Form, die ihren Stielkanal scheinbar am höchsten differenziert hat, der Tiefsee-*Rhizophysa*.

Unerklärt ist auch noch das Auftreten jener eckigen Körner im Ectoderm der Subumbrella. Sie ließen sich vielleicht als Nahrungsreserven deuten. Denn wenn die Genitaltraube sich vom Stamm abgelöst hat, so fehlt ihr jede Möglichkeit der Ernährung, da die ganze Gruppe weder Freßpolypen noch Fangfäden enthält. Da anscheinend bis zur Reife der Geschlechtszellen noch eine längere Zeit vergehen muß, so wäre es nützlich, während des Lebens an der Oberfläche irgendwo Nährmaterial aufzuspeichern. Damit würde sich die Tatsache gut in Einklang bringen lassen, daß diese Körner

erst an älteren Medusen auftreten und bis zuletzt an Größe und Zahl zunehmen. Eine ähnliche Einrichtung sehen wir an den Chrysomitren, die Algenzellen als Nahrungsquelle mit in die Tiefe nehmen.

Vielleicht hat aber diese ganze Meduse ihre Funktion schon während ihres Lebens an der Oberfläche zu erfüllen. Wozu sonst die auffallend frühe und schnelle Entwicklung, wenn sie erst ganz am Ende gebraucht wird?

Leider vermag ich einstweilen alle diese Fragen nur zur Diskussion zu stellen und muß ihre Beantwortung der Zukunft überlassen. Möglicherweise gelingt es, durch Beobachtung lebender Exemplare von diesen Gesichtspunkten aus Klarheit zu schaffen, vielleicht lässt uns aber auch erst ein glücklicher Tiefenfang des Rätsels Lösung finden.

Mit ein paar Worten wenigstens möchte ich noch auf den Bau der übrigen Anhänge der Genitaltraube eingehen.

Der Genitaltaster stellt ein langes spindelförmiges Gebilde dar, dem eine ectodermale Längs- und entodermale Ringmuskulatur große Contractilität verleiht. Dicht oberhalb seines Ursprunges aus dem Stämme ist er bei *Physalia* durch eine tiefe Ringfalte eingeschnürt. Sie bezeichnet dort zugleich die Grenze eines Stielabschnittes gegen das Mittelstück, das mit entodermalen Zotten ausgestattet ist. Diese Zotten entsprechen denen, die sich im Magenabschnitt der Freßpolypen finden. Sie bestehen aus einem halbkugeligen oder zapfenförmigen Vorsprung der zusammengesetzt ist aus großen dunkelkernigen Zellen, die intra vitam intensiv gefärbte, mit Osmium geschwärzte, also wohl fetthaltige Einschlüsse zeigen. Sie erfüllen den weitaus größten Teil des Genitaltasters und sind unregelmäßig an der Wand verteilt. Gegen die Spitze zu, in dem Abschnitte, der der Proboscis der Freßpolypen entspricht, fehlen sie, dafür tritt dort das Entoderm zu vier Längsleisten hoher Cylinderzellen zusammen.

Der Genitaltaster der oberflächlichen *Rhizophysa*-Formen entbehrt dieser Zotten vollständig, sein Entoderm ist überall gleichmäßig einschichtig. Einen Übergang stellt die Tiefenform dar, bei der sich an der Basis dicht über dem Stielabschnitt sechs Zotten entwickelt finden.

Das Ectoderm enthält bei allen Formen zahlreiche Nesselzellen. In den Jugendstadien, wenn sich die Genitaltaster eben zu differenzieren beginnen, findet sich eine geringe Anzahl von sehr großen

Nesselkapseln, die manchmal auch im Ectoderm der Meduse und der Gonophoren auftreten.

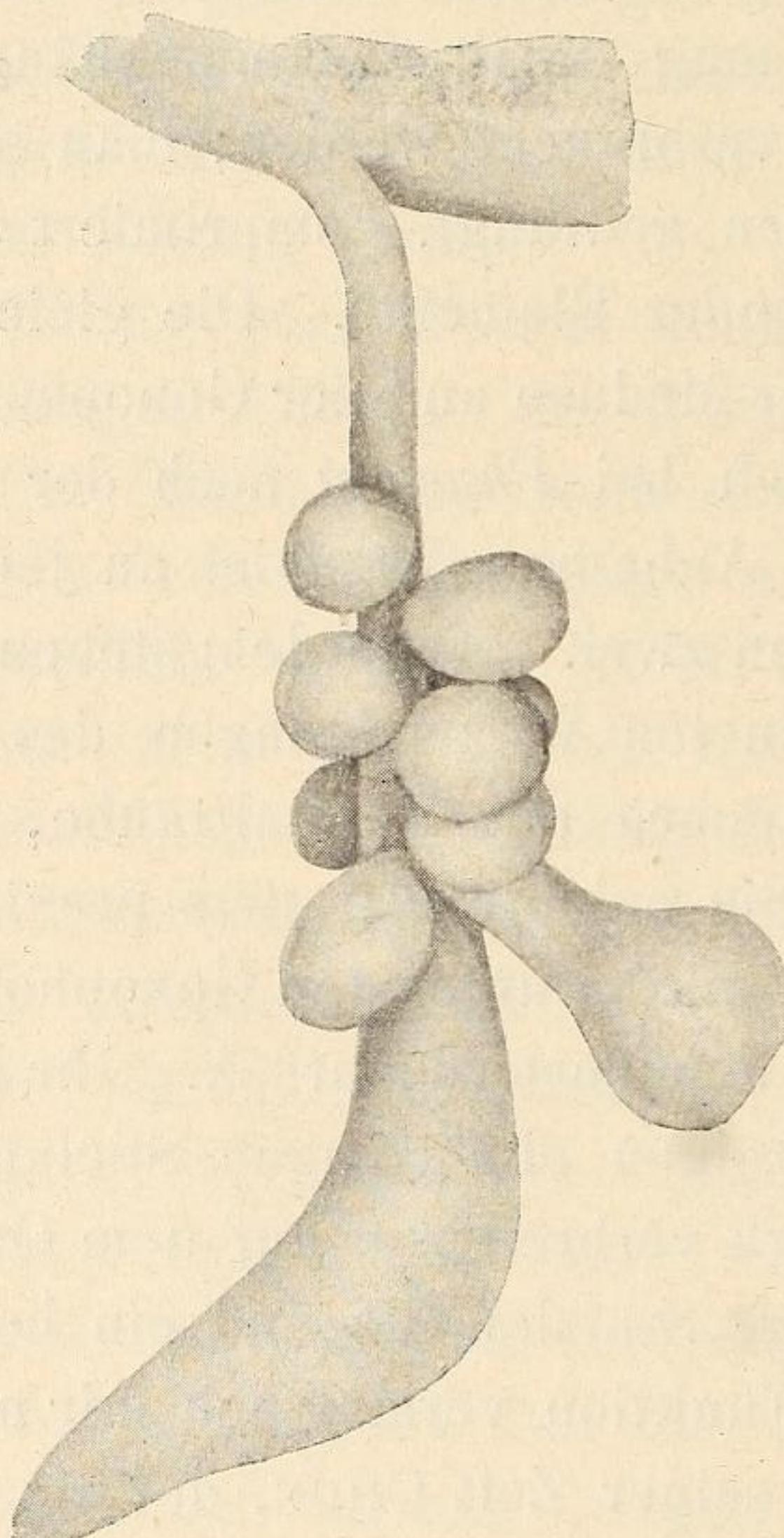
Außerdem enthält das Ectoderm noch zahlreiche Drüsenzellen. Sie stellen becherförmige Gebilde dar mit wandständigem, meist basal gestelltem Kern. Den größten Teil der Zelle nimmt eine helle Vacuole ein, durch deren Druck auch der Kern gewöhnlich abgeplattet wird. In ihrem Inneren liegen eine große Anzahl scharfkantiger, mit HEIDENHAIN intensiv geschwärzter Körner. Diese Zellen treten schon früh in der Entwicklung der Genitalanlagen auf. Bei der Differenzierung der Taster sieht man sie in großer Menge zuerst an der Spitze. Im Verlauf des weiteren Wachstums finden sie sich mehr an den Seiten. Das mag damit zusammenhängen, daß die Zellen bei der Secretbildung verbraucht werden; man sieht sie wenigstens häufig ganz nach außen gedrängt, komprimiert und stark geschwärzt nach Art degenerierender Elemente. Die gleichen Zellen finden sich auch im Ectoderm der Meduse und der Gonophoren.

Als Bildung sui generis findet sich bei *Physalia* noch der von CHUN als Gallertpolypoid bezeichnete Anhang. Meist ist an jedem Seitenzweig nur einer vorhanden, selten zwei. Außerdem stehen sie manchmal noch an älteren, übergeordneten Verzweigungen des bei *Physalia* dichotom sich gabelnden Stammes der Genitaltraube, zusammen mit einzelnen Gonophoren. Sie entspringen stets proximal von den Genaltastern und der Meduse, mitten unter den Gonophoren. An Größe stehen sie bedeutend hinter den Tastern zurück. Ihr Bau gleicht dem des Medusenstieles, sie zeigen einen engen Stielkanal mit einschichtigem Entoderm, eine stark verbreiterte, auf dem Querschnitt unregelmäßig gefaltete gallertige Stützlamelle und ein hohes Ectoderm. Von ihrer Bedeutung und Funktion vermag ich mir noch ebensowenig ein Bild zu machen wie seiner Zeit CHUN, der sie zuerst beschrieb.

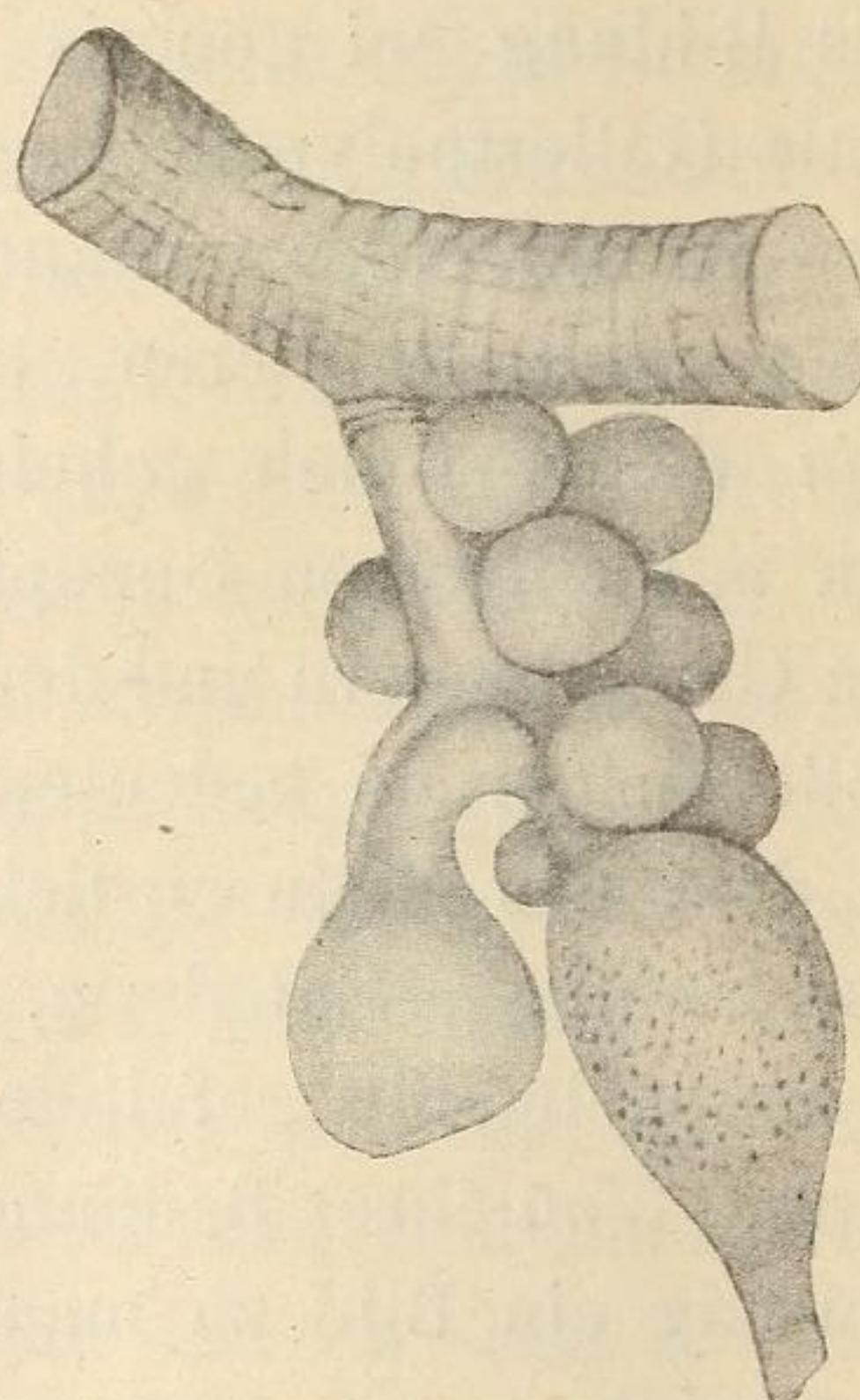
Ein paar zusammenfassende Worte über die Unterschiede in Bau und Entwicklung der Genitalanlagen dürften hier noch am Platze sein. Von den drei Untergruppen der Rhizophysalien, den Epibuliden, Rhizophysiden und Physaliden standen mir nur die beiden letzteren zur Untersuchung zu Gebote. Von ihnen sind die Genitaltrauben der Rhizophysiden bedeutend einfacher gebaut. Sie besitzen stets eine stärkere centrale Achse, um die sich die einzelnen Seitenzweige gruppieren. Bei der gewöhnlichen *Rh. filiformis* ist dieser Stamm relativ kurz, die Seitenzweige sind dicht gedrängt, mit langen Stielen daran befestigt. Ihre Zahl beträgt bis zu 30.

Bei einer andern von CHIERCHIA im Golf von Panama erbeuteten Form ist der Stamm lang gestreckt und nur eine geringe Zahl, etwa zehn weit auseinander stehender Seitenzweige vorhanden. Bei der schon oft angeführten Tiefenform endlich, deren einzige Genitaltraube aus 1000 Meter heraufgeholt wurde, ist der Stamm am meisten gestreckt und besetzt mit über 30 kurz gestielten plumpen Seitenzweigen.

An der Spitze eines jeden einzelnen Seitenzweiges steht bei *Rhizophysa* ein Genitaltaster (Textfig. 1). Proximal von ihm folgen die Gonophoren, deren Anzahl wechselt. Bei *Rh. filiformis* sind es



Textfig. 1.



Textfig. 2.

gewöhnlich sechs bis acht, manchmal auch neun oder zehn. Bei den beiden andern Formen bilden letztere Zahlen den Durchschnitt (Textfig. 2). An der Gestaltung der Gonophoren läßt sich schon mit einiger Sicherheit das Geschlecht der Kolonie erkennen. Die männlichen Gonophoren sind mehr gestreckt, oval, die weiblichen fast kugelig. Noch leichter muß die Unterscheidung am lebenden Tiere sein. Die männlichen Gonophoren sind dann, wie gewöhnlich bei Siphonophoren, durch die Spermamassen weißlich gefärbt, die weiblichen dagegen durchsichtig. Ich verdanke diese Angaben Herrn

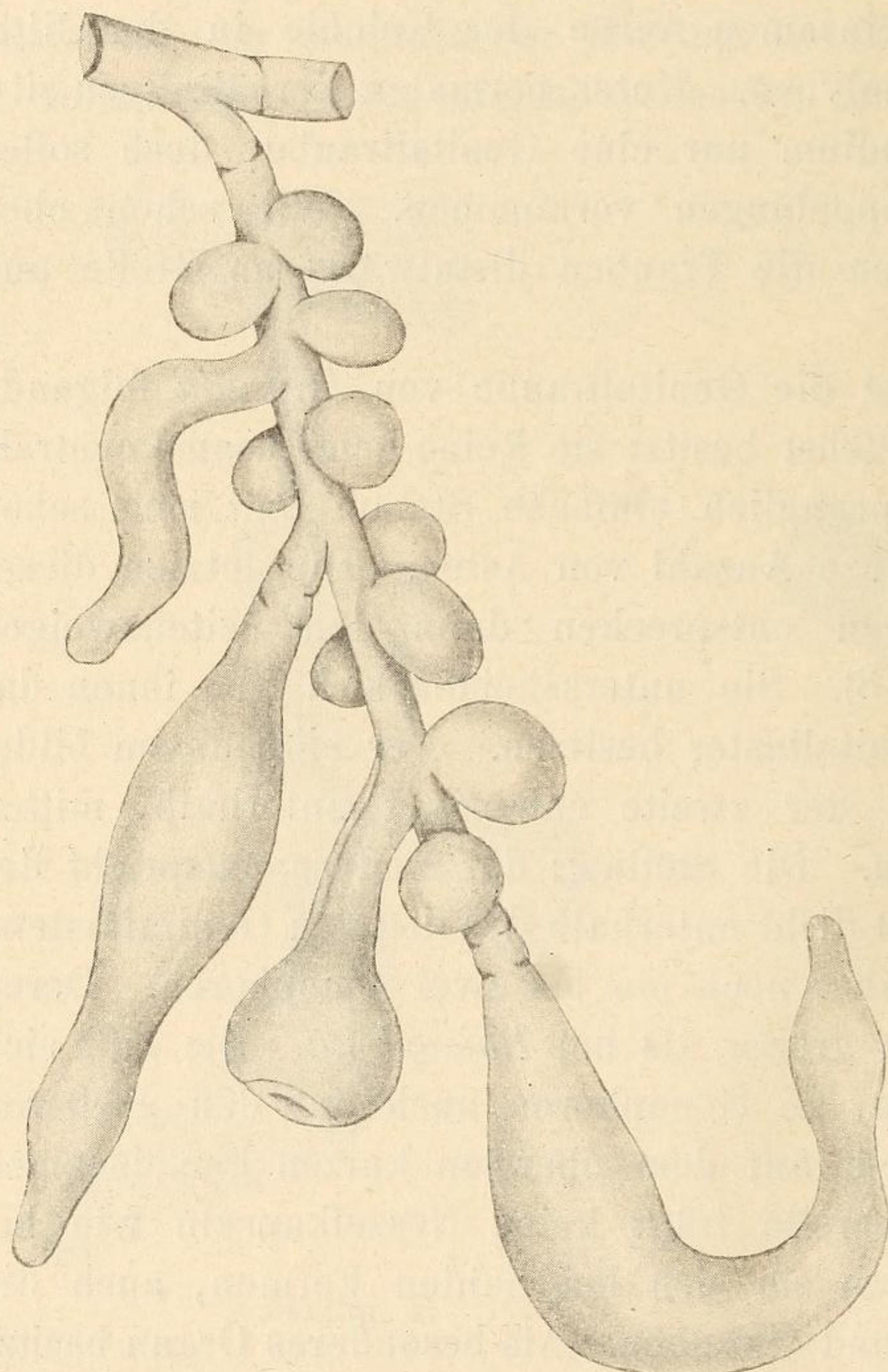
Dr. LO BIANCO in Neapel, der sich also schon aus eigner Anschauung von dem Geschlechtsunterschiede überzeugt hat, ohne der Sache weiter nachzugehen. Jedes Gonophor trägt an seiner Spitze einen kleinen Kranz von Nesselkapseln. Zwischen den Gonophoren entspringt die Meduse und zwar ziemlich am Ende des Zweiges, der Wurzel des Genitaltasters genähert. Doch liegen immer noch ein oder zwei Gonophoren distal von ihr, sie markiert also keine scharfe Scheidung der ganzen Anlage. Der Stamm der Genitaltraube entspringt an der gemeinsamen Achse der Kolonie in der Mitte zwischen den zwei Freßpolypen. Unter normalen Verhältnissen sitzt in jedem solchen Internodium nur eine Genitaltraube, doch sollen auch gelegentlich Verdoppelungen vorkommen. Wie schon oben näher ausgeführt, nehmen die Trauben distalwärts an Größe und Alter regelmäßig zu.

Dem gegenüber weist die Genitaltraube von *Physalia* folgende Abweichungen auf. Zunächst besitzt sie keine gemeinsame centrale Achse, sondern der ursprünglich einfache Stamm teilt sich schon früh dichotom in eine ganze Anzahl von Ästen. Die letzten dieser dichotomen Verzweigungen entsprechen dann den Seitenzweigen von *Rhizophysa* (Textfig. 3). Sie unterscheiden sich von ihnen dadurch, daß sie zwei Genitaltaster besitzen. Der eine davon bildet die Spitze des Zweiges, der zweite entspringt unterhalb, mitten zwischen den Gonophoren. Die Stellung der Meduse entspricht der bei *Rhizophysa*. Sie steht dicht unterhalb des distalen Genitaltasters, zwischen beiden liegen aber noch ein bis zwei Gonophoren. Deren Zahl ist hier beträchtlich größer als bei *Rhizophysa*. Sie läßt sich nicht genau angeben, da die Gonophoren auch auf den größeren Zweigen stehen, nur nicht auf dem obersten kurzen gemeinsamen Stammstück. Ihre Exumbrella trägt keine Nesselkapseln wie bei *Rhizophysa*, sonst gleichen sie sich bei beiden Formen, auch die Geschlechtsunterschiede sind dieselben. Als besonderes Organ besitzt *Physalia* noch die Gallertpolypoide, von denen gewöhnlich je einer ziemlich weit proximal zwischen den Gonophoren sitzt. Sie finden sich aber auch ab und an auf den größeren Ästen zerstreut.

Die Genitaltrauben von *Physalia* entspringen nicht direkt aus dem Stamm der Kolonie, sondern je aus der Basis eines großen Tasters, der mit einem Freßpolypen und einem Fangfaden mit Taster zusammen eine Gruppe bildet. Die Reihenfolge der einzelnen Trauben festzustellen wird dadurch erschwert, daß nicht wie bei *Rhizophysa* die neugebildeten Anlagen in gesetzmäßiger Reihenfolge distalwärts

auseinanderrücken. Bei *Physalia* hat die ganze Knospung durchgreifende Veränderungen erfahren, wohl im Zusammenhange damit, daß der ganze Stamm sehr stark verkürzt und auf die Ventralseite der Luftflasche zurückgezogen ist. Die ganz junge Larve zeigt gegenüber dem apicalen Pole der Luftflasche am Ende des kurzen Stammes einen primären Freßpolypen mit einem Taster. Wenn im Laufe der Entwicklung die Pneumatophore sich ausdehnt, aus der

vertikalen in die horizontale Lage übergeht und der Stamm ganz auf ihre Ventralfäche zu liegen kommt, so steht dieser Polyp an ihrer einen scharfen Spitze gerade dem Luftporus gegenüber. In der Umgebung dieses Polypen entsteht später noch eine geringe Anzahl sekundärer Polypen, diese ganze Partie bleibt aber steril und bildet eine gesonderte Gruppe. Die Hauptentwicklung geht aus etwa von der Mitte der Ventralseite der Luftflasche. Dort bildet sich schon früh ein sehr großer Fangfaden mit einem basalen Taster aus. Nach beiden Seiten von ihm



Textfig. 3.

entstehen nun Gruppen von Anhängen, zusammengesetzt aus Freßpolyp, Fangfaden mit Taster und Genitaltraube. Es bilden sich immer nur eine geringe Zahl von Genitalanlagen, höchstens zehn bis zwölf an meinen Exemplaren, die dafür durch fortgesetzte Verzweigung einen sehr bedeutenden Umfang erreichen. Nach welchen Gesetzen die Anlage dieser Traube erfolgt, habe ich nicht feststellen können; sie stehen anscheinend regellos durcheinander, kleinere

mit weiter entwickelten wechselnd. Bald verliert man die Übersicht vollkommen, denn schon frühzeitig wird es durch die Bildung einer Unzahl tertiärer Polypen und Fangfaden unmöglich gemacht noch eine Gesetzmäßigkeit zu erkennen. Konstant ist nur, was auch HAECKEL als systematisches Merkmal verwertet hat, daß die Genitaltrauben bei *Physalia* nicht isoliert am Stämme entspringen, sondern mit den andern Anhängen zu Gruppen vereinigt sind.

Versuchen wir die Frage nach dem morphologischen Werte der Genitaltraube im Verbande des Organismus einer *Rhizophysalia* zu beantworten, so bringt uns das einigermaßen in Verlegenheit, wie mir scheint. Bei den übrigen Siphonophorengruppen läßt sich die Ausbildung der Geschlechtsanlagen in eine gewisse Reihe einordnen. Im einfachsten Falle finden wir die Bildung der Geschlechtsanlagen besonderen Blastostylen zugewiesen. Sie stellen reduzierte Polypen dar, die nur selten noch eine Mundöffnung besitzen (*Velella*), meist blind geschlossen sind. Von solchen Formen, bei denen einfach aus der Wand des proximalen Abschnitts dieses Blastostyls die Geschlechtsknospen ihren Ursprung nehmen, schreiten wir fort zu komplizierteren Bildungen, bei denen aus dem Stielabschnitt des zum Genitaltaster reduzierten Polypen eine ganze Traube von Geschlechtsmedusoiden hervorsproßt. Diese ganze Anlage würde dann homolog sein einer erweiterten und verzweigten Proliferationszone des Blastostyls. Bei vielen Physophoriden geht die Rückbildung noch weiter. Das ganze Blastostyl wird reduziert zu einer »Urknospe«, von der sich die einzelnen Gonophoren abschnüren. Es treten dabei häufig auch verästelte traubenartige Bildungen auf, deren einzelnen Zweigen die Gonophoren ansitzen. Vielfach ist die Anlage von vornherein in eine männliche und weibliche Hälfte gesondert. Bei Beginn der Entwicklung teilt sich dann die halbkugelige Knospe in zwei Lappen, so daß man auf den Gedanken kommen könnte, zwei an der Basis verschmolzene Blastostyle vor sich zu haben, ähnlich wie ja auch häufig Taster und Tentakel oder Polyp und Fangfaden sich erst sekundär aus einer gemeinsamen Knospenanlage differenzieren.

Noch weit verwickelter werden die Verhältnisse nun aber in unserm Falle. Wir haben wieder eine gemeinsame Knospenanlage (den Ausdruck »Urknospe« vermeide ich, da er von CHUN im andern Sinne festgelegt ist). Aus ihr geht ein traubenförmiges mehr oder weniger verzweigtes Gebilde hervor, das man zunächst den Blastostylverzweigungen bei *Physophora* beispielsweise homolog setzen könnte. Bei den andern Formen dokumentiert sich diese Anlage

aber immerhin als erweitertes Blastostyl dadurch, daß sie nur Gonophoren und am Ende einen einzigen Genitaltaster, den Rest des polypoiden Individuums trägt. Hier dagegen stellen die Endzweige dieses Gebildes selbst wieder vollkommene Blastostyle dar. Wir haben einen mundlosen Polypen, der bei *Physalia* sogar noch die charakteristischen Entodermzotten erkennen läßt und in einzelne Abschnitte gegliedert ist, die mit denen der Freßpolypen übereinstimmen. Aus seiner Wand sprossen zahlreiche Gonophoren ganz in der üblichen Weise. Ich möchte die alte Frage nach der Ableitung des Siphonophorenorganismus hier nicht wieder aufrollen, nur darauf hinweisen, daß wohl kaum an einer andern Stelle die Grenze zwischen Individuum und Organ so völlig verwischt ist, als hier. Die ganze Traube läßt sich nicht als eine Summe von Einzelblastostylen auffassen, denn bei *Physalia* sitzen Gonophoren auch an den größeren Ästen, was auf eine einheitliche Entstehung hinweist. Wir hätten dann also eine vielfache Wiederholung des sonst einfachen Genitaltasters. Außerdem hat *Rhizophysa* einen, *Physalia* zwei Taster, die man doch wohl als gleichwertig ansehen muß, also wieder eine Verdoppelung. Dazu kommen noch die Gallertpolypoide und die rätselhafte Meduse, Bildungen, wie wir sie sonst an keinem Blastostyl zu finden gewohnt sind. Die Genitaltrauben der Rhizophysalien stellen, glaube ich, das Höchste an Komplikation dar, was der so polymorphe Organismus einer Siphonophorenkolonie hervorgebracht hat. Er beweist besser als alle andern Gründe die abweichende Stellung, welche diese hoch entwickelte Gruppe in der Physophorenreihe einnimmt.

Damit wäre ich am Schlusse meiner Ausführungen angelangt. Es ist mir gelungen, die Keimzellen der Rhizophysalien von ihrem ersten Auftreten an zu verfolgen und dadurch vor allem die Frage nach der Entstehung der weiblichen Anlagen befriedigend zu beantworten. Beiläufig bemerkt stimmt das Verhalten der Keimzellen auch in diesem Falle mit der WEISMANNSchen Theorie der Keimstättenverschiebung gut überein. Die Gonophoren sind zu sessilen Gemmen reduziert, dementsprechend ist die Differenzierung der Keimzellen weit zurückverlegt in das Entoderm des Blastostyls.

Leider ist es mir nur zum Teil geglückt die Aufgabe zu lösen, die ich mir gestellt und an Stelle des alten Problems sind nur eine Reihe von neuen Fragen getreten, auf die ich keine Antwort zu geben vermag. Doch hoffe ich wenigstens einen Schritt weiter getan zu haben auf dem Wege, der uns endlich auch zum vollen

Verständnis des Aufbaues dieser hochstehenden und eigenartigen Siphonophorengruppe führen muß. Es bleibt mir nur noch übrig, denjenigen meinen Dank auszusprechen, die mich im Verlaufe dieser Untersuchung mit Rat und Tat unterstützt haben, in erster Linie Herrn Geheimrat CHUN, der mir sein reiches Material freundlichst zur Verfügung stellte, außerdem aber auch den Herren Professoren ZUR STRASSEN und WOLTERECK, denen ich vielfache Hilfe und Anregung verdanke.

### Zusammenfassung.

Die Genitalanlagen der Rhizophysalien sind eines der wichtigsten Merkmale dieser Gruppe, da sie unter sich im Prinzip gleichartig gebaut sind und von den Geschlechtsanlagen der übrigen Siphonophoren typisch abweichen. Im ausgebildeten Zustand stellen sie große traubenförmige Gebilde dar, bestehend aus Stamm und Seitenzweigen. Diese letzteren setzen sich zusammen aus Genitaltaster, Meduse und Gonophoren, eventuell noch Gallertpolypoid. Bei *Rhizophysa* folgen die einzelnen Trauben in regelmäßigen Abständen am Stamme aufeinander, distal an Größe zunehmend, weil hervorgegangen aus einer an der Ventralseite der Pneumatophore gelegenen Knospungszone.

Die histologische Untersuchung zeigt bei *Rhizophysa* die Keimzellen schon im frühesten Stadium als interstitielle Zellen des Entoderms differenziert. Sie lassen sich verfolgen bis zum Einrücken in die Gonophoren, der Genitaltaster und die Meduse bleiben frei davon. Durch Abspaltung in toto vom Entoderm rücken sie in den ectodermalen Überzug des Manubriums ein. Bei *Physalia* verläuft der Prozeß im Prinzip gleich, die Keimzellen wandern aber hier aktiv in die Tiefe des Entoderms und von da in den Glockenkern ein.

Später differenzieren sich die beiden Geschlechter. Beim Weibchen entsteht eine einfache Lage von Ureizellen, beim Männchen eine dicke Hodenanlage. Deren Zellen werden durch einen Einschmelzungsprozeß in der Reifung zurückgehalten. Die Keimzellen beider Geschlechter sind auch auf dem ältesten Stadium noch weit von der Reife entfernt.

Die medusoiden Schichten der Gonophoren sind bei *Physalia* besser ausgebildet als bei *Rhizophysa*. In beiden Fällen entstehen nur zwei Radiärkanäle. Das Entoderm des Manubriums bildet, vielleicht durch Verschmelzung, vielkernige Riesenzellen.

Zur Erklärung der weiteren Entwicklung hat die Annahme am

meisten für sich, daß die einzelnen Seitenzweige isoliert in die Tiefsee sinken und dort die Geschlechtsanlagen zur Reife bringen.

Die Meduse stellt ein hoch differenziertes Gebilde dar, mit einem Muskelstiel (bei *Physalia* und der Tiefsee-*Rhizophysa*), kompliziert gebautem Entoderm des Stielkanals, Klappenvorrichtungen und Körneranhäufungen im subumbrellaren Ectoderm. Ihre Funktion ist unbekannt.

*Rhizophysa* und *Physalia* unterscheiden sich wesentlich dadurch, daß *Rhizophysa* einen unverästelten Stamm der Genitaltraube, weniger Gonophoren und nur einen Genitaltaster hat, *Physalia* dagegen einen dichotom gegabelten Stamm, Gonophoren auch an den größeren Ästen, zwei Genitaltaster und ein Gallertpolypoid.

Die Genitaltrauben von *Rhizophysa* entspringen direkt aus dem Stamm in den Internodien, distal regelmäßig an Größe und Alter zunehmend, bei *Physalia* zusammen mit Freßpolyp und Fangfaden ohne nachweisbare Gesetzmäßigkeit.

Eine Rückführung der Genitalanlagen der Rhizophysalien auf die andrer Siphonophoren ist einstweilen nicht möglich.

Leipzig, im August 1906.

### Literaturverzeichnis.

- CHUN, Über die postembryonale Entwicklung von *Physalia*. Zool. Anz. X. 1887. S. 557.
- Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Leipzig 1897.
- LEUCKART, Über den Bau der Physalien und der Röhrenquallen im allgemeinen. Diese Zeitschr. III. 1851.
- HAECKEL, Challenger reports. Siphonophorae. (S. dort auch die ältere Literatur über *Physalia*.)
- HUXLEY, The oceanic Hydrozoa. 1859.
- On the anatomy of *Physalia*. Proc. Linn. Soc. Lond. II. 1855. p. 3—5.
- Über die Sexualorgane der Diphyiden und Physophoriden. MÜLLERS Arch. f. Anat. Phys. 1851. S. 380.
- SEITARO GOTO, Entwicklung der Gonophoren von *Physalia maxima*. Journ. of Coll. of Science. Imp. Univ. Japan. X. 2. 1897.
- STUDER, Über Siphonophoren des tiefen Wassers. Diese Zeitschr. XXXI. 1.
- THALLWITZ, Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Inaug.-Diss. Freiburg i. B. 1885.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel IX—XI.

Alle Figuren sind mit dem ABBESCHEN Zeichenapparat entworfen nach mit HEIDENHAIN gefärbten Schnitten. Durchgängig gelten die Bezeichnungen: *ekt*, Ectoderm; *ent*, Entoderm; *st*, Stützlamelle.

Fig. 1—9. *Rhizophysa*.

Fig. 1. Schnitt durch den Bereich der Knospungszone, in dem die ersten Anlagen der Genitaltraube auftreten. Das Bild zeigt einen Längsschnitt durch einen jungen Freßpolypen mit Knospe des Fangfadens und daneben die Knospe der Genitaltraube. In der letzteren sieht man die interstitiellen Zellen, die in der gleichalten Fangfadenknospe fehlen. LEITZ III, 3. *P*, Freßpolyp; *T*, Fangfaden; *G*, Genitalknospe; *k*, interstitielle Zellen.

Fig. 2. Ein Teil der Genitalknospe von Fig. 1 stärker vergrößert. Zeigt die nesterförmige Anordnung der interstitiellen Zellen und die histologischen Unterschiede im Verhalten der Kerne des Ecto- und Entoderms. LEITZ III, 1/12 Imm. *k*, interstitielle Zellen.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Anlage eines Seitenzweiges der Genitaltraube. Ectoderm mit zahlreichen Drüsenzellen (*d*). Die interstitiellen Zellen überall unter der Stützlamelle, nur an der Spitze fehlend. Aus dieser Stelle gehen später Genitaltaster und Meduse hervor. LEITZ III, 6.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Anlage der Meduse und eines Gonophors. Meduse mit wohl ausgebildeter Glockenhöhle und medusoiden Schichten (nicht genau in der Medianebene getroffen). Das Entoderm überall einschichtig. Gonophor im Beginn der Glockenkernbildung. Glockenkern mit schmaler spaltförmiger Höhle, scharf vom Ectoderm abgesetzt, dagegen unscharf gegen die interstitiellen Zellen. LEITZ III, 3 × 2. *Med*, Meduse; *Gon*, Gonophor.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Anlage des Genitaltasters und ein Gonophor. Die interstitiellen Zellen hören an der Basis des Tasters scharf abgeschnitten auf, im Taster nur einschichtiges typisches Entoderm. Das Gonophor dagegen prall von interstitiellen Zellen erfüllt. Im Ectoderm des Tasters große Nesselkapseln und Drüsenzellen. LEITZ III, 3 × 2. *T*, Genitaltaster; *Gon*, Gonophor; *d*, Drüsenzellen; *k*, interstitielle Zellen; *nz*, Nesselkapseln.

Fig. 6. Längsschnitt durch ein Gonophor nach Einwanderung der Keimzellen in den Glockenkern. LEITZ III, 6. *ent.lam*, Entodermlamelle; *ep*, epithiale Zellen des Glockenkerns; *k*, Keimzellen; *nz*, Nesselkapsel; *d*, Drüsenzellen des Ectoderms; *Rk*, Radiärkanal.

Fig. 7. Querschnitt durch ein männliches Gonophor mittleren Stadiums. Zeigt die zwei Radiärkanäle mit umgebenden Teilen der Entodermlamelle. LEITZ III, 3 × 2. *ent.lam*, Entodermlamelle; *Rk*, Radiärkanal.

Fig. 8. Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Die medusoiden Schichten sind gänzlich verwischt. LEITZ III, 3 × 2.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein weibliches Gonophor des ältesten bei *Rhizophysa* gefundenen Stadiums (das Präparat war mangelhaft erhalten). Sehr große Entodermzellen. Hohes Ectoderm an der Spitze der Knospe. LEITZ III, 3. *k*, einschichtige Lage von Keimzellen.

Fig. 10—29. *Physalia*.

Fig. 10. Längsschnitt durch ein junges Gonophor nach eben vollendeter Glockenkerneinstülpung. Zeigt die Keimzellen bei der Einwanderung in das Ectoderm des Glockenkerns. Das äußere Ectoderm ist teilweise zerstört. LEITZ III, 6. *k*, Keimzellen; *k'*, in den Glockenkern eingedrungene Keimzellen.

Fig. 11. Längsschnitt durch ein etwas älteres Stadium. Der Glockenkern hat sich weiter differenziert. Im Ectoderm des Manubriums, das eben in der Herausbildung begriffen ist, die Keimzellen, zwischen ihnen kleinere Glockenkernzellen. Im Entoderm des Manubriums Hohlräume, herrührend von der Auswanderung der Keimzellen. LEITZ III, 6. *ekt'*, subumbrellaes Ectoderm; *ep*, epitheliale Zellen im Ectodermüberzug des Manubriums; *ent.lam*, Entodermlamelle; *H*, Hohlräume im Entoderm des Manubriums.

Fig. 12. Eine Partie des Glockenkerns von Fig. 11 stärker vergrößert. Zeigt das Gerüstwerk der epithelialen Zellen des Glockenkerns mit den darin eingelagerten Keimzellen. LEITZ III, 1/12. Imm.

Fig. 13. Junges weibliches Gonophor im Längsschnitt. Zeigt alle medusoiden Schichten, einschichtiges Keimzellenlager im Ectoderm des Manubriums und mehrschichtiges Entoderm des Manubriums. LEITZ III, 6.

## Fig. 14. Längsschnitt und

Fig. 15. Querschnitt durch ein junges männliches Gonophor. Kappenförmiger Glockenkern mit mehrschichtigem Keimepithel. Reduzierte medusoiden Schichten mit zwei Radiärkanälen. LEITZ III, 3. *Man*, Manubrium; *Rk*, Radiärkanal.

Fig. 16. Älteres männliches Gonophor. Entoderm mit Riesenzellenbildung. LEITZ III, 3. *rz*, Riesenzellen des Entoderms.

Fig. 17. Ein Stück aus dem ältesten Stadium der männlichen Gonophoren. Die Keimzellen sind ziemlich verkleinert, sehr zahlreich. Das Entoderm zeigt reduzierte im Untergang begriffene Kerne der Riesenzellen. LEITZ III, 3.

## Fig. 18—24 Keimzellenkerne in verschiedenen Stadien. LEITZ III, 1/12. Imm.

Fig. 18. Aus dem Glockenkern, kurz nach der Einwanderung. Feines Chromatinnetz, runde Nucleolen.

Fig. 19. Das Kerngerüst deutlicher, die Nucleolen in Fortsätze ausgezogen.

Fig. 20. Dichterwerden des Chromatinnetzes, Zerfall der Nucleolen. Stadium der Fig. 16. *a*, Kerne aus der Randpartie; *b*, aus der innersten Schicht, kleiner, mit dichterem Chromatin.

Fig. 21. Stadium der Fig. 17. Scheinbares Synapsisstadium aus der innersten Schicht des Gonophors.

Fig. 22. Kerne aus den äußeren Lagen von Fig. 17. Noch relativ feines Chromatinnetz, trotzdem schon halbmondförmige Anlagerung intensiv gefärbter Körnermassen an die Kernmembran.

Fig. 23. Degenerierende, als Nährzellen verbrauchte Keimzellen aus den mittleren Stadien der Entwicklung eines männlichen Gonophors.

Fig. 24. Verschiedene Stadien der Caryokinese: 1, ruhender Kern. 2, Fädenbildung. 3, Zerschnürung der Fäden, deutlichere Körnung. 4, Verdoppelung der Körnerreihen, Verkürzung der Chromosomen. 5, Chromosome in der Spindel, zu kurzen Stäbchen zusammengezogen.

Fig. 25. Eizellen aus dem ältesten weiblichen Gonophor. Schleifenförmiges Kerngerüst, deutliche runde Nucleoli.

Fig. 26. Ältestes weibliches Gonophor von *Physalia*. Keimzellen zu ein-

zernen Haufen auseinander gezogen. Riesenzellen des Entoderms. An der Spitze des Ectoderms eine Kappe von plasmareicheren Zellen. LEITZ III, 3.

Fig. 27. Ein Teil von Fig. 26 stärker vergrößert, um besonders die mehrkernigen Riesenzellen des Entoderms, sowie die verschiedenen medusoiden Schichten zu zeigen. LEITZ III, 6. *ekt'*, subumbrellaes Ectoderm; *ent.lam*, Entodermlamelle; *k*, Keimzellen; *Rz*, Riesenzellen des Entoderms; *rk*, Kerne der Riesenzellen; *v*, Vacuolen.

Fig. 28. Querschnitt durch den Muskelstiel der Meduse von *Physalia* im ausgestreckten Zustande. LEITZ III, 3.

Fig. 29. Querschnitt durch denselben während der Contraction. LEITZ III, 3. *M*, Muskelstiel; *m*, Muskellamelle; *l*, ectodermale Längsmuskeln im übrigen Teile des Stieles; *st'*, Stützlamelle des Muskelstiels.

Fig. 30 u. 31. Querschnitte durch den Muskelstiel der Meduse bei der Tiefenform von *Rhizophysa*. LEITZ III, 3. *d*, Drüsenzellen des Entoderms.

Fig. 32. Teil eines Längsschnittes durch das subumbrella Ectoderm der Meduse der Tiefsee-*Rhizophysa*. LEITZ III, 1/12. Imm. *D*, Drüsenzellen, bei *a* am Secret festgeklebte Detrituskörnchen; *x*, eckige Granulationen an der Basis der Ectodermzellen.

Fig. 33. Drüsenzotte aus dem Entoderm an der Basis des Genitaltasters der Tiefsee-*Rhizophysa*. LEITZ III, 3  $\times$  2. *d*, Drüsenzellen; *ak*, Kerne der Drüsenzellen, die amitotische Zerschnürung zeigen.

Fig. 34. Drüsenzelle aus dem Ectoderm des Genitaltasters von *Rhizophysa*. LEITZ III, 1/12. Imm.

Fig. 35. Längsschnitt durch Genitaltaster und Meduse der Tiefenform von *Rhizophysa*. LEITZ III, 3. *T*, Genitaltaster; *Med*, Meduse; *M*, Muskelstiel; *m*, Muskeln längs getroffen; *st'*, verbreiterte Stützlamelle des Muskelstiels; *kl*, Klappe am Übergang in den Stamm; *ent'*, hohes Entoderm des Stielkanals; *d*, Drüsenzellen darin; *ent''*, flaches Entoderm des Muskelstiels; *Rk*, Ringkanal; *nz*, Nesselzellen im Ectoderm des Tasters; *Z*, drüsige Zotte im basalen Entoderm des Tasters.

Fig. 36. Meduse von *Physalia* im Längsschnitt, mittleres Entwicklungsstadium. LEITZ III, 3. *kl'*, Klappenvorrichtung zwischen Stiel und Schirmteil. Andre Bezeichnungen wie Fig. 35.



