

ZEITSCHRIFT
FÜR
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON
CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON
ERNST EHLERS
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTACHTER BAND
MIT 217 FIGUREN IM TEXT UND 18 TAFELN



LEIPZIG UND BERLIN
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1914

Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren.

Von

Ludwig Lochmann

aus Cöthen.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 5 Figuren im Text und Tafel VII.

Inhalt.

	Seite
Biologische Beobachtungen	259
Methoden der Züchtung und Untersuchung	261
Zur Entwicklung der Diphyiden	262
I. <i>Galeolaria aurantiaca</i> Vogt	262
Historisches	262
Entwicklung bis zur Ausbildung der ersten Schwimmglocke	262
Das larvale Primärglockenstadium	265
Das larvale Zweiglockenstadium	268
Das Einglockenstadium	269
Zeitdauer der Entwicklung	270
II. <i>Diphyes Sieboldii</i> Köllik.	271
Historisches	271
Das larvale Zweiglockenstadium	272
Trennung der beiden Glocken	276
Das Einglockenstadium	278
III. <i>Abyla pentagona</i> Eschsch.	279
Historisches	279
Das Einglockenstadium	280
Zusammenfassung. Der Entwicklungstyp der Calycephoriden	283
Die Bedeutung der Primärglocke	284

Angeregt zu nachfolgenden Untersuchungen wurde ich durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. CHUX. Es sei mir gestattet, ihm an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen für seine wertvollen Anregungen und Ratschläge. Desgleichen danke ich Herrn

Prof. Dr. WOLTERECK und Herrn Privatdozent Dr. STECHE für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse.

Das Material zu dieser Arbeit wurde von mir während eines dreimonatlichen Aufenthaltes, März bis Mai des Jahres 1912, an der russischen zoologischen Station zu Villafranca gesammelt. Dem Leiter der Station, Herrn Prof. Dr. VON DAVIDOFF, danke ich für die Unterstützung, die er mir zur Beschaffung des Materials gewährte.

Biologische Beobachtungen.

Im Anfang meines Aufenthaltes war das Vorkommen der Siphonophoren, speziell das der Calycophoriden, mit denen ich mich hauptsächlich beschäftigte, sehr dürftig. Es besserte sich erst einigermaßen Anfang Mai, um dann gegen Ende des Monats wieder abzuflauen.

Während dieser Zeit hatte ich Gelegenheit, auch einige Einzelheiten über Vorkommen und Auftreten der Siphonophoren zu beobachten. Für *Diphyes* konnte man das Auftreten einigermaßen sicher voraussagen je nach Temperatur und Bewegtheit des Meeres. War das Meer bei feuchtem, kaltem Wetter einige Zeit unruhig, so konnte man sofort bei Eintreten von einigermaßen besserem Wetter mit Bestimmtheit auf das Vorkommen von *Diphyes* in größerer Zahl rechnen. Diphyiden und die dazugehörigen Eudoxien fanden sich dann in der Regel 8—10 Tage, darauf wurden die Tiere seltener. Am ergebnisreichsten war der Fang in den späten Nachmittagstunden in einer Tiefe von ungefähr 20 m.

Verschieden davon ist das Auftreten der großen *Galeolaria auran-tiaca*. Diese Siphonophore scheint sich vorwiegend in der Tiefe aufzuhalten und bei beinahe erlangter Geschlechtsreife zur Oberfläche emporzusteigen, wo dann die Geschlechtsprodukte vollkommen reifen, und sich die Befruchtung vollzieht.

Ich schließe dies daraus, daß *Galeolaria*, wie ich aus meinen eigenen Beobachtungen und für andre Jahre aus den mit Sorgfalt geführten Tabellen der Station zu Villafranca über das Vorkommen größerer pelagischer Tiere entnahm, sehr selten vereinzelt gefangen wurde. Während meines Aufenthaltes ereignete sich dies nur einmal, und da war es ein kleineres noch nicht geschlechtsreifes Exemplar. Dagegen traten sie zuzeiten, meist bei sonnigem, ruhigem Wetter, in so großer Anzahl auf, daß man sie zu Dutzenden an der Oberfläche sehen konnte. Alle diese Exemplare waren durchweg fast geschlechtsreif.

Galeolaria ist bekanntlich eine Diphyide, bei der sich die Stammgruppen nicht als Eudoxien vom Stamme lösen, um selbständig eine

Reihe von Gonophoren hervorzubringen. Die Gonophoren, von denen jede Stammgruppe nur eine einzige erzeugt, verbleiben hier am Stamm. Dadurch erhält dieser eine ziemlich beträchtliche Länge. Ich beobachtete Exemplare von $1-1\frac{1}{2}$ Meter Stammeslänge. Die lokomotorische Kraft wird durch die beiden Schwimmglocken geliefert, unterstützt werden diese durch die Genitalschwimmglocken der zahlreichen Anhangsgruppen. Man kann jedoch auch bei *Galeolaria* einen der Eudoxienbildung ähnlichen Vorgang beobachten, der einer allzu großen Verlängerung des Stammes entgegenwirkt.

Die Stammgruppen der stets monöischen Kolonie, die aus Deckstück, Freßpolyp, Fangfaden und Geschlechtsglocke bestehen, lösen sich kurz vor der vollständigen Reifung der Geschlechtsprodukte vom Stamme los und schwimmen durch lebhaft kontraktionsbewegungen der Gonophore selbständig weiter. Derartige abgelöste Stammgruppen finden sich häufig im Plankton. Den Prozeß selbst konnte ich genau an Exemplaren beobachten, die ich, um von ihnen zur Züchtung reife Eier und Hoden zu erhalten, in großen Glasbehältern hielt. Die Stammgruppe ist nach dem Loslösen mindestens solange lebensfähig, bis die vollständige Reife der Geschlechtsprodukte eingetreten ist, was nach meinen Beobachtungen 8—14 Stunden beansprucht. Während dieser Zeit schwimmt die Stammgruppe mit ausgestrecktem Fangfaden und auch Nahrung aufnehmend lebhaft umher. Nach vollständiger Reife der Geschlechtsprodukte, die man äußerlich bei den weiblichen Gruppen an der größeren Durchsichtigkeit der Eier, bei den männlichen an der lebhaft orangeroten Färbung der Hoden erkennt, löst sich die Gonophore von der Stammgruppe los und schwimmt allein weiter. Die übrigen Teile sinken und sterben allmählich ab. Der Austritt der Eier und Hoden aus der Gonophore erfolgt in der von CHUX für *Eudoxia Eschscholtzii* angegebenen Weise, indem an den Eiern in regelmäßigen Intervallen Pumpbewegungen von einem Teil der Eioberfläche ausgeführt werden, durch welche schließlich die umgebende dünne Ectodermhülle gesprengt und dem Ei Austritt und Befruchtung ermöglicht wird.

Dieses Verhalten bei *Galeolaria* dient wie die Eudoxienbildung zur Verkürzung des Stammes und damit zur Entlastung der Schwimmglocken. Jedoch ist es, wenn sich auch eine gewisse Ähnlichkeit nicht verkennen läßt, doch verschieden von der Eudoxienbildung. Im Gegensatz zu dem einfacheren Vorgange bei *Galeolaria* erfährt dort nach der Ablösung das Deckstück eine Reihe von Gestaltsveränderungen, es besitzt außerdem einen wohlausgebildeten Ölbehälter, die

Geschlechtsprodukte bilden sich erst nach der Ablösung der Eudoxie aus, und die Eudoxie bringt nacheinander eine ganze Reihe von Gonophoren hervor.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Galeolaria* finden sich bei andern nicht eudoxienbildenden Diphyiden, z. B. bei *Praya*.

Methoden der Züchtung und Untersuchung.

Während meines Aufenthaltes in Villafranca beabsichtigte ich, eine ganze Anzahl von Diphyesarten mittels künstlicher Befruchtung zu züchten. Leider war mir dies infolge Materialmangels nicht möglich. Züchtungen gelangen mir nur bei zwei Siphonophoren, bei *Galeolaria aurantiaca* und bei der Physophoride *Halistemma tergestinum*. Im Plankton fand ich eine Reihe von Entwicklungsstadien von *Diphyes Sieboldii* und von *Abyla pentagona*. Bei einem Züchtungsversuch bei *Forscalia Edwardsii* entwickelten sich die Larven nicht über das Planulastadium hinaus.

Die Züchtungen wurden in großen, flachen Glasbehältern vorgenommen. Die Durchlüftung, ein sehr wesentlicher Faktor für die normale Entwicklung der Larven, geschah durch Meeresalgen, *Ulva* oder *Enteromorpha*. Ernährt wurden die jungen Siphonophoren durch Seeigellarven, die ich mir durch die bei diesen Tieren ja sehr leichte künstliche Befruchtung verschaffte. Da bei andern Siphonophoren, bei *Praya maxima*, *Agalma rubrum*, *Forscalia Edwardsii* und bei *Galeolaria* die künstliche Befruchtung nach der bekannten Art der künstlichen Befruchtung bei Seeigeln, das Zusammen tun von künstlich aus den Gonophoren befreiten Eiern und etwas Spermaflüssigkeit, nie Erfolg gehabt hatte, brachte ich jetzt reife männliche und weibliche Gonophoren, die sich von den Stammgruppen abgelöst hatten, zusammen. Die Eier und Hoden entleerten sich normalerweise aus den Gonophoren und befruchteten sich.

Zur Konservierung verwandte ich für die Larvenstadien die FLEMINGSCHE Mischung, für erwachsene Diphyiden FLEMINGSCHE Lösung, Formol oder eine Mischung aus 12 Teilen konzentrierter Sublimatlösung, 2 Teilen Eisessig und Formol und 12 Teilen Meerwasser. Letztere empfiehlt sich besonders, da sie ohne große Schrumpfung und Kontraktionserscheinungen und ohne die bei Verwendung des FLEMINGSCHEM Gemisches so lästige Brüchigkeit und Schwärzung der einzelnen Stammesteile die Verwendbarkeit des Objektes auch zu histologischen Zwecken gestattet. Zur Färbung der Schnitte verwandte ich das HEIDENHAINSCHE Gemisch mit einer Nachfärbung mit Orange-G. Bei

Totalpräparaten wurden die Entwicklungsstadien 3—5 Minuten mit einer Mischung von Formol und Seewasser, 1:25, fixiert und mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin gefärbt.

Zur Entwicklung der Diphyiden.

I. *Galeolaria aurantiaca* Vogt.

Historisches.

Die erste Notiz über Entwicklungsstadien von *Galeolaria aurantiaca* findet sich bei C. VOGT (1854). Die von ihm als Larven von *Galeolaire orangée* beschriebenen und abgebildeten Siphonophoren sind jedoch überhaupt keine Larven, sondern junge Eudoxien; von welcher Art läßt sich aus den Abbildungen nicht mit Sicherheit erkennen.

METSCHNIKOFF, dem Altmeister der Ontogenie der Siphonophoren, gelang es zuerst, *Galeolaria aurantiaca* zu züchten. Er beschreibt sie in seinen Studien über Entwicklung von Medusen und Siphonophoren als *Epibulia aurantiaca*. METSCHNIKOFFS Beobachtungen sind hier, wie er selbst bemerkt, etwas lückenhaft und endigen auf einem Stadium, welches wichtige Fragen unbeantwortet läßt. So ist sich z. B. METSCHNIKOFF über die Art der Entwicklung der erstgebildeten Schwimmglocke und über ihre morphologische Stellung zur erwachsenen Kolonie im unklaren.

Entwicklung bis zur Ausbildung der ersten Schwimmglocke. -

Diese folgenden Bemerkungen über die Entwicklung von *Galeolaria* bis zur Ausbildung der primären Schwimmglocke sollen zunächst eine Ergänzung zu METSCHNIKOFFS bis zu diesem Punkte reichenden Beobachtungen bilden, und dann auch ein Bild der typischen Entwicklung der Calycophoriden bis zu diesem Stadium geben.

Das befruchtete Ei teilt sich durch totale, in den übrigen Gesetzen sonst unbestimmbare Furchungen bis zum sogenannten Morulastadium. Die kugelige Form der Larve wird länglich, die Oberfläche glättet sich und überzieht sich mit einem feinen mit Wimpern versehenen Ectoderm und wird so zur typischen, im Innern aus großen saftreichen Dotterzellen bestehenden Planula. Man unterscheidet an der länglichen, eiförmigen Planula zwei Teile. Der breitere Teil ist bei den kreisenden Bewegungen der Larve stets nach oben gerichtet. Am unteren spitzeren Teil tritt bald ein gelblichrotes Pigment auf; dieser wird später zum Primärpolypen, ist also der orale Pol.

An diesem oralen Pol bildet sich nun eine starke Ectodermverdickung aus, die sich von dort auf die eine Seite der Planula zieht,

die man wegen der dort stattfindenden Organbildung als Ventralseite bezeichnet. Hier beginnen nun die großen inneren Saftzellen, das primäre Entoderm, sich zum sekundären umzuwandeln. Die Bildung des definitiven Entoderms bleibt zunächst auf die Ventralseite beschränkt, und erst allmählich zieht sich dies zum Oralpol hinab. Die genaue Beschreibung der Ectoderm- und Entodermbildung bei Siphonophoren hat WOLTERECK gegeben (1905).

Auf der Ventralseite, etwas oberhalb der Mitte, entwickelt sich vermittels eines Glockenkerns die erste Schwimmglocke (Fig. 1 A). Unterhalb der Schwimmglockenanlage entsteht aus einer aus Ectoderm und Entoderm bestehenden Verdickung die Knospe für den Fangfaden (t), zunächst ein einfaches, rundliches, später warziges Bläschen. Die Knospe der Schwimmglocke vergrößert sich schnell; eine Ausstülpung des Entoderms liefert den Ölbehälter (c.ol.), zwischen Ectoderm und Entoderm wird eine Schicht Gallerte abgelagert, und es entsteht der entodermale Glockengefäßapparat

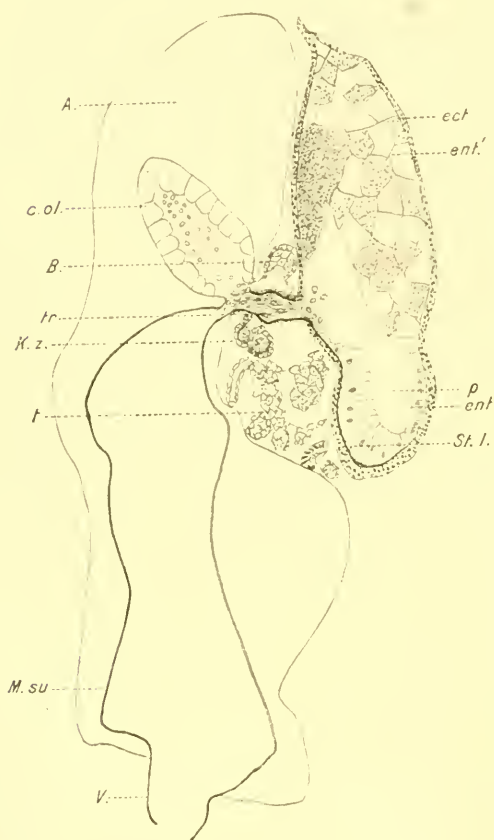
Während der nun erfolgenden Vergrößerung der Glocke verändert sich der Rest des Embryonalkörpers, der bei zunehmender Größe der Glocke als bloßer Anhang erscheint. In seinem Innern entsteht eine flimmernde Kavität, die Anlage des Cölenterons. Am Oralpol entwickelt sich das typische, aus zylinderförmigen Zellen bestehende Entoderm des Freßpolypen (Fig. 2 ent). Zwischen der Glocke und den übrigen Teilen hat sich ein Verbindungsgefäß gebildet, an dem die Knospenbildung erfolgt. Es besitzt ganz den histologischen Bau des Stammes, man kann es sogar als Anlage des Stammes bezeichnen, wenn es auch nur vergänglich und



Textfig. 1.

Bipolare Planula von *Galcolaria aurantiaca*. A. Anlage der primären larvalen Glocke; c.ol., Anlage des Ölbehälters; ga, die zwischen Ectoderm und Entoderm abgeschiedene Gallertschicht; su, Subumbrella; t, Fangfadenknospe; ect, Ectoderm; ent', primäres und ent, sekundäres definitives Entoderm; p, künftiger Magenschlauch.

larval ist. Ein Längsschnitt durch dieses Stadium gibt Abbildung 2 wieder. Das Auffallendste ist die schon ziemlich große, bei der Konservierung etwas geschrumpfte primäre Schwimmglocke (A) mit



Textfig. 2.

Längsschnitt durch eine ältere Larve von *Galcolaria aurantiaca*. A., Primärglocke; c.ol., Ölbehälter; M.su., zirkuläre subumbrellare Muskulatur und v, Velum derselben. B., Knospe der sekundären heteromorphen Glocke; tr., Verbindungsgefäß; K.z., Urknospe der Stammgruppen; t., Anlage des Fangfadens; p., Anlage des primären Magenschlauches; ect, Ectoderm; ent', primäres und ent, definitives Entoderm; St.l., Stützlamelle.

dem Ölbehälter (c.ol.) und dem Schwimmsack und seiner schon ziemlich stark ausgebildeten subumbrellaren zirkulären Muskulatur. Die die Wandungen des Ölbehälters bildenden entodermalen Zellen sind ziemlich stark. Bei fortschreitendem Wachstum werden sie dünner, bis sie schließlich bei der erwachsenen Glocke nur noch eine zarte Auskleidung des Ölbehälters bilden.

Mit der Primärglocke hängt durch das vom Proximalabschnitt des Ölbehälters abgehende Verbindungsgefäß der Rest des Embryonalkörpers zusammen. Man kann an diesem zwei verschiedene Abschnitte, die durch eine ringförmige Furche voneinander abgesetzt sind, unterscheiden. Der orale Teil (p) hat schon ganz das Aussehen des ausgebildeten Magenschlauches. Die Ectodermzellen sind verstärkt, das Entoderm besteht aus langen zylindrischen Zellen. Zwischen

Ectoderm und Entoderm ist die in der Abbildung besonders auf der ventralen Seite hervortretende Stützlamelle (St.l.) gebildet. Der obere Abschnitt des Embryonalkörpers ist noch ziemlich undifferenziert.

Er ist vollkommen von dem primären Entoderm (*ent'*), den großen wabigen Dotterzellen erfüllt.

Auf der Oberseite des Stammes liegt eine rundliche aus Ectoderm und Entoderm bestehende, noch nicht weiter differenzierte Knospe (*B*), die Anlage der zweiten Schwimmglocke. Die auf der Unterseite des Stammes, dieser ungefähr opponiert liegende Knospe (*K.z*), ist die sogenannte Urknospe (*CHUN*), die Knospungszone der Stammgruppen. An ihrem distalen Teile beginnt sich bereits eine Knospe abzusehnen. Unterhalb des Stammes an der Ventralseite des Embryonalkörpers liegen vielfach verschlungene Äste und Knospen, die Anlage des Tentakelapparates der ersten Stammgruppe (*t*).

Bei fortschreitendem Wachstum wird die primäre Schwimmglocke vollkommen ausgebildet, der Rest des Embryonalkörpers wird zur Ausbildung der primären Stammgruppe und des Stammes verwandt. Wir haben dann ein Stadium bestehend aus ausgebildeter Primärglocke, Primärstammgruppe und verschiedenen Knospen vor uns. Bis hierher erstrecken sich METSCHNIKOFFS Beobachtungen.

Das larvale Primärglockenstadium.

Bei sorgfältigster Kultur, täglichem Wasserwechsel, Durchlüftung und guter Fütterung gelang es mir, die jungen Galeolarien zu einem ziemlich weiten Entwicklungsstadium zu bringen. Ich beginne mit der Beschreibung des in Taf. VII, Fig. 1 wiedergegebenen Stadiums. Charakterisierend für dieses Stadium ist die Primärglocke mit ihrem von dem der späteren Glocken so abweichenden Habitus. Sie ist im Verhältnis zu den ausgewachsenen sekundären Glocken nicht allzu groß, ungefähr 2,7 mm im Längsdurchmesser. Sie ist mützenförmig gestaltet, von ähnlicher Form wie die von *CHUN* für *Muggiaca Koehii* und von *HAECKEL* für *Cymbonectes Huxleyi* beschriebenen Primärglocken, jedoch größer als diese. Der untere, breite Teil ist fast ganz vom Schwimmsack erfüllt, im oberen, schlankeren Abschnitt befindet sich der Ölbehälter (*c.ol*), ein am oberen Pol stärkeres, im proximalen Abschnitt nicht sehr verengtes, keulenförmiges Organ, das schräg aufwärts durch den oberen Teil der Glocke verläuft.

Vom proximalen Abschnitt des Ölbehälters verläuft ein kurzes Gefäß fast senkrecht nach unten, tritt in den Schwimmsack ein und teilt sich dann in die vier subumbrellaren Glockengefäße. Zwei seitliche streichen in dem Bogen der Wandung des Schwimmsacks nach unten. Das dorsale Gefäß geht zunächst aufwärts, bis es die oberste Kuppe des Schwimmsackes erreicht, und läuft dann auf der dorsalen

Seite der Subumbrella abwärts. Das vierte kürzeste ventrale Gefäß streicht an der entgegengesetzten Seite direkt nach unten. Im Velum (*v*) vereinigen sich die vier Gefäße zu einem Ringkanal. Auf der ventralen Seite befindet sich ein tiefes, schlitzförmiges Hydroecium (*h*).

Vom proximalen Abschnitt des Ölbehälters verläuft der schon erwähnte starke muskulöse Gefäßstrang (*tr*), den man, wenn auch ein kurzes proximales Stück später abgeworfen wird, doch als Stamm bezeichnen kann. Er mündet durch das Hydroecium nach außen. Bemerkenswert ist seine große Kontraktilität. Ich beobachtete Exemplare mit einem lang aus dem Hydroecium heraushängenden Stamm und andere, bei denen der Stamm mit allen seinen Anhängen ganz in das Hydroecium eingezogen war.

Am Anfangsteile des Stammes findet sich eine Reihe von Knospen. Auf der Oberseite liegt eine einzige kugelige Knospe (*B*), die Anlage der sekundären heteromorphen Schwimglocke. Dieser ungefähr opponiert auf der Unterseite des Stammes liegt eine aus Ectoderm und Entoderm bestehende Verdickung (*K.z*), die Urknospe der Stammgruppen. CHUN hat die lebenslängliche Persistenz dieser Urknospe für die Monophyiden und Polyphyiden mit aller Schärfe nachgewiesen. Bei allen von mir untersuchten Diphyiden, bei Jugendstadien sowohl als bei erwachsenen Exemplaren fand ich stets diese Urknospe, kann also CHUNS Beobachtungen auch für die Diphyiden bestätigen.

In neuerer Zeit sind die Knospungsvorgänge und die Entwicklung der Diphyiden Gegenstand einer Untersuchung von Dr. FANNY MOSER geworden. In ihren Arbeiten, auf die ich noch später zurückkommen werde, stellt sie die Existenz einer Urknospe in Abrede.

Hierbei muß ich kurz auf die Entstehung der Stammgruppen zu sprechen kommen. CHUN, der die Knospungsvorgänge am Stamm in seiner Monographie über die kanarischen Monophyiden (1892) eingehend beschrieben hat, hat als erster bei den Monophyiden erkannt, und später für die gesamten Calycophoriden verallgemeinert, daß die vier Konstituenten einer Stammesgruppe ursprünglich aus einer einzigen Knospe hervorgehen. MOSER kommt über diesen Punkt zu folgenden Resultaten (1911): »Was die Entwicklung der Stammesgruppen anlangt, so fand ich niemals bei den von mir untersuchten Diphyiden, daß die vier Konstituenten einer Stammesgruppe aus einer einzigen Knospe hervorgehen, sondern drei entstehen stets selbständig meist nacheinander (*Diphyes*), selten nebeneinander (*Abyla*, Deckstück und Geschlechtsglocke) am Stamm.«

Diese Resultate von MOSER erweisen sich als unhaltbar, sind aber

durch die Beobachtung von lediglich konserviertem Material, bei dem durch Kontraktion diese Verhältnisse sehr schwer erkennbar sind, zu erklären.

Kurz geschildert, entwickeln sich die Stammgruppen der Diphyiden folgendermaßen. Zunächst bildet sich durch Abschnürung von der Urknospe auf der Ventralseite des Stammes ein schlauchförmiges Bläschen (*g'*), welches distalwärts sich zum Stamme neigt. Ich will es Hauptknospe nennen. Auf der Abaxialseite, also der dem Stamme abgewandten Seite dieser Hauptknospe, entsteht nun zwischen Anfang und Mitte eine warzige Erhebung, die Anlage des Fangfadens (Taf. VII, Fig. 3 *t*), und später am proximalen Abschnitte kurz vor der Insertionsstelle der Hauptknospe am Stamm ebenfalls abaxial eine weitere Knospe (Taf. VII, Fig. 3 *br* + *go*), die sich dann später auf einem gewissen, je nach der Spezies verschiedenen Stadium, in die Anlagen von Deckstück und Gonophore differenziert. Meine diesbezüglichen Beobachtungen decken sich darin ganz mit CHUNS über die Monophyiden gewonnenen Resultaten.

Wenn nun MOSER sagt, drei Knospen entstünden selbständig meist nacheinander, selten nebeneinander, so ist dabei eben von ihr übersehen worden, daß diese Knospen doch sekundäre Produkte der Hauptknospe sind, die ganze Anlage also doch aus ursprünglich einer Knospe, der Hauptknospe, hervorgeht.

Bei dem vorliegenden Stadium ist nur eine Hauptknospe, ein noch einfaches Bläschen (*g'*), vorhanden, welches sich soeben von der Urknospe (*K.z*) abgeschnürt hat. Am Ende des Stammes befindet sich die aus einem Teile des Embryonalkörpers hervorgegangene erstgebildete Stammgruppe. Sie besteht aus einem wohlausgebildeten, der Nahrungsaufnahme fähigem Magenschlauch (*p*), Nesselfaden mit Nesselbatterien (*t*), Deckstück (*br*) und Gonophorenknospe (*go*).

Diese so ganz anders als die folgenden entstandene Stammgruppe hat im Prinzip doch dieselbe Entwicklungsart. Auf der Ventralseite der Planula entstand die Knospe für den Fangfaden und auf der Dorsalseite, noch vor der vollständigen Resorption des Restes des Embryonalkörpers, bildete sich durch Abschnürung einer aus Ectoderm und Entoderm bestehenden Verdickung die gemeinsame Anlage für Deckstück und Gonophore. Also auch hier gehen die verschiedenen Teile der Gruppe aus einer ursprünglich gemeinsamen Anlage, aus dem oralen Teil der Planula, hervor. Beachtenswert jedoch ist, daß hier sich der Fangfaden auf der Ventralseite des Magenschlauches anlegt, demnach, wenn man sich den Stamm über die Primärgruppe hinaus

verlängert denken würde, axial legt, während er bei allen folgenden Stammesgruppen auf der entgegengesetzten, der abaxialen Seite der Hauptknospe angelegt wird.

Das larvale Zweiglockenstadium.

Die primäre, larvale Glocke verändert sich nun nicht weiter, hingegen wächst die Knospe für die obere Schwimmglocke rasch heran, bildet in der beschriebenen Weise Schwimmsack, Ölbehälter und Gefäßapparat. Zwischen Ectoderm und Entoderm wird eine Gallertschicht ausgeschieden, und damit hat sie ungefähr die Gestalt der Oberglocke von *Galeolaria* erreicht. Ihr ganzer Habitus ist nur noch etwas gedrungener und plumper.

Wir haben jetzt das larvale Zweiglockenstadium vor uns, bestehend aus der primären larvalen (A) und der sekundären heteromorphen oberen Schwimmglocke (B). Die Primärglocke hat eine Größe von ungefähr 2,7—3 mm im Längsdurchmesser, die junge Oberglocke ist jetzt 1,5 mm groß. Die Mündungen beider Glocken sind gleichgerichtet. Exemplare mit entgegengesetzt gerichteten Schwimmglocken, wie sie CHUX für *Muggiaca Kochii* beschreibt, und wie ich sie später bei *Diphyes* beobachtete, fanden sich hier nicht.

Verbunden sind beide Glocken durch ein Gefäß, welches sich aus dem proximalen, vom Ölbehälter der Primärglocke bis zur Knospe der sekundären heteromorphen Glocke reichenden Teile des Stammes des Primärglockenstadiums entwickelt hat. Das Verbindungsgefäß geht vom Anfang des Ölbehälters der Primärglocke ab und verläuft durch das Hydroecium derselben bis zum Anfang des Ölbehälters der sekundären heteromorphen Glocke. Mit diesem kommuniziert es, biegt dann aber rechtwinklig nach unten ab, um den noch gemeinsamen Stamm beider Glocken zu liefern. Dieser hat schon eine beträchtlichere Länge. An Stammgruppenknospen haben sich auf der Ventralseite des Stammes von der Urknospe drei abgelöst. Die beiden jüngsten Hauptknospen sind noch einfache, äußerlich undifferenzierte Bläschen (g^1 , g^2). Auf der dritten Hauptknospe (g^3) bemerkt man zwei sekundäre Knospen, beide abaxial gelegen. Die eine Knospe am Anfangsteil in der Nähe des Stammes ($br + go$) ist die zunächst gemeinsame Anlage von Deckstück und Gonophore. Es ist eine einfache, rundliche, im Innern flimmernde Knospe. Die warzige Erhebung etwas unterhalb ist die Anlage des Fangfadens (t). Die erstgebildete Stammgruppe hat noch keine weiteren Veränderungen aufzuweisen.

Ebenfalls auf der Ventralseite des Stammes, etwas seitwärts ober-

halb der Urknospe liegt eine sehr wichtige Knospe, die Anlage der ersten unteren Schwimmglocke (C). An dieser Stelle erfolgt später beim erwachsenen Tiere die Bildung der Ersatzschwimmglocken, deren Wechsel bei *Galeolaria* ja bekanntlich äußerst rege ist.

Hier zeigt sich bei *Galeolaria* im Gegensatz zu den übrigen *Diphyidae superpositae* (nach CHUX bestehend aus Galeolarinae, Diphyopsinae und Abylinae) ein wichtiger Unterschied. Bei *Galeolaria* liegt nämlich die Knospungszone für die Schwimmglocken wie die Urknospe der Stammgruppen auf der Ventralseite des Stammes. Bedingt ist dies durch die ganz andersartige Anheftungsart und Lage der unteren Schwimmglocke bei den Galeolaridae.

Das Einglockenstadium.

Hat die zweitgebildete Glocke ungefähr drei Viertel der Größe der primären Glocke erreicht, so erfolgt die Trennung der beiden Glocken. Die junge Oberglocke übernimmt den Stamm mit allen seinen Anhängen und Knospen und wird zum vorläufig alleinigen Lokomotionsapparat der jungen Kolonie. Die abgestoßene Primärglocke lebt noch einige Zeit weiter, bewegt sich auch noch durch lebhaftes Pumpbewegungen fort, stirbt aber bald ab. Leider ist es mir trotz meiner Bemühungen nie gelungen, die Trennung der beiden Glocken bei *Galeolaria* beobachten zu können, zumal da sehr wenige Exemplare unversehrt dieses Stadium erreichten. Bei den meisten Larven traten pathologische Veränderungen auf, zum Teil fiel die Primärglocke ab, während die spätere Oberglocke noch eine einfache Knospe oder nur wenig entwickelt war. Sie sanken dann zu Boden, ein Teil entwickelte sich aber doch weiter und die Larven erlangten, nachdem die Oberglocke herangewachsen war, ihre Bewegung wieder; sie unterschieden sich dann in keiner Weise von denen mit normaler Entwicklung. Bei andern fiel ein Teil der Primärglocke ab, und nur der Ölbehälter verblieb am Stamm. Ein derartiges Stadium bildet, ohne den Vorgang zu erwähnen, auch METSCHNIKOFF ab. Diese entwickelten sich ebenfalls später normalerweise weiter.

Vielleicht werden diese Erscheinungen, ebenso wie das vorzeitige Abwerfen oder Nichtausbilden des primären, vergänglichen Deckstückes der Pneumatophoridenlarven, wie es WOLTERECK für *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum* beschreibt und erklärt (1905), durch Sauerstoffmangel oder durch ungenügende Ernährung hervorgerufen.

Die Trennung der beiden Glocken werde ich später von *Diphyes* beschreiben, deren Glockenwechsel ich zweimal zu beobachten ver-

mochte. Ich will deshalb an dieser Stelle noch nicht auf eine Arbeit von MOSER eingehen, worin sie das Auftreten einer Primärglocke bei den Diphyiden bestreitet.

Das letzte von mir beobachtete Stadium (Taf. VII, Fig. 3) stellt ein Einglockenstadium dar. Die Oberglocke ist der alleinige Träger der Kolonie; sie hat sich bereits ansehnlich vergrößert und ist auch schlanker geworden. Ihr Ölbehälter ist relativ stärker als der der erwachsenen Glocke und ist noch nicht so gekrümmt. Das Ectoderm der Knospe der unteren Schwimglocke beginnt sich zum Glockenkern emporzuwölben. Von den Stammgruppenknospen findet sich eine undifferenzierte Hauptknospe (g^1), eine zweite (g^2) mit der Knospe für Deckstück und Gonophore ($br + go$) und der Fangfadenknospe (t). Sodann folgt eine mit Ausnahme der Geschlechtsglocke völlig ausgebildete Stammgruppe. Hier liegt die Fangfadenanlage abaxial, während der Fangfaden bei der nun folgenden erstgebildeten Gruppe, wie schon erwähnt, axial liegt.

Ein weiteres ausgebildeteres Stadium erreichten meine Larven nicht. Die Entwicklung von diesem Stadium ab ist jetzt jedoch lediglich ein Wachsen durch Bildung und Ausbildung von Knospen nach Art der beschriebenen.

Zeitdauer der Entwicklung.

Über die Zeitdauer der Entwicklung seiner Larven macht METSCHNIKOFF unter anderem folgende Angaben. Am Ende des 4. Tages nach der Befruchtung war Planula mit verstärktem Ectoderm am oralen Pol, am Morgen des 5. Tages die Anlage der Schwimglocke gebildet. Am 17. Tage erreichten die Larven das letzte von ihm beobachtete Stadium (Taf. VII, Fig. 1).

Bei meinen Larven nahm die Entwicklung einen wesentlich schnelleren Verlauf. Am 17. Mai fischte ich einige große, noch nicht vollkommen geschlechtsreife Galeolarien. Am 19. Mai vormittags hatten sich die ersten Stammgruppen mit fast reifen Gonophoren abgelöst; am nächsten Tage bemerkte ich die ersten freien Gonophoren mit nunmehr reifen Geschlechtsprodukten. Am Mittag dieses Tages setzte ich meine Kulturen an. Am Morgen des nächsten Tages fand ich bereits bis zur Planula entwickelte Larven. Am 3. Tage beobachtete ich das Stadium von Fig. 1, METSCHNIKOFFS Stadium des 5. Tages. Am 6. Tage erreichten meine Larven das Stadium, welches bei METSCHNIKOFF die Larven am 14. Tage hatten. Am 10. Tage hatten einige Larven die primäre Schwimglocke abgestoßen. Von da ging die

Weiterentwicklung langsamer vor sich. Das zuletzt von mir beobachtete Stadium (Taf. VII, Fig. 3) wurde am 21. Tage erreicht.

Der Unterschied in der Zeitdauer der Entwicklung ist auffallend. Leider gibt METSCHNIKOFF nicht die Jahreszeit an, in der er seine Galeolarien züchtete. Ende Mai, als ich die Entwicklung beobachtete, war es schon beträchtlich warm.

Ich will an dieser Stelle noch ein Datum, welches GEGENBAUR über die Zeitdauer der Entwicklung von *Diphyes Sieboldii* angibt, anführen. GEGENBAURS Untersuchungen wurden im Februar und März in Messina bei einer verhältnismäßig niedrigen Temperatur, durchschnittlich $+7^{\circ}$ Reaumur angestellt. Das Stadium, welches meine Galeolialarven am 5. Tage erreichten, hatten bei ihm die *Diphyes*-larven erst am 10. Tage erlangt.

Der Unterschied in der Zeitdauer der Entwicklung ist wohl hauptsächlich auf den beschleunigenden Einfluß, den die höhere Wassertemperatur meiner Kulturen auf das Wachstum der Larven ausübte, zurückzuführen.

II. *Diphyes Sieboldii* Köll.

Historisches.

Eine Schilderung der jüngsten Entwicklungsstadien von *Diphyes Sieboldii* Köll. gibt GEGENBAUR (1854), der erste, dem es gelang, Siphonophoren zu züchten. Seine Larven ähneln sehr den bisher bekannt gewordenen Entwicklungsformen der Calyphoriden. GEGENBAURS Untersuchungen reichen bis zu einem Stadium, bei welchem die primäre Schwimmglocke noch nicht vollkommen ausgebildet ist, und der äußerlich noch nicht differenzierte Rest des Embryonalkörpers als Anhang im Hydroecium der Glocke liegt. Irrtümlicherweise hält GEGENBAUR die erstgebildete Schwimmglocke für die untere Schwimmglocke. Aus dem Reste des Embryonalkörpers bildet sich nach seiner Ansicht der Ölbehälter der Oberglocke.

Eine sich den letzten GEGENBAURSchen Stadien anschließende Larve beschreibt CLAUS (1863). Die von ihm im Plankton gefundene Larve ist nach seiner Abbildung unzweifelhaft eine Calyphoridenlarve, ob von *Diphyes*, läßt sich nach Abbildung und Beschreibung nicht entscheiden. Die vielen, von ihm beschriebenen knospenähnlichen Auftreibungen am Embryonalkörper, die sich bei keiner bekannten Calyphoridenlarve finden, sind wahrscheinlich Verletzungen, die durch den Fang verursacht wurden. Die erstgebildete Schwimm-

glocke hält er im Gegensatz zu GEGENBAURS Anschauungen für die entstehende obere. Die großen Verschiedenheiten in Gestalt und Gefäßverlauf zwischen beiden Glocken würden sich nach seiner Meinung bei fortschreitendem Wachstum ausgleichen. Richtig erkennt er, daß entgegen GEGENBAURS Vermutung der Rest des Embryonalkörpers den Stamm mit seinen Anhängen bilden wird.

In neuester Zeit erschienen über die Entwicklung der Diphyiden die schon erwähnten MOSERSchen Arbeiten. In ihrer letzten Arbeit (1912) stellt sie eine Reihe von Entwicklungsstadien, sämtlich jugendliche Einglockenstadien, von *Diphyes dispar* Cham. et Eys. zusammen, beschreibt sodann noch Jugendstadien von *Diphyes chamissonis* Huxley, *Dimophyes arctica* Chun und *Abyla pentagona* Gegenb. und kommt nach Betrachtung aller dieser Stadien zu dem Schluß, den von CHUN vorausgesagten larvalen Glockenwechsel der Diphyiden für unmöglich zu erklären, und den von demselben Forscher untersuchten und beschriebenen larvalen Glockenwechsel der Monophyiden anzuzweifeln. Da diese Untersuchungen im Gegensatz zu CHUNS Befunden und den Resultaten der vorliegenden Arbeit stehen, werde ich ausführlicher auf sie zurückkommen.

Das larvale Zweiglockenstadium.

Eine Züchtung wie bei *Galeolaria* gelang mir bei *Diphyes* leider nicht. Bei dem spärlichen Material war es schwer, gleichzeitig reife Eudoxien beiderlei Geschlechts zu bekommen. Außerdem mußte ich die Beobachtung machen, daß von allen Siphonophoren, die ich in Gläsern hielt, die Eudoxien von *Diphyes* am schwierigsten am Leben zu erhalten waren. Eudoxien in meinen Glasbehältern zur Geschlechtsreife zu bringen, war mir ganz unmöglich. Ich mußte mich also auf das Auffinden von Larven im Plankton verlassen. Immerhin bin ich instande, auf Grund dieser Funde und mit Hinzuziehung der Beobachtungen der erwähnten Autoren ein Bild der Entwicklung dieser Siphonophore geben zu können.

Ende Mai fand ich zuerst einige Larven. Diese Stadien bestanden aus der ausgebildeten primären Glocke und einer Stammesgruppe, das der Abbildung von *Galeolaria* Taf. VII, Fig. 1 entsprechende Stadium. Es schließt sich den ältesten Larven von GEGENBAUR und der von CLAUS an.

Die primäre larvale Glocke ist etwas kleiner und schlanker als die von *Galeolaria*; im übrigen aber ähnelt sie dieser und auch der Primärglocke von *Muggiaca* auffallend. Der Ölbehälter ist schlanker,

etwas gebogen und mehr keulenförmig gestaltet. Der Gefäßverlauf im Schwimmsack ist gleich dem der beiden erwähnten Primärglocken.

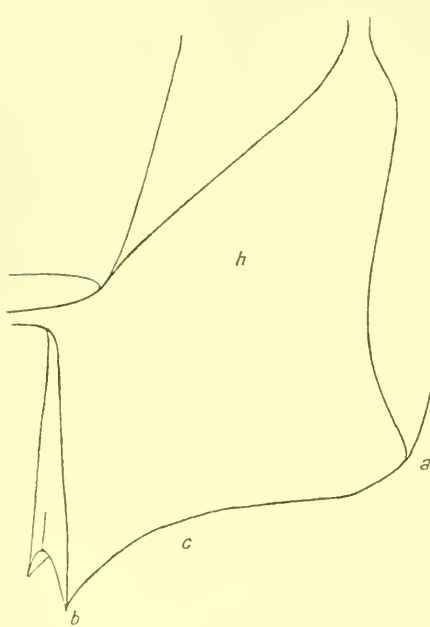
Ich fand vier Exemplare dieser Larven; da ich vermutete, Entwicklungsstadien von *Diphyes* vor mir zu haben, worin mich die Prüfung und der Vergleich der Nesselbatterien bestärkte, versuchte ich, die Larven in einem gut durchlüfteten Glase weiter zu züchten. Nur eine Larve blieb am Leben; am folgenden Morgen hatte die Knospe der zweiten Schwimglocke bereits die schlanke Gestalt der Diphyidenoberglocke angenommen. Am 4. Tage hatte sie eine Größe erreicht, die vermuten ließ, daß die Trennung beider Glocken sehr bald erfolgen würde.

Ich untersuchte deshalb die Larve jetzt genauer, was ich vorher, um nicht ihre Entwicklung zu stören, hatte unterlassen müssen. Die Primärglocke war 2 mm lang, die sekundäre heteromorphe Glocke 1,5 mm. Die Mündung der Schwimmsäcke beider Glocken waren gleichgerichtet. Auch dieses Stadium ähnelt sehr dem analogen von *Galeolaria*. Das Verbindungsgefäß beider Glocken entspringt vom proximalen Abschnitt des Ölbehälters, tritt in das Hydroecium der Primärglocke und verläuft ziemlich wagerecht im flachen Bogen durch dasselbe in das noch wenig ausgebildete Hydroecium der sekundären heteromorphen Glocke, kommuniziert mit dem oberhalb des Hydroeciums auf dem Verbindungsgefäß aufsteigenden Ölbehälter, während die Fortsetzung des Gefäßes den gemeinsamen Stamm beider Glocken liefert.

Die sekundäre heteromorphe Glocke hat im allgemeinen bereits den Habitus der erwachsenen Glocke. Da ihr die starke Gallertschicht noch fehlt, ist ihr Aussehen zart. Der Ölbehälter (*c.ol*), der bei dem Stadium des vorhergehenden Tages noch kurz und gleichmäßig zylinderförmig gestaltet war, nähert sich in der Gestalt dem ausgewachsenen, ist aber weniger voluminös, etwas kürzer und ohne die starke Verengung am Anfangsteil. Man bemerkt an ihm die charakteristische entodermale polyedrische Zellauskleidung. Die Zellen sind noch ziemlich klein, an beiden Seiten erscheinen sie streifenartig angeordnet. Der Schwimmsack gleicht dem der erwachsenen Glocke. Er ist noch unentwickelter und, da die Glocke wegen der fehlenden Gallerte durchsichtiger erscheint, tritt seine circuläre Muskulatur schärfer hervor, was allen jungen Siphonophorenglocken ein charakteristisches Aussehen verleiht.

Der Stamm (*tr*) ist noch sehr kurz. Er pendelt im Hydroecium der larvalen Glocke herab. An seinem Anfangsteil beobachtet man die

zwei Knospungszone, deren Lage abweichend von der bei den Galeolariden ist. Der Grund wurde schon bei *Galeolaria* erwähnt. Hier liegt die Knospungszone der Stammgruppen (K.z) auf der Ventralseite, der der larvalen Glocke zugekehrten Seite des Stammes. Auf der entgegengesetzten Seite, der Urknospe der Stammgruppe nicht ganz opponiert, etwas links, liegt die Knospungszone der Glocken. Bei dem vorliegenden Stadium ist eine Knospe ausgebildet (C), eine kugelige, kurz gestielte, bei der sich das Ectoderm zum Glockenkern emporzuwölben beginnt. Es ist die Anlage der unteren Glocke.



Textfig. 3.

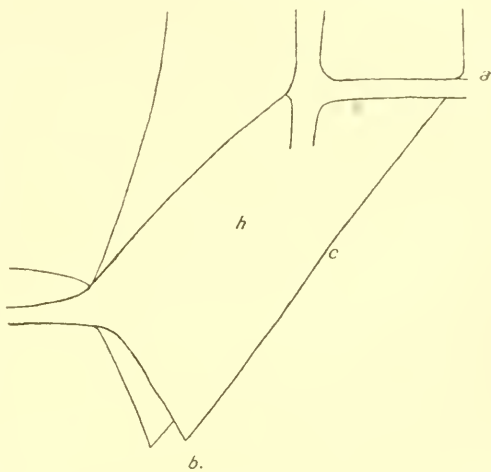
Hydroecium der erwachsenen Oberglocke von *Diphyes Sieboldii*. Schematisiert. *h*, Hydroecium.]

Die Urknospe der Stammgruppen ist auch hier eine wulstartige, aus Ectoderm und Entoderm bestehende Verdickung des Stammes. Drei Hauptknospen haben sich bereits von der Urknospe gelöst. Die beiden jüngsten sind einfache Bläschen (g^1 , g^2), ohne jede weitere Differenzierung. Auf der Abaxialseite der dritten Hauptknospe (g^3) ist die erste Nebenknospe, die Anlage des Fangfadens (t), gebildet. Die vierte Gruppe ist die aus dem Embryonalkörper hervorgegangene. Sie ist vollkommen ausge-

bildet, bis auf die noch unentwickelte Gonophore. Der Fangfaden liegt auch hier, wie schon bei *Galeolaria* hervorgehoben wurde, allen übrigen Stammesgruppen opponiert auf der Axialseite des Magenschlauchs.

Das Bemerkenswerteste an der heteromorphen sekundären Glocke ist die von dem Hydroecium der ausgewachsenen Glocke vollständig abweichende Gestalt ihres Hydroeciums. Zur Charakterisierung der hauptsächlichsten Unterschiede bilde ich nebenstehend die Hydroecien beider Glocken schematisiert ab. Bei der ausgewachsenen Oberglocke von *Diphyes* dient das Hydroecium (Fig. 3) in erster Linie zur Ein-

fügung der Unterglocke und sodann bei eventuellem Fehlen der Unterglocke zum Schutz des für die Existenz der gesamten Kolonie so überaus wichtigen oberen Stammabschnittes. Es ist hier tief und becherförmig gestaltet. Das Hydroecium der sekundären heteromorphen Glocke des larvalen Zweiglockenstadiums (Fig. 4) ist gänzlich anders. Es liegt ja auch auf der Hand, daß, wenn schon das tiefe, geschlossene Hydroecium der erwachsenen Glocke gebildet wäre, ein natürlicher und fester Zusammenhang beider Glocken durch das Verbindungsgefäß unmöglich wäre. Das Hydroecium ist hier sehr flach und noch gänzlich unausgebildet. Die Kante *a*, die die beiden Ecken der hinteren Begrenzungsfläche des Hydroeciums miteinander verbindet, liegt bei der erwachsenen Glocke sehr tief, in ungefähr gleicher Höhe wie die andern nach unten abschließenden Ecken und Kanten. Bei der sekundären heteromorphen Glocke des larvalen Zweiglockenstadiums dagegen ist diese hintere am Ölbehälter liegende Fläche stark verkürzt, und die Kante *a* liegt infolgedessen sehr hoch, ungefähr in der Höhe des Anfangs des Ölbehälters, der auch hier ziemlich emporgeschoben ist,



Textfig. 4.

Hydroecium der sekundären heteromorphen Glocke des larvalen Zweiglockenstadiums von *Diphyes Sieboldii*. Schematisiert. *h*, Hydroecium.

weit über dem Velum. Hierdurch ist es dem Verbindungsgefäß ermöglicht, in das Hydroecium einzutreten. Auf der entgegengesetzten Seite ist das Hydroecium nicht geschlossen, sondern besitzt einen bei der jugendlichen Glocke ziemlich tiefen Ausschnitt. Die beiden dadurch gebildeten Zacken *b* liegen bei der erwachsenen Glocke nur etwas tiefer als die Kante *a* links seitwärts unter dem Velum. Bei der jungen Glocke sind die beiden Zacken kleiner und liegen nicht unter dem Velum, sondern sind nach rechts gerückt. Die Kanten *c*, die die beiden andern Begrenzungsflächen des Hydroeciums abschließen, liegen bei der erwachsenen Glocke beinahe wagerecht, während sie bei dem unausgebildeten Hydroecium der Jugendglocke von *b* aus in einem Winkel

von ungefähr 60° aufwärts steigen. Alle diese Abweichungen, die sich beim Wachstum ausgleichen, ermöglichen die Verbindung der heteromorphen Glocke mit der Primärglocke.

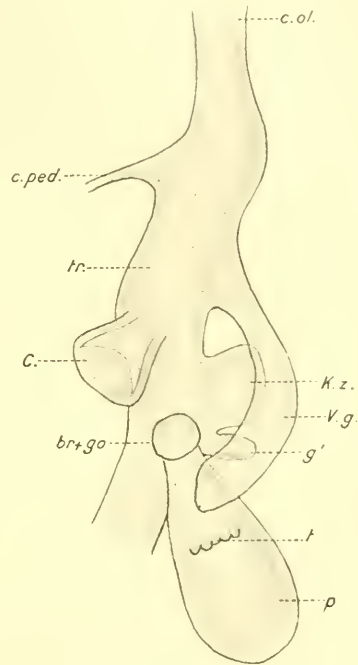
Trennung der beiden Glocken.

Nachdem ich dieses larvale Zweiglockenstadium einige Zeit beobachtet hatte, erfolgte die Trennung beider Glocken. Unter lebhaften Pumpbewegungen der Glocken riß plötzlich das Verbindungsgefäß, wodurch die Glocken getrennt wurden. Die Stelle des Risses lag in diesem Falle kurz vor der Einmündungsstelle des Verbindungsgefäßes in den Ölbehälter der sekundären heteromorphen Glocke. Das Verbindungsgefäß verblieb an der Primärglocke, schrumpfte sehr schnell zusammen und lag dann knäuelartig kontrahiert im Hydroecium der Primärglocke am Anfangsteil des Ölbehälters. Die durch die Trennung am Stamm verursachte Verletzung schließt sich sehr schnell und ist nach einiger Zeit nicht mehr zu erkennen. Nach der Trennung schwimmt auch die Primärglocke weiter, stirbt aber nach einiger Zeit ab. Derartig abgeworfene Primärglocken fanden sich öfters noch lebend im Plankton.

Die Trennung der Glocken kann jedoch auch an anderer Stelle erfolgen. Dies zeigte mir ein schon größeres Exemplar des Einglockenstadiums von *Diphyes*, welches ich einige Zeit später im Plankton fand, und dessen Stammanfang ich in Fig. 5 abbilde. Hier hat die Lösung an der Einmündungsstelle des Verbindungsgefäßes in den Ölbehälter der primären larvalen Glocke stattgefunden, das Verbindungsgefäß hatte sich bis zu diesem Stadium, wenn auch etwas geschrumpft, erhalten. Man sieht es auf der Abbildung über der Urknospe der Stammgruppen liegen (V.g). CHUX hält diese Art der Trennung für die normale und vertritt die Ansicht, daß die Resorption des Verbindungsgefäßes sehr schnell stattfindet (1913). Der vorliegende Fall scheint also nicht normal zu sein, denn die Beobachtung, die ich an einem zweiten Zweiglockenstadium von *Diphyes* machte, deckt sich mit den Angaben CHUXs. Hier erfolgte die Trennung vor dem Anfange des Ölbehälters der larvalen Primärglocke; am folgenden Tage war das Verbindungsgefäß resorbiert und nichts mehr von ihm zu erkennen. Bei diesem Stadium lagen übrigens, wie CHUX auch für *Muggiaea Kochii* angibt, beide Glocken in entgegengesetzter Richtung.

Bevor ich die weiteren Entwicklungsstadien von *Diphyes* beschreibe, muß ich näher auf die erwähnten MOSERSchen Arbeiten eingehen. Nach ihren Untersuchungen an konservierten jugendlichen Einglockenstadien

hält sie den larvalen Glockenwechsel bei den Diphyiden für unmöglich. Sie begründet ihre Ansicht hauptsächlich durch das tiefe, dorsal geschlossene Hydroecium der jungen Oberglocke, durch welches dem starken Verbindungsgefäß keine Möglichkeit in das Hydroecium einzutreten, gegeben sein sollte, sodann dadurch, daß »das junge Primärkormidium stets der Hydroeciumkuppe ansitzt« (1912). Was das Hydroecium anbelangt, so hat sie nicht berücksichtigt, daß sie immerhin schon relativ weit vorgeschrittene Entwicklungsstadien vor sich hatte, welche die Möglichkeit einer Veränderung des Hydroeciums nach dem Loslösen von der Primärglocke nicht ausschließen. Man denke z. B. nur an analoge Veränderungen, die das Deckstück und der Ölbehälter von *Diphyes* nach der Loslösung vom Stamme durchmachen. Beim zweiten Punkte hat sie nicht berücksichtigt, daß sie doch konservierte Stadien vor sich hatte, deren Stammanfang stets stark kontrahiert ist. Sodann macht sie geltend, daß sie nie den abgerissenen Stummel des Verbindungsgefäßes an der Stammwurzel hätte finden können, oder nie die Stelle, an der er gesessen hat, nachweisen konnte. Dieser Einwand wird durch das vorher Gesagte, nämlich daß das Verbindungsgefäß schnell resorbiert wird, zuweilen aber auch noch später nachweisbar ist, und daß dieses auch an der Primärglocke verbleiben kann, hinfällig.



Textfig. 5.

Anfangsteil des Stammes von *Diphyes Sieboldii*. *c.ol.*, Anfang des Ölbehälters; *c.ped.*, zum Schwimmsack abgehendes Gefäß; *tr.*, Stamm; *C.*, Knospe der Unterglocke; *K.z.*, Urknospe der Stammgruppen; *g'*, erste Hauptknospe; *br+go*, gemeinsame Anlage von Deckstück und Gonophore; *t*, Anlage des Tentakels; *p*, Anlage des Magenschlauchs; *V.g.*, Verbindungsgefäß.

Auch andre Beobachtungen, die MOSER gemacht hat, sind nicht zutreffend. So fand sie für die Oberglocke der Diphyiden niemals eine Ersatzknospe. Sie schließt nun daraus, daß ein Ersatz der oberen Glocke durch identische Reserveglocken bei den Diphyiden nicht stattfindet. Die von CHUX und GEGENBAUR beobachteten Knospen von

Ersatzoberglocken hält sie für verkannte Unterglockenknospen. Nun ist es nicht schwer, Knospen von Ober- und Unterglocken auseinander zu halten. Die Oberglocken besitzen einen Ölbehälter und einen meist komplizierteren Gefäßapparat als die Unterglocken. Dies prägt sich schon an der Knospe aus. So läßt die Abbildung CHUNS (1885), die er von den Knospen der Ersatzglocken von *Diphyes turgida* gibt, deutlich erkennen, daß die größte Knospe, bei der sich schon deutlich die Anlage eines Ölbehälters und der charakteristische Gefäßverlauf der Oberglocke zeigt, bestimmt ist, zu einer Oberglocke heranzuwachsen, während die beiden übrigen Unterglocken werden würden. Mir gelang es, die Beobachtungen CHUNS in einem Falle bei *Diphyes subtilis* zu bestätigen. Bei dieser äußerst zarten Diphyide trennen sich die beiden Glocken so leicht, daß es sehr schwierig ist, ein unversehrtes Exemplar zu erhalten. Man findet häufig teils Ober-, teils Unterglocken im Plankton. Meist verbleibt der Stamm an der Oberglocke. Einmal fand ich jedoch eine Unterglocke mit einem kurzen Stammanhang und daran eine deutlich erkennbare Knospe für eine obere Ersatzglocke.

Das Einglockenstadium.

Über die Weiterentwicklung von *Diphyes Sieboldii* geben zwei Stadien Aufschluß, die ich einige Tage später im Plankton fand. Beide stellen ein Einglockenstadium dar (Taf. VII. Fig. 5). Das jüngste hat eine Glocke von 2,6 mm im Längsdurchmesser, ist also immerhin schon beträchtlich größer, als es die sekundäre Glocke des larvalen Zweiglockenstadiums war. Der Habitus ist jetzt schon fast der der erwachsenen Glocke. Auffallend ist, daß sich bei *Diphyes Sieboldii* eine Zähnelung der Kanten, die doch bei den Diphyiden so häufig und besonders bei Jugendstadien fast konstant zu sein scheint, nie bei jungen Exemplaren finden ließ. Der Ölbehälter, dem der Öltropfen noch fehlt, und der Schwimmsack haben ihre definitive Gestalt angenommen. Auch das Hydroecium hat sich bereits wesentlich verändert. Durch Verlängerung der begrenzenden Flächen ist es bedeutend vertieft. Die in der vorhergehenden Beschreibung mit *a* bezeichnete Kante ist bereits unter die Höhe des Velums herabgedrückt, die Zacken *b* liegen etwas tiefer und schon senkrecht unter der Einnündungsstelle des vom Ölbehälter kommenden Gefäßes in den Schwimmsack. Die Kante *c* steigt jetzt nur noch in einem Winkel von ca. 40°.

Die Knospe der unteren Schwimglocke (*C*) hat an Größe etwas zugenommen, verhältnismäßig weniger aber als alle übrigen Teile. Diese langsame Entwicklung der Diphyiden-Unterglocke findet viel-

leicht, wie bereits MOSER betonte, eine Erklärung darin, daß hier die Oberglocke der hauptsächlichste Lokotionsapparat der Kolonie ist.

Von der der Glockenknospe opponiert liegenden Urknospe der Stammgruppen (*K.z*) haben sich eben zwei Hauptknospen abgelöst. An der dritten hat sich die gemeinsame Knospe für Deckstück und Gonophore (*br + go*) und die Anlage des Fangfadens (*t*) gebildet. Dann folgt eine beinahe ausgebildete Stammgruppe mit noch unentwickeltem Deckstück (*br*) und Gonophore (*go*). Die letzte, die älteste Gruppe, ist die aus dem Embryonalkörper hervorgegangene.

Das nächste, etwas größere Stadium mit einer Länge der Oberglocke von $3\frac{1}{2}$ mm wies keine weiteren bemerkenswerten Änderungen der Gestalt auf. Das Hydroecium hatte seine definitive Gestalt erreicht. Die Urknospe der Stammgruppen war stark vergrößert und in Annäherung an ihre spätere Gestalt wulstartig vorgebuchtet.

III. *Abyla pentagona* Eschsch.

Historisches.

Entwicklungsstadien von *Abyla pentagona* sind bis jetzt selten gefunden worden; die Entwicklung vom Ei an ist überhaupt noch nicht beobachtet worden. BUSCH beschrieb 1851 irrtümlicherweise Entwicklungsstadien von *Abyla*, Stadien mit oberer, noch unentwickelter Schwimglocke, als eigne Spezies und zwar als *Aglaisma cuboides*.

Die Zugehörigkeit dieser *Aglaisma*-Form zur *Abyla pentagona* erkannte später LEUCKART (1853). Er beschrieb nach eignen Funden mehrere solche Stadien, welche er wohl für Entwicklungsstadien, jedoch für keine normalen, regelrechten, sondern für verstümmelte hielt. Er begründet dies: »Daß die *Aglaisma*-Form mit der normalen und regelmäßigen Entwicklung unserer *Abyla*-Arten nichts zu tun haben, geht auch aus der Beobachtung von GEGENBAUR hervor, daß sich bei den Diphyiden die hintere Schwimglocke früher am Stamm entwickelt als die vordere, die bei den *Aglaisma*-Arten ständig vorhanden ist.« Diese, auf dem Irrtum von GEGENBAUR basierende Beobachtung ist nicht richtig, insofern die von ihm beschriebenen Stadien der normalen Entwicklung von *Abyla* angehören. LEUCKART beobachtete Stadien mit junger Oberglocke, einem Magenschlauch und zuweilen mit Knospe für die untere Glocke und Stadien mit schon ziemlich entwickelter unterer Glocke und mehreren Magenschläuchen.

Das jugendliche Einglockenstadium von *Abyla pentagona* wurde in letzter Zeit noch einmal von MOSER beschrieben und abgebildet (1912).

Das Einglockenstadium.

Mir gelang es nun leider nicht, andre Stadien als junge Einglockenstadien aufzufinden, und alle Züchtungsversuche mißglückten zum größten Teil wegen des unzureichenden Materials. Dennoch möchte ich nicht unterlassen, meine Stadien genauer zu beschreiben, da ich auf einige Punkte hinzuweisen vermag, die von den früheren Beobachtern unbeachtet blieben, und die wichtige Schlüsse auf die vorhergehende Entwicklung zulassen.

Das jüngste von mir beobachtete Stadium (Taf. VII, Fig. 6) war etwa 1,6 mm lang und 1,3 mm breit. Die Schwimmglocke besitzt im allgemeinen den Bau der ausgewachsenen *Abyla*-Oberglocke. Sie zeichnet sich durch besonders starke Zähnelung an allen Kanten aus. Im Hydroecium der Glocke liegt der ziemlich kurze Stamm mit der ersten Stammgruppe, bestehend aus Freßpolyp mit Fangfaden und der noch nicht geteilten Anlage von Deckstück und Gonophore. Die Knospe für die untere Schwimmglocke, die sich bei *Galeolaria* und bei *Diphyes* schon am Stamm des larvalen Zweiglockenstadiums findet, ist hier noch nicht zu bemerken. Auch Stammesgruppenknospen sowie die Urknospe haben sich noch nicht gebildet.

Der Ölbehälter (*e.ol*) ist unverhältnismäßig klein. In der erwachsenen Glocke nimmt er fast den gesamten Raum neben dem Schwimmsack über dem Hydroecium ein. Auch seine Form gleicht noch nicht der definitiven. Der Ölbehälter von *Abyla* ist ein dickes, kugelförmiges Organ, das an seinem oberen Ende in einen stielartigen, im distalen Abschnitt durch den voluminösen Öltropfen aufgetriebenen Fortsatz ausläuft, welcher seitwärts, unterhalb der höchsten Wölbung des Ölbehälters ansetzt; am unteren Ende besitzt er noch eine kegelförmige Verlängerung. Der Ölbehälter der Jugendform hat fast die Gestalt einer dickbauchigen Flasche. Der untere kegelförmige Abschnitt ist noch nicht gebildet, und der den Öltropfen enthaltende Teil ist noch nicht stielartig abgesetzt. Der Schwimmsack ist schlank und fast gleichmäßig zylinderförmig.

Das Hydroecium (*h*) ist ganz auffallend verschieden von dem der erwachsenen Glocke. Bei letzterer ist es sehr tief und allseitig geschlossen und dient zur Einfügung der unteren Glocke. Sein Längsdurchmesser liegt in derselben Richtung wie die Längsachse der Glocke. Diese Lage ist bei der jungen Glocke verschoben, so daß hier der Durchmesser des Hydroeciums die Längsachse der Glocke unter einem Winkel von etwa 40° schneidet. Hierdurch ist bei der jungen Glocke die Öff-

nung des Hydroeciums nach der dem Schwimmsack abgewandten Seite ausgezogen und die begrenzenden Seitenflächen springen auf dieser Seite stark vor, so daß dadurch das Hydroecium wesentlich verflacht ist. Von diesen Seitenflächen ist die äußerste, die dem Schwimmsack abgewandteste nicht geschlossen, sondern besitzt ähnlich dem *Diphyes*-Hydroecium einen tief hinaufreichenden Ausschnitt.

Bei fortschreitendem Wachstum tritt nun, wie ich an fortgeschrittenen Stadien beobachten konnte, eine allmähliche Annäherung an die definitive Gestalt ein. Der starke seitliche Vorsprung geht mehr und mehr zurück, und damit vertieft sich auch das Hydroecium. Der Ausschnitt der äußeren Seitenfläche verkleinert sich allmählich ebenfalls.

Ein anderer, von den früheren Beobachtern übersehener Umstand ist die Lage des Tentakelapparates (*t*). LEUCKART bildet die Lageverhältnisse zwar richtig ab, erwähnt aber nicht, daß hier eine Abweichung von der Stellung bei den übrigen Gruppen vorliegt. Wir haben bei *Galcolaria* und bei *Diphyes* gesehen, daß der Tentakelapparat der erstgebildeten Stammgruppe, die aus embryonalen Zellen hervorgeht, nicht wie bei allen folgenden Gruppen auf der abaxialen Seite, sondern auf der Axialseite des Freßpolypen liegt. Nun zeigte es sich, daß bei den von mir untersuchten Einglockenstadien von *Abyla* der Tentakelapparat der einzigen Stammgruppe auf der Axialseite des Magenschlauches liegt (zur Erklärung der Abbildung sei hinzugefügt, daß bei *Diphyes* und *Galcolaria* die Ventralseite des Stammes dem Schwimmsack der Oberglocke abgewandt ist, bei *Abyla* dagegen dem Schwimmsack zugekehrt ist).

Aus diesen beiden Tatsachen lassen sich einige Schlüsse auf die vorhergehende Entwicklung ziehen. Aus beiden ersieht man zunächst, daß die Anordnung der einzelnen Knospen an der Planula von *Abyla* die gleiche sein wird, wie bei den andern Calyophoriden, deren Entwicklung bekannt ist. *Abyla* wird also in den Anfangsstadien mit hoher Wahrscheinlichkeit denselben Entwicklungstyp durchlaufen.

Die Veränderung des Hydroeciums von *Abyla* gleicht jener von *Diphyes* nach der Ablösung von der Primärglocke auffallend. Das abgebildete Stadium von *Abyla* ist das jüngste der von mir aufgefundenen. Man vermag sich indessen wohl vorzustellen, daß auf noch früheren Stadien eine Anheftung der jungen Oberglocke an eine primäre larvale Glocke sehr wohl möglich wäre.

Die ganze Entwicklung des Hydroeciums und die Lage des Fangfadens weist auf eine weitgehende Analogie in der Entwicklung mit den

andern Calycophoriden hin, so daß der Schluß gerechtfertigt erscheinen wird, daß sehr wahrscheinlich der Oberglocke von *Abyla* eine primäre larvale Glocke vorausgeht, und die Entwicklung von *Abyla* wenigstens in den Grundzügen dieselbe ist, wie die der bisher untersuchten Calycophoriden.

Die hiermit scheinbar im Widerspruch stehende Kürze des Stammes, die auch MOSER als Beweis für das Nichtvorhandensein eines larvalen Glockenwechsels anführt, läßt sich zwanglos erklären. Die sekundären Schwimglocken der vier Calycophoriden, von denen ein larvales Zweiglockenstadium bekannt ist, besitzen in ihrem Schwimmsack ein stark entwickeltes, energisch wirkendes Organ, welches durch seine lebhaften Pumpbewegungen das Zerreißen des ziemlich kräftigen Verbindungsgefäßes begünstigt. Bei der Oberglocke von *Abyla* ist der Schwimmsack weniger ausgebildet. Die Unterglocke ist der hauptsächlichste Lokomotionsapparat der Kolonie. Das vielleicht dünnere und zartere Verbindungsgefäß sitzt infolgedessen direkt vor dem Ansatz des Saugmagens, so daß die Trennung hier durch Kontraktion des Stammes erleichtert wird.

Ginge der Oberglocke keine larvale Primärglocke voraus, so wäre es, da doch die gleiche Lage der Knospen auf der Planula vorauszusetzen ist wie bei den andern Calycophoridenlarven, fast unmöglich, daß die erste Stammgruppe derartig in das Hydroecium der jungen Oberglocke verlagert würde, und es wäre überhaupt schwer erklärbar, wie die Bildung der Oberglocke in einem Zusammenhang mit dem Embryonalkörper vor sich gehen sollte.

Die Urknospe der Stammgruppen und die Knospe der unteren Glocke scheinen sich, wie aus LEUCKARTS Beobachtung hervorgeht, erst auf einem verhältnismäßig späteren Stadium zu bilden.

Es sei übrigens hier bemerkt, daß bei der erwachsenen *Abyla* und auch bei allen andern Diphyiden die Knospungszone stark gekrümmt und vom Stamm abgesetzt ist. Am untersten Ende der Krümmung liegt die Urknospe, woran sich dann eine große Zahl dicht nebeneinander sitzender Hauptknospen anschließt.

In den Hauptknospen aller Calycophoriden, welche Eudoxien bilden, sind übrigens nicht nur die Abkömmlinge der Stammgruppe, sondern auch alle Gonophoren der späteren Eudoxie enthalten. Die Eudoxien der Monophyiden und Diphyiden bilden bekanntlich nach CHUNs Knospungsgesetz eine Reihe von Gonophoren aus, die sich von einer zeitlebens persistierenden Urknospe in regelmäßigem Wechsel nach links und rechts alternierend, abschnüren. Diese Stellung der

Gonophoren zeigt die Abbildung einer Eudoxie von *Abyla* (Taf. VII, Fig. 7), die hier, abweichend von dem sonstigen Verhalten dieser Eudoxien, welche stets abwechselnd männliche und weibliche Gonophoren ausbilden, zwei weibliche Gonophoren angelegt hat.

Zusammenfassung. Der Entwicklungstyp der Calycophoriden.

Die hauptsächlichsten in dieser Arbeit gewonnenen Resultate lassen sich dahin zusammenfassen, daß von den Diphyidae superpositae zwei Unterfamilien, die Galeolarinae und die Diphyopsinae, eine überraschend ähnliche Entwicklung durchlaufen, und daß dasselbe mit großer Wahrscheinlichkeit auch für die dritte Unterfamilie, die Abylinae, anzunehmen ist.

Von den Monophyiden ist die Entwicklung von einigen Vertretern der Unterfamilie der Cymbonectinae bekannt, und zwar von *Muggiaea Kochii* durch CHUN und *Cymbonectes Huxleyi* durch HAECKEL (1888). Diese Monophyiden durchlaufen ebenfalls mit auffallender Übereinstimmung dieselbe Art der Entwicklung mit einziger Ausnahme, daß, da sie ja nur eine Glocke besitzen, die nach CHUNS Untersuchungen niemals durch identische Ersatzglocken verdrängt wird, die Knospungszone für die Ersatzglocken wegfällt. Über die Entwicklung der Sphaeroneectinae ist noch nichts bekannt geworden.

Mit der Entwicklung der dritten Familie der Calycophoriden, der Polyphyiden, hat uns CHUN durch seine Untersuchungen über die Entwicklung von *Hippopodius luteus* bekannt gemacht (1913). Von Abweichungen, die sich auf die Gestalt der Primärglocke beziehen, abgesehen, haben wir auch hier dieselbe Art der Entwicklung vor uns.

Für alle diese Calycophoriden läßt sich nun folgender Typ der Entwicklung aufstellen, der vielleicht für alle Calycophoriden gültig sein wird.

Die aus den Gonophoren freigewordenen Sexualprodukte liefern nach ihrer Vereinigung durch totale Furchungen eine bipolare Planula. Beide Pole liegen nicht einander opponiert, sondern der aborale Pol hat eine Drehung von 90° erfahren. Am oralen Pol entwickelt sich die Primärstammgruppe, am aboralen zunächst die Primärglocke. Zwischen beiden bildet sich der Stamm, die Proliferationszone der Kolonie. Am Stamm knospen die übrigen Anhänge, die Stammgruppen, die aus der Urknospe hervorgehen und die sekundäre heteromorphe Glocke, die herangewachsen die Primärglocke verdrängt.

Bei den Monophyiden ist damit die Entwicklung abgeschlossen. Bei den Diphyiden und Polyphyiden tritt zur Urknospe noch eine

weitere Knospungszone, die zunächst die Unterglocke und sodann die Ersatzglocken bildet.

Der von CHUN gegebenen Definition der Monophyiden, Diphyiden und Polyphyiden könnte man hinzufügen: Der Stamm der Monophyiden besitzt eine Knospungszone, die Urknospe der Stammgruppen. Der Stamm der Diphyiden und Polyphyiden besitzt zwei Knospungszonen, die Urknospe der Stammgruppen und die Knospungszone für die Unterglocke und die Ersatzglocken.

Die Bedeutung der Primärglocke.

Auffallend ist, daß bei den Larvenformen aller Monophyiden und Diphyiden, deren Entwicklung bekannt ist, eine große Übereinstimmung vorhanden ist, die nicht nur durch dieselbe Art der Entwicklung, sondern auch durch die überraschende Ähnlichkeit der Primärglocken ausgeprägt wird.

Diese Primärglocken unterscheiden sich eigentlich nur durch ihre Größe; denn auch Hydroecium, Glockengefäßverlauf und Ölbehälter gleichen sich.

Diese Ähnlichkeit kann keine zufällige sein im Hinblick darauf, daß doch die sekundären heteromorphen Glocken dieser Siphonophoren so auffällig voneinander verschieden sind. Sie könnte entweder phylogenetisch erklärt werden, dann müßte aber auch schließlich *Hippopodius* dieselbe Primärglocke besitzen, was nicht der Fall ist, oder sie muß zusammenhängen mit einem für alle diese Larvenstadien gemeinsamen Zweck der Primärglocke.

Beispiele dafür, daß an Siphonophorenstock Anhänge gebildet werden, die auf einem späteren Stadium als überflüssig abgeworfen werden, wie wir es beim larvalen Glockenwechsel der Calycophoriden finden, bietet die Entwicklungsgeschichte der Pneumatophoriden.

An der Pneumatophoridenplanula entwickelt sich zunächst am aboralen Pol ein fallschirmartiges Deckstück, welches nach Ausbildung der Pneumatophore abgeworfen wird. Nach WOLTERECK (1905) ist es bestimmt, bis zur Ausbildung der Pneumatophore, des eigentlichen statischen Apparates der Pneumatophoriden, die Larve im Wasser schwebend zu erhalten. Übrigens findet sich eine überraschende Ähnlichkeit in der histologischen Beschaffenheit des das primäre larvale Deckstück durchziehenden Safttraumes mit dem Ölbehälter der Primärglocke (vgl. WOLTERECK 1905, S. 616, 617, Abb. 4 und 5 und Abb. 2 dieser Arbeit). Ein Vergleich dieser anscheinend interessanten Verhält-

nisse ließ sich leider nicht durchführen, da ich niemals eine Pneumatophoridenlarve mit primärem Deckstück erhalten konnte.

Das statische Organ der Calycophoriden ist nach CHUNS Untersuchungen der Ölbehälter, da er der Kolonie ihre aufrechte Stellung im Wasser ermöglicht. Als solches kann er hauptsächlich nur für die kleineren Calycophoriden in Betracht kommen, da er bei den größeren kein Äquivalent für die Schwere des langen Stammes abgeben würde, und man sieht auch, daß bei den kleineren Calycophoriden — als Beispiele führe ich *Muggiaca Kochii*, *Diphyes* und *Abyla* an — der Ölbehälter wohlausgebildet ist, während er bei den größeren, z. B. *Praya* und *Galeolaria* relativ sehr klein und unentwickelt ist. Bei *Galeolaria* bemerkt man sogar, daß der Ölbehälter in der Jugend noch recht gut ausgebildet ist, während er später verkümmert. *Praya* und *Galeolaria* schwimmen auch stets horizontal im Wasser.

Folgender Versuch spricht ebenfalls für CHUNS Ansicht. Um die Lage einer Calycophoride im Wasser unter Ausschaltung der Wirkung des spezifisch leichteren Öls zu ermitteln, ließ ich konservierte, im Alkohol aufbewahrte Exemplare in einem hohen Glaszylinder mit Alkohol gefüllt, sinken. Die Exemplare nahmen alsbald eine horizontale Lage ein und sanken konstant in dieser Lage zu Boden.

Diese horizontale Lage wäre also auch am lebenden Objekt die normale, wenn nicht der Ölbehälter einen vertikalen Zug ausübte, welcher die bekannte, schräg nach oben gerichtete Lage der Calycophoriden verursacht.

Ich mußte auf diesen Punkt näher eingehen, weil ich die Ansicht vertrete, daß die primäre larvale Schwimmglocke einen hydrostatischen Apparat darstellt, der während der Embryonalentwicklung der Larve eine für sie günstige Stellung ermöglicht.

Der Ölbehälter der primären Glocke inseriert in der Mitte des Embryonalkörpers und später am Stammanfang. Von dort aus verläuft er stets schräg nach oben. Diese Lage des spezifisch leichteren Organs soll ein Gegengewicht zu dem schweren aus unverbrauchten Dotterzellen bestehenden Anhang oder zu dem Stamm und seiner Stammgruppe darstellen. Bei den vielfach variierenden Formen der Oberglocken der Monophyiden und Diphyiden findet man meistens und besonders bei jenen Arten, deren Entwicklung bekannt ist, bei denen also eine larvale Primärglocke auftritt, daß der Ölbehälter eine mit der Längsachse des Tieres übereinstimmende Richtung hat. Dieser Ölbehälter könnte nicht das Gewicht des Embryonalkörpers kom-

pensieren. Es tritt also zuerst eine einfach gebaute Schwimmglocke auf, welche zunächst durch schnelle Volumenvergrößerung und dann durch eine günstige Lage des Ölbehälters das Untersinken der Larven verhindert und ihnen eine aufrechte Stellung im Wasser, freie Bewegung und günstige Bedingungen zur Nahrungsaufnahme bietet. Auch der Wert des einfachen Hydroeciums der Primärglocke ist nicht zu unterschätzen; denn durch das oft komplizierte, tiefe Hydroecium der Oberglocke würden sich, falls eine Primärglocke nicht zuerst angelegt würde, auch bei einem in der Jugend vereinfachten Bau dieses Teiles, technische Schwierigkeiten ergeben, z. B. in bezug auf die Lage des Embryonalkörpers und Bildung der ersten Stammgruppe.

Hippopodius hat eine in der Form vollständig abweichende Primärglocke. Auch hier erkennt man dieselbe Bedeutung. Sie wirkt hier vor allem fallschirmartig durch ihre intensive Volumenvergrößerung (CHUN 1913), womit der horizontale Verlauf des Ölbehälters in Einklang steht. Das Hydroecium zeigt dieselbe einfache schlitzförmige Gestalt der übrigen Primärglocken.

CHUN hat öfters darauf hingewiesen, daß die Primärglocke der Calyphoriden der Pneumatophore der Pneumatophoriden homolog ist. Aus dem vorhergehenden ergibt sich, daß sie außerdem noch dem larvalen Deckstück der Pneumatophoriden analog ist.

Von Interesse wird es nun sein, ob der Glocke der Sphaeronectinae, die mit Ausnahme des Hydroeciums auffallend der Primärglocke der Monophyiden und Diphyiden ähnelt, und der ersten Glocke der Diphyidae oppositae, deren Glocken der Primärglocke von Hippopodius ähnlich sind, eine larvale Primärglocke vorausgeht.

Leipzig, im Juli 1913.

Literatur.

- W. BUSCH, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seetiere. Mit 17 Tafeln. Berlin 1851.
- C. CHUN, Über die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren, in Sitzungsberichten Akad. Wissensch. Berlin 1882. Bd. LII. S. 1155—1172. Taf. XIII. (Sep. S. 1—18.) Berlin 1882.
- Über die cyclische Entwicklung der Siphonophoren, *ibid.* 1885. Bd. XXVI. S. 511—529. Taf. II. (Sep. S. 1—19.) Berlin 1885.
- Über den Bau und die Entwicklung der Siphonophoren. 3. Mitteilung. *Ibid.* 1886. Bd. XXXVIII. S. 681—688. (Sep. S. 1—8.) Berlin 1886.

- C. CHUN, Bericht über eine nach den Kanarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. Ibid. 1888. Bd. XLIV. I. Abt. Die Siphonophoren der Kanarischen Inseln. S. 114¹/₂—1173. (Sep. S. 1—33.) Berlin 1888.
- »Coelenterata« in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. II. 1. Abt. 1889.
- »Coelenterata«. Ibid. Bd. II. 2. Abt. Lief. 1—21. 1890—1902.
- Die Kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. II. Die Monophyiden nebst Bemerkungen über Monophyiden des Pacificischen Ozeans. In: Abh. SENCKENBERG. Naturf. Ges. Frankfurt a. M. Bd. XVII. Sep. S. 81—168. Taf. VIII—XII. 1892.
- Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. In: Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 7. Versammlg. Leipzig 1897. S. 48 bis 111. Mit 29 Figuren im Text.
- Die Siphonophoren der Planktonexpedition in Ergebnissen d. Planktonexped. der HUMBOLDT-Stiftung. Bd. II. S. 1—124. Mit 5 Tafeln, 3 Karten und 2 Figuren im Text. Kiel und Leipzig 1897.
- Über den Wechsel der Glocken bei Siphonophoren. Mit 8 Figuren im Text. In: Berichten der mathematisch-physikalischen Klasse der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Bd. LXV. 1913.
- C. CLAUS. Neue Beobachtungen über die Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. S. 536—563. Taf. XLVI bis XLVIII. Leipzig 1863.
- FR. ESCHSCHOLTZ, System der Akalephen. Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahltiere. Mit 16 Tafeln. S. 1—190. Berlin 1829.
- C. GEGENBAUR, Beiträge zur näheren Kenntnis der Schwimmpolypen (Siphonophoren). In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V. S. 285—344. Taf. XVI bis XVIII. Leipzig 1854.
- Über *Diphyes turyida* n. sp. nebst Bemerkungen über Schwimmpolypen. Ibid. Bd. V. S. 442—454. Taf. XXIII. Leipzig 1854.
- Neue Beiträge zur näheren Kenntnis der Siphonophoren. In: Nov. Act. Acad. Caes. Leopoldinae Carol. Jena. Bd. XXVII. S. 331—424. Taf. XXVI bis XXXII. 1860.
- E. HÄCKEL, Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. In: Naturkundige Verhandl. Prov. Utrechtsch Genootsch. 120 Seiten. 14 Tafeln. Utrecht 1869.
- Report on the Siphonophorae. In: Rep. Scientif. Res. Voy. Challenger Zool. Vol. XXVIII. p. 1—380. Taf. I—L. 1888.
- T. H. HUXLEY, The Oceanic Hydrozoa, a description of the Calycophoridae and Physophoridae observed during the voyage of H. M. S. *Rattlesnake* in the years 1846—1850. Ray Society. Mit 12 Tafeln. London 1859.
- W. KEFERSTEIN und E. EHLERS, Zoologische Beiträge, gesammelt im Winter 1859/60 in Neapel und Messina. I. Beobachtungen über die Siphonophoren von Neapel und Messina. S. 1—34. Taf. I—V. Leipzig 1861.
- A. KÖLLIKER, Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina. Mit 12 Tafeln. F. Leipzig 1853.
- R. LEUCKART, Zoologische Untersuchungen. I. Die Siphonophoren. S. 1—95. Taf. I—III. Gießen 1853.

- R. LEUCKART, Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. In: Arch. f. Naturgesch. 20. Jahrg. Bd. I. 1854. S. 249—377. Taf. XI—XIII. (Sep. S. 1—129.)
- E. METSCHNIKOFF, Studien über Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV. 1874.
- F. MOSER, Über Monophyiden und Diphyiden. Zool. Anz. Bd. XXXVIII. S. 430—432. 1911.
- Über die verschiedenen Glocken der Siphonophoren und ihre Bedeutung. Ibid. Bd. XXXIX. S. 408—410. 1911.
- Die Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 21. Versamml. Leipzig 1912, p. 320—333, m. 11 Fig. im Text.
- P. E. MÜLLER, Jagttagelser over nogle Siphonophorer. In: Naturhistorisk Tidsskrift III R. Bd. VII. S. 261—332. Taf. XI—XIII. Kopenhagen 1870—71.
- W. RICHTER, Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI. S. 557—618. Mit 3 Tafeln und 13 Figuren im Text. 1907.
- O. STECHE, Die Genitalanlagen der Rizophysalien. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI. S. 134—171. Mit 3 Tafeln und 3 Figuren im Text. 1907.
- C. VOGT, Über die Siphonophoren. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. S. 522 bis 525. Taf. XIV. 1851.
- Recherches sur quelques animaux inférieurs de la Méditerranée. I. Mém. sur les Siphonophores de la mer de Nice. In: Mém. Inst. Nation. Genevois. Bd. I. 1854. S. 164. Mit 21 Tafeln.
- R. WOLTERECK, Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren (II. Planktolog. Mitteilg. aus der Zoolog. Station in Villefranche s. m.). In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. S. 106—122. Mit 21 Figuren im Text. Leipzig 1905.
- Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstoecks mit einem Anhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. (III. Planktolog. Mitteilg. aus der Zoolog. Station in Villefranche s. m.) In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXII. S. 611—637. Mit 21 Figuren im Text. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

- Fig. 1. Primärglockenstadium von *Galeolaria aurantiaca*.
 Fig. 2. Larvales Zweiglockenstadium von *Galeolaria aurantiaca*.
 Fig. 3. Einglockenstadium von *Galeolaria aurantiaca*.
 Fig. 4. Larvales Zweiglockenstadium von *Diphyes Sieboldii*.

Fig. 5. Einglockenstadium von *Diphyes Sieboldii*.

Fig. 6. Einglockenstadium von *Abyla pentagona*.

Fig. 7. Eudoxie von *Abyla pentagona* mit zwei weiblichen Gonophoren.

Bezeichnungen.

A, primäre, larvale Glocke; *B*, Anlage der heteromorphen Oberglocke; *C*, Anlage der ersten Unterglocke; *c, ol*, Ölbehälter; *h*, Hydröcium; *tr*, Stamm; *Kz*, Knospungszone der Stammgruppen; *g*¹, erste Hauptknospe; *g*², zweite Hauptknospe; *br + go*, gemeinsame Anlage von Deckstück und Gonophore; *p*, Magenschlauch; *br*, Deckstück; *go*, Gonophore; *t*, Fangfaden; *go*¹, erste Gonophore; *go*², zweite Gonophore.



