

Die Canarischen Siphonophoren.

in monographischen Darstellungen

von

Carl Chun.

I. Stephanophyes superba und die Familie der Stephanophyiden.

In seinem „Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger, 1888“ entwirft Häckel in grossen Zügen ein Bild von dem vielgestaltigen und reichen Organismus der Siphonophoren, das, weit über den im Titel angedeuteten engen Rahmen hinansgreifend, nicht nur eine Schilderung der wunderbaren Tiefseesiphonophoren enthält, sondern auch die von ihm lebend bei Ceylon und an den Canarischen Inseln angetroffenen Formen in Betracht zieht. So hat sich der „Report“ zu einer Monographie der Siphonophoren erweitert, in welcher die an den Canarischen Inseln entdeckten herrlichen Arten einen breiten Raum einnehmen und durch die virtuose Darstellung fesseln.

Wenn ich es nun wage kurz nach dem Erscheinen eines für die Formenkenntniß der Siphonophoren grundlegenden Werkes gerade die Canarischen Siphonophoren monographisch darzustellen, wie ich sie während des Winters 1887/88 an den Gestaden der „Islas afortunadas“ beobachtete, so bedarf ein solcher Versuch um so mehr der Rechtfertigung, als meine Mittheilungen im Vergleiche mit dem stolzen Material, welches ein Altmeister unserer Wissenschaft vorführt, recht bescheiden ausfallen müssen.

Ich glaube denn zunächst darauf hinweisen zu dürfen, dass trotz der grossen Zahl von von Häckel¹⁾ an den Canaren beobachteter und in dem Report ausführlich dargestellter

1) In der kurzen Uebersicht „System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage“ von Häckel (Jen. Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXII, 1888; — Sitzungsber. v. Juli und November 1887) sind keine Diagnosen der Arten angegeben. Ich war daher nicht im Stande zu beurtheilen, welche der von mir in meinem Berichte aufgeführten Canarischen Siphonophoren identisch mit den von Häckel nur dem Namen

Formen ich doch noch auf manche neue Siphonophore aufmerksam zu machen vermag, welche durch die Eigenart ihres Baues allgemeineres Interesse beansprucht.

Dazu kommt aber vor Allem der Umstand, dass ich nicht nur bezüglich der Auffassung der Siphonophorenkolonie, sondern auch bezüglich ihrer phyletischen Ableitung und der darauf begründeten Classification in principiellem Gegensatz zu Haeckel stehe.

Ich kann den Versuch nicht billigen, einen diphyletischen Ursprung der Siphonophoren anzunehmen und ein „System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage“ aufzubauen, bei dem nach meiner Ansicht aussere Ähnlichkeiten und Analogien den Ausschlag dafür geben, dass die „Disconanthen“ (Velellen und Porpiten) als modifizierte Trachomedusen den „Siphonanthen“ als modifizierten Anthomedusen gegenübergestellt werden. Ist nach meiner Auffassung die Grundlage des Haeckelschen Systems anfechtbar, so habe ich auch mannigfache Bedenken gegen die specielle Durchführung der Classification zu äussern. Im Allgemeinen tritt bei Haeckel die Neigung hervor, die Categorien des Systems durch Schaffen neuer Familien, Gattungen und Arten zu vermehren. Insoweit die Aufstellung durch die Entdeckung eigenartiger Formen berechtigt ist, werde ich sie gern und rückhaltlos anerkennen, aber ebenso energisch muss ich mich gegen eine unnötige Complication des Systemes aussprechen, wie sie durch den Versuch, die sich loslösenden Stammgruppen als eigene Familien neben den Muttercolonien aufzuführen, bedingt wird. Die Neigung, auf geringe Unterschiede hin, wie sie durch verschiedenes Alter und durch die oft weitgehende Variabilität herbeigeführt werden, neue Arten zu begründen, mag auch dazu Veranlassung gegeben haben, dass viele Formen als neue beschrieben werden, welche längst eine Darstellung gefunden haben. So werden nahezu sämmtliche Calycothoriden der Canarischen Inseln als neue Arten eingeführt, die ich in meinem Berichte auf längst bekannte und namentlich durch Huxley zutreffend charakterisierte Arten zurückführte.

Es liegt in der Natur der Sache, dass Haeckel bei der Bewältigung eines so überreichen Materials ein Eingehen auf feinere Strukturverhältnisse vermeidet. Ich hoffe in dieser Hinsicht Manches bieten zu können, was zum Verständniss des morphologischen Aufbaues förderlich sein dürfte. Auch soll die Entwicklung der Stammhängen und die postembryonale Entwicklung der jungen Colonie ab und zu in den Bereich der Darstellungen gezogen werden.

nach erwähnten Arten seien. (C. Chun, Bericht über eine im Winter 1887/88 nach den Canarischen Inseln ausgeführte Reise. I. Die Siphonophoren der Canarischen Inseln. Sitzungsber. Akad. d. Wissenschaft. Berlin 1888. XLIV. p. 1142—1173).

I. Stephanophyes superba, Chun.

Die Schilderung der von mir an den Canarischen Inseln beobachteten Siphonophoren beginne ich mit einer Form, welche zu den glanzvollsten Erscheinungen unter den duftigen pelagischen Organismen zählt. *Stephanophyes superba*, wie ich die neue Art benannt habe, nimmt zudem unter den Calycophoriden eine eigenartige Stellung ein. In ihrem Habitus an eine Praya oder, genauer gesagt, an die von mir begründete Gattung *Lilyopsis* sich anschliessend, zeigt sie nicht nur unter allen Calycophoriden den complicirtesten Bau, sondern auch gleichzeitig Anklänge an Struktureigenthümlichkeiten der Physophoriden. Fangfäden mit verschieden gestalteten Nesselknöpfen und mundlose Tasterpolypen: das sind Auszeichnungen, welche man bisher als ausschliessliche Charaktere der Physophoriden in Anspruch nahm. Nun treten zweierlei Fangfäden auch bei *Stephanophyes* auf; die einen in gewohnter Weise an der Basis der Magenschläuche sich inserirend mit den für die Calycophoriden charakteristischen nierenförmigen Batterien, die anderen an mundlosen polypoiden Anhängen befestigt mit ganz aberrant gestalteten eichelförmigen Nesselknöpfen. Grund genug, einer so eigenartigen Gattung eine eingehendere Untersuchung zu widmen, zumal sie für die Kenntniss des feineren Baues der Nesselknöpfe und der Geschlechtsthiere ein geradezu klassisches Objet abgibt.

Allgemeiner Theil.

1. Vorkommen.

Stephanophyes superba erschien im Winter 1888 vor Orotava von Januar bis März vereinzelt und selten. Zwei jugendliche Colonien zeigten sich am 13. Januar und am 10. März; ein grösseres Bruchstück, welches ich auf Taf. I, Fig. 2 und auf Taf. III, Fig. 1 dargestellt habe, fischte ich am 20. Februar. Am folgenden Tage gelang es mir die einzige intakte Colonie zu erbeuten; ein wahres Prachtexemplar mit wohl erhaltenen Hauptschwimmglocken, das ich auf Taf. I, Fig. 1 in natürlicher Grösse abbilde.

Es fällt demnach die Erscheinungszeit der *Stephanophyes* an den Canarischen Inseln zusammen mit dem reichlicheren Auftreten pelagischer Organismen an der Oberfläche. Während von September bis Anfang Januar die Ausbeute an auffälligen Formen, nicht minder auch das Quantum von Organismen recht geringfügig war, so begann erst nach Eintritt des neuen Jahres die Oberfläche sich zu beleben.

Zu besonderer Gemüthung gereicht es mir indessen, den Nachweis führen zu können, dass auch dem Mittelmeer diese seltene Siphonophore nicht fehlt. Durch den unermüdlichen

Conservator der Zoologischen Station in Neapel, Salvatore lo Bianco, erhielt ich Bruchstücke einer Calycocephoride zugesendet, welche am 9. December 1884 und am 27. Januar 1887 im Golfe von Neapel gefischt waren. Eine genaue Prüfung der conservirten Stammstücke ergab eine bis in das Detail gehende Uebereinstimmung mit der an den Canaren lebend beobachteten Stephanophyes.

2. Gesamthabitus.

Taf. I.

Die Colonie wird in ihrer ganzen Länge von einem Stämme (tr) durchzogen, der auf der Ventralseite die mannigfachen Anhänge trägt. Er kann nicht, wie der langgezogene Stamm der meisten übrigen Siphonophoren, bei der Contraction zu einer engen Spirale aufgerollt werden, sondern verstreicht gestreckt von Gruppe zu Gruppe in sehr flachen Schwibbogen. Die eigenthümliche dachziegelförmige Anordnung der Deckstücke setzt zudem der energischen Contraction des Stammes ein Hinderniss entgegen, ähnlich wie das für die von mir als *Lilyopsis rosea* beschriebene Calycocephoride und für die Gattung *Crystallodes* unter den Physophoriden zutrifft.

An dem vorderen (oberen oder proximalen) Ende des Stammes inseriren sich die Hauptschwimmglöcken (n). Die einzige Exemplar, an dem ich die letzteren erhalten fand, besass vier kranzförmig in einer Ebene gelagerte Glocken (n^1 — n^4) von mützenförmiger Gestalt. Drei derselben waren von ungefähr gleicher Größe, während die vierte (jüngste) Glocke (n^4) kaum halb so gross war, wie die übrigen. Die Schwimmglöcken ähneln jenen von *Praya* und *Lilyopsis*; sie sind abgerundet und entbehren im entwickelten Zustand scharfer Firsten auf der Exumbrella. Die subumbrellare Schwimmhöhle ist von ungewöhnlicher Tiefe; auf ihr verlaufen die beiden seitlichen Gefäße in arabeskenähnlichen Windungen. Mehrere Reserveschwimmglöcken auf verschiedenen Entwicklungsstadien finden sich am Ende des Stammes zwischen den grossen definitiven Glocken. Eine hervorragende Auszeichnung der letzteren beruht auf der merkwürdigen Gestaltung des Oelbehälters (c. ol.). Der obere Ast desselben löst sich nämlich durch regelmässige dichotome Gabelung in zahlreiche Seitenzweige auf, die meist knopfförmig anschwellen und hochroth gefärbt einen kleinen Oeltropfen bergen.

Die übrigen Anhänge des Stammes sind in Gruppen vertheilt und zwar besteht jede Gruppe aus einem Magenpolyp mit ansitzendem Fangfaden, aus einem Deckstück, aus mehreren, entweder männlichen oder weiblichen Gonophoren und aus einer Specialschwimmglöcke. Dazu gesellen sich noch in den Internodien zwischen jeder Gruppe tasterartige Polypen mit heteromorphen Nesselknöpfen.

Die Magenschläuche (p) lassen schöner als bei irgend einer der mir bekannten Siphonophoren die Theilung in vier Abschnitte, nämlich in einen auffällig langen Stiel (ped.), in einen engen Basal- oder Vormagen (b. g.), in den eigentlichen verdaunenden Hauptmagen (st.) und in den Mundrüssel (pr.) erkennen (Taf. III, Fig. 1). Sie sind durchsichtig; der Vormagen schillert an den jungen Polypen zart smaragdgrün, bei den älteren gelbgrün, während der Hauptmagen mit dem Rüssel einen leisen Stich in das Violette anfweist.

An der Grenze zwischen Stiel und Vormagen inseriren sich die Haupttentakel (t.) mit ihren lang gestielten nierenförmigen, zart fleischroth gefärbten und mit einem Angel-faden versehenen Nesselknöpfen (n. u.).

Die Deckstücke (br.) sind auffällig gross und gleichen ungefähr einer Seemannsmütze (Südwester). Sie schieben sich dachziegelförmig übereinander und decken mit ihren Seitenteilen die übrigen Stammhänge. Ein aus dem Stainme entspringendes Hauptgefäß durchsetzt sie auf der Unterseite und gibt lange Seitenäste ab (c br.¹—c. br.⁶). Die Aeste schwollen ebenso wie die Gabeläste des Oelbehälters an ihrem mit einem kleinen Oeltropfen ausgestatteten Ende knopfförmig an. Drei dieser Anschwellungen sind an den älteren Deckstücken hochroth gefärbt.

Die Geschlechtsthiere oder Gonophoren (go.) sitzen zu 5—8 traubenförmig vereint an der Basis der Magenschläuche und zwar an der distalen (den Schwimmglocken abgewendeten) Seite. Männliche und weibliche Gonophorentrauben alterniren an demselben Stocke; jede Geschlechtstranbe besteht entweder nur aus männlichen oder nur aus weiblichen Individuen in verschiedenen Altersstadien. Die erwachsenen männlichen Gonophoren (go. ♂) weisen eine kleine Umbrella, aus der ein ungemein langes fleischroth oder orange gefärbtes Mannbrium (ma. ♂) hervorragt. Die weiblichen Gonophoren (go. ♀) haben ebenfalls die Gestalt einer kleinen Meduse, deren Mannbrium durch drei oder vier grosse durchsichtige Eier mächtig geschwollen erscheint. Die ausgebildeten männlichen und weiblichen Gonophoren sind deutlich gestielt.

Mit der Gattung *Lilyopsis* theilt Stephanophyes das Auftreten von sterilen Special-schwimmglocken (n. sp.). Dieselben inseriren sich ebenfalls distal neben den Magenschläuchen. Sie sind bilateral gebaut, entbehren eines Mannbrirms und besitzen einen relativ grossen, schräg gestellten Schwimm sack, dessen mit einem Velum versehene Mündung distal gewendet ist. Sie werden ebenso wie die Hauptschwimmglocken durch Reservespecialglocken ersetzt, welche an ihrer Basis knospen.

Mitten in den Internodien (in.), d. h. in den Zwischenräumen zwischen zwei benachbarten

Gruppen sitzen die unter den gesammten Calycothoriden bis jetzt allein bei Stephanophyes nachgewiesenen mundlosen Polypoide (pa.) (Taster) mit den heteromorphen Tentakeln (t. pr.). An den jüngeren Gruppen tritt nur ein Polypoid mit zugehörigem Fangfaden auf, an den älteren findet man dagegen deren zwei oder drei. Meist sind letztere dann an einem gemeinsamen aus dem Stamm entspringenden Stiele befestigt; gelegentlich sind sie jedoch getrennt. Die Polypoide sind sehr klein und mundlos; die Fangfäden entspringen an der Grenze von Stiel und Taster. Sie sind mit zahlreichen kleinen, ganz kurz gestielten eichelförmigen Nesselknöpfen besetzt, die eines Angelfadens entbehren.

Selten treten neben den Polypoiden auch Gonophorengruppen (Taf. III, Fig. 8 u. 9) oder gar junge Magenschläuche mit zugehörigen Fangfäden (Taf. I, Fig. 2, p. in.) auf.

Eine Loslösung der einzelnen Gruppen, die dann als Eudoxien längere Zeit fortleben, kommt Stephanophyes nicht zu. Dagegen trennen sich gelegentlich grössere Stammstücke mit zahlreichen Gruppen los, die dann offenbar noch längere Zeit hindurch in der See flottieren und auch an Grösse zunehmen. Die Ausbildung von Specialschwimmglocken ermöglicht es ja solchen losgelösten Stammtheilen aktive Schwimbewegungen auszuführen. Fig. 2 auf Taf. I und Fig. 1 auf Taf. III sind derartigen Bruchstücken entnommen, wie sie bis jetzt allein auch im Mittelmeer zur Beobachtung gelangten.

Stephanophyes superba ist die zarteste aller mir bekannten Siphonophoren. Nach wenigen Stunden beginnt die eingefangene Colonie trotz aller Vorsichtsmassregeln sich aufzulösen. Nur die Gonophoren und die Nesselbatterien lassen sich leidlich conserviren und zu nachträglichem Studium verwerthen.

Ihre vollendete Zartheit und Durchsichtigkeit, der Reichthum ihrer Anhänge, das graziöse Spiel der heteromorphen Fangfäden, die energischen Pumpbewegungen der Haupt- und Specialschwimmglocken, die hochrothe Färbung der knopfförmigen Anschwellungen mit ihren glänzenden Oeltropfen in den Schwimmglocken und Deckstücken, der smaragdene Schiller der Magenpolypen, die wie hingehaucht erscheinenden grossen kugeligen Eier und die leicht fleischroth gefärbten Manubrien in den zarten weiblichen und männlichen Gonophoren — das Alles vereinigt sich, um Stephanophyes bei ansehnlicher Grösse zu einer der pomposesten und duftigsten Erscheinungen in der pelagischen Thierwelt zu stempeln.

3. Die Familie der Stephanophyiden und ihre Stellung im System.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass unter allen bekannten Calycothoriden die von mir begründete Gattung *Lilyopsis* der Gattung Stephanophyes am nächsten steht. Unter dem

Namen *Lilyopsis* vereinigte ich¹⁾ jene früherhin zu *Praya* gerechneten Diphyiden, welche durch abgerundete, scharfer Firsten entbehrende Hauptschwimmglocken und Deckstücke, durch das Auftreten von Specialschwimmglocken und am Stämme reifender Gonophorentrauben charakterisiert sind.

Das sind Auszeichnungen, welche durchweg auch der Gattung *Stephanophyes* zukommen. Dazu gesellt sich eine ähnliche Gestaltung der dachziegelförmig angeordneten Deckstücke, welche bei beiden Gattungen von sechs Gefässästen durchsetzt werden. Wenn ich dem noch hinzufüge, dass die jugendliche *Stephanophyes* nur zwei Hauptschwimmglocken mit einfaches gabeltheiligem Saftbehälter aufweist (Taf. II, Fig. 1), so hätte ich der wesentlichen übereinstimmenden Charaktere Erwähnung gethan.

Diesen gemeinsamen Zügen im Aufbaue der beiden Colonien stehen aber andererseits wichtige unterscheidende Merkmale gegenüber. *Stephanophyes* besitzt im erwachsenen Zustande mehrere kranzförmig in einer Ebene angeordnete Schwimmglocken mit vielfach dichotom getheiltem Saftbehälter. Die merkwürdigste Auszeichnung bilden indessen die heteromorphen Tentakel, welche an kleinen mundlosen Polypoiden in den Internodien sich inseriren. Mehrere in einer Ebene angeordnete Schwimmglocken mit einem in zahlreiche Aeste aufgelösten Oelbehälter, heteromorphe Tentakel und mundlose Polypoide: das Alles sind Charaktere, welche keine bis jetzt beschriebene Calycophoride aufweist. Letztere sind überhaupt nur von Physophoriden bekannt geworden. Wenn ich nun vorschlage, für die Gattung *Stephanophyes* die neue Familie der Stephanophyiden zu begründen, so lege ich hierbei auf den letzteren Charakter mehr Werth, als auf die Mehrzahl der Hauptschwimmglocken. Seitdem es mir gelungen ist den Nachweis zu führen, dass bei allen Diphyiden am Anfangstheile des Stammes zahlreiche Reserveschwimmglocken auftreten, welche successive die beiden grossen Glocken verdrängen und ersetzen²⁾, ist zudem ja die scharfe Grenze zwischen Diphyiden und Polyphyiden verwischt, wenigstens insoweit, als sie auf der Zahl der Schwimmglocken basirt. Die Beziehungen zwischen Diphyiden und Polyphyiden werden noch innigere durch den Nachweis, dass bei *Stephanophyes* mehrere in einer Ebene gelagerte Glocken auftreten und dass dieselben bei der interessanten von Häckel bei Ceylon entdeckten Gattung *Desmophyes*³⁾ sich zu einer zweizeiligen Schwimmsäule gruppieren.

¹⁾ C. Chun. Ueber die cyklische Entwicklung der Siphonophoren. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin. 1885. XXVI. p. 528 (18).

²⁾ C. Chun l. c. p. 522 (12).

³⁾ E. Häckel. Report Siphonophorae Chall. 1886. p. 170. Taf. XXX.

Die Stellung, welche ich der Familie der Stephanophyiden im Systeme der Calycophoriden anweise, ergibt sich aus der folgenden tabellarischen Uebersicht, wie sie im Wesentlichen bereits früherhin von mir mitgetheilt wurde^{1).}

Calycophoridae Leuckart.

- I. Fam. *Monophyidae* Claus.

 - I. Subf. *Sphaeronectidae* Huxley.
 - II. Subf. *Cymbonectidae* Häck.

II. Fam. *Diphyidae* Eschsch.

 - I. Subf. *Epibulidae* (*Diphyopsidae*) Häck.
 - II. Subf. *Abylidæ* L. Agass.
 - III. Subf. *Amphicaryonidae* Chun.
 - 1. Gen. *Amphicaryon* Chun.
 - 2. Gen. *Mitrophyes* Häck.²⁾

IV. Subf. *Prayidae* Koll.

 - 1. Gen. *Praya* Blainv.
 - 2. Gen. *Lilyopsis* Chun.

III. Fam. *Stephanophyidae* Chun.

Schwimmglocken abgerundet, nicht kantig, mit vielfach dichotom getheiltem Oelbehälter; zu mehr als zwei in einer Ebene gelagert; Stammgruppen mit dachziegel-förmig übereinander gelagerten abgerundeten Deck-stücken, die von 6 Gefässästen durchsetzt werden; mit Gonophorentrauben und Specialschwimmglocken. In den Internodien sitzen heteromorphe Tentakel an kleinen mundlosen Polypoiden. Die Gruppen lösen sich nicht als Eudoxien los.

¹⁾ C. Chun. Die Canarischen Siphonophoren. Sitzungsber. Akad. Wissenschaft. Berlin. 1888. XLIV.

2) Die Gattung *Mitrophyes* ist von Häckel (l. c. p. 131, Taf. 28) entschieden unrichtig beurtheilt worden. Er stellt sie zu den Monophyiden und zwar zu der Unterfamilie der Sphaeronectiden. Das Hauptmerkmal der neuen Gattung beruht nach Häckel in dem Auftreten eines eigenthümlichen schildförmigen Deckstückes, welches die einzige Schwimmglocke von oben deckt. Ich werde indessen nachweisen, dass dieses vermeintliche Deckstück einer atrophirten Schwimmglocke entspricht. Bei der nahestehenden Gattung *Amphicyaron* treten an jugendlichen Exemplaren zwei gleich grosse Schwimmglocken auf, von denen die eine sich schildförmig abplattet, ihre Subumbrella rückbildet und wie ein Deckstück in die intakt bleibende Glocke sich einsenkt. (S. Chun, Canar. Siph. p. 23.)

IV. Fam. *Desmophyidae* Häck.

Gen. *Desmophyes* Häck.

V. Fam. *Polyphyidae* Chun.

1. Gen. *Hippopodius* Quoy u. Gaim.
2. Gen. *Vogtia* Koll.

Vergleicht man das hier aufgestellte System der Calycophoriden mit dem von Häckel begründeten, so fällt zunächst der Mangel der beiden Häckelschen Familien: Eudoxidae und Ersaeidae auf. Ich habe diesen merkwürdigen Versuch Häckel's, die als Endoxien sich loslösenden Anhangsgruppen des Stammes als selbständige Familien neben den Muttercolonien aufzuführen, bereits früherhin zurückgewiesen¹⁾ und werde im Verlauf der späteren Darstellungen noch mehrfach Gelegenheit finden, auf das Unhaltbare einer solcher Gruppierung hinzuweisen. Nicht minder energisch hat sich auch Claus²⁾ gegen eine derartige Eintheilung ausgesprochen.

Im Grunde genommen gehen ja in dem Calycophoriden-Systeme Häckel's zwei Systeme einander parallel, von denen das eine auf die Gestaltung der Schwimmglocken, das andere auf die Anhangsgruppen des Stammes basirt ist. In morphologischer Hinsicht ist es vollkommen gleichgültig, ob diese Anhangsgruppen sich successive lösen oder ob sie sessil bleiben. Bei consequenter Durchführung des Eintheilungsprincipes hätte man diesem Umstande Rechnung tragen müssen, aber dann würde auch bald das Widersinnige einer solchen Systematik in die Augen gefallen sein. Häckel bleibt auf halbem Wege stehen und nimmt nur ab und zu einen Ansatz die Anhangsgruppen als getrennte Genera und Arten aufzuführen, indem er für diejenigen der Gattung *Praya* die neue Gattung *Eodoxella*³⁾ und für diejenigen von *Lilyopsis* die Gattung *Lilaea*⁴⁾ schafft.

In den beiden letzten Fällen muss ich die Berechtigung, dass die Gruppenanhänge von *Praya* und *Lilyopsis* überhaupt als ächte Endoxien aufgefasst werden, durchaus bestreiten. Ich habe früherhin darauf hingewiesen, dass wir nur dann von einer Endoxienbildung sprechen können, wenn die Gruppen von dem Stamme sich lösen lange bevor die Geschlechtsproducte in den Manubrien völlig heranreifen.⁵⁾ Stets wachsen diese frühzeitig sich loslösenden

¹⁾ Chun l. c. Canar. Siph. p. 12. (1152.)

²⁾ Claus, Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren. Arb. Zool. Inst. Wien. Tom. VIII, p. 15 (173).

³⁾ Häckel, Report etc. p. 108.

⁴⁾ Häckel, Report p. 124.

⁵⁾ Chun, Ueber Bau und Entwickelung der Siphonophoren. Sitzungsber. Berl. Akad. Wissensch. 1886, XXXVIII, p. 8 (688).

Endoxien unter oft wesentlicher Umbildung der Deckstücke ausehnlich heran, um dann in den successive sich loslösenden Genitalschwimmglocken die Geschlechtsprodukte zur Reife zu bringen.

Für Praya sowohl wie für Lilyopsis gelang es mir den Nachweis zu erbringen, dass in weiter Ausdehnung an dem Stämme die Geschlechtsprodukte in den sessil bleibenden Medusoiden heranreifen. Allerdings kommt es vor, dass solche Colonien nach dem Einfangen sich bald in einzelne Gruppen, bald in grössere Bruchstücke auflösen, die man gelegentlich auch im freien Meere antrifft. Selbst von Stephanophyes fand ich ab und zu eine einzelne Gruppe, die dann nach Haeckel als „Stephanaea“ einer neuen Gattung und Art zuzurechnen wäre. Eine derartige zufällige Loslösung der Anhangsgruppen, wie sie durch aussere Insulte (Welleuschlag etc.) oder nach dem Einfangen durch Mangel an absorbirter Luft in den engen Gefässen bedingt wird, kann unmöglich mit dem wahren Prozesse der Eudoxienbildung in gleiche Linie gestellt werden. Mit demselben Rechte, mit dem für diese zufällig sich lostrennenden Gruppen neue Gattungen und Arten geschaffen werden, müsste man auch für alle Physophoriden, deren Stammanhänge in Gruppen vertheilt sind, die sich gelegentlich lostrennen (ich erinnere nur an die häufig isolirt zur Beobachtung gelangenden Gruppen der Apolemia) neue systematische Kategorien aufstellen.

Schwer fasslich ist es mir, dass in einem Systeme, welches den stolzen Namen „System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage“ führt, nun Familien gebildet werden, deren einzelne Arten sich als Abkömmlinge von denkbar verschieden gestalteten Familien erweisen. Bricht denn nicht der berühmte Verfechter des biogenetischen Grundgesetzes mit allen seinen Anschanungen, wenn die Entwicklungsgeschichte so völlig in den Hintergrund gedrängt wird, dass man die Familien der Eudoxiden und Ersaeiden aufstellt, in welchen beiden Abkömmlinge von Monophyiden, Diphyopsiden und Prayiden neben einander figuriren?¹⁾ Was würde man dazu sagen, wenn bei sämtlichen in cyclischem Wechsel sich fort pflanzenden

¹⁾ Die Haeckelsche Familie der Ersaeiden umfasst vier Arten, nämlich Ersaea Gaimardi, E. compressa, E. dispar und Lilaea medusina, die alle durch den Besitz einer sterilen Specialschwimmglocke charakterisiert sind.

Ersaea compressa Haeck. ist identisch mit der durch Huxley zutreffend beschriebenen Eudoxia Lessonii Eschsch. Sie wird, wie ich nachwies, von Diphyopsis campanulifera Quoy und Gaim., der gemeinsten Canarischen Diphyide, die freilich Haeckel unter dem neuen Namen Diphyopsis compressa beschreibt, aufgeammt.

Für Ersaea dispar Haeck. ist der alte Speciesname Eudoxia Bojani Eschsch. willkürlich geändert worden. Auch diese Eudoxia Bojani hat Huxley zutreffend beschrieben. Ich wies nach, dass sie von einer neuen Monophyide, nämlich der Doramasia picta Ch. aufgeammt wird.

Lilaea medusina endlich ist keine ächte Eudoxie, sondern die Anhangsgruppe einer Prayide: Lilyopsis.

Organismen die auf ungeschlechtliche Weise erzeugten Generationen neben den heteromorphen durch geschlechtliche Thatigkeit entstandenen als selbständige Familien aufgeführt würden, ohne dass man sich um ihre Abstammung kümmert? Wie würde sich ein System der Bandwürmer ausnehmen, in dem einerseits die Proglottiden neben den Scolices als eigene Familie figuriren und in dem andererseits diejenigen Formen, deren Proglottiden sich nicht loslösen (entsprechend den Calycocephoriden mit sessil bleibenden Gruppenanhängen), scharf den auf die Scolices und auf die Proglottiden begründeten Familien gegenüber gestellt würden?

Wenn Haeckel geltend macht, dass man die Eudoxien aus praktischen Gründen ebenso getrennt im System aufzuführen müsse, wie die Hydromedusen und ihre Hydropolyphen-Ammen, so halte ich dem entgegen, dass ein System der Medusen ohne Berücksichtigung ihrer Abstammung stets ein künstliches und einseitiges bleiben wird. Insofern hat allerdings ein System der Medusen eine gewisse Berechtigung, als viele derselben sich direkt fortpflanzen. Wir kennen aber keine Eudoxie, deren Brut sich wiederum zu einer identisch gestalteten monogastrischen Colonie ansbildet, sondern wir vermögen für den überwiegend grössten Theil der Eudoxien jetzt mit Sicherheit die Muttercolonie anzugeben.

So erblicke ich denn in dem Versuch, die Eudoxien als selbständige Familien neben den polygastrischen Siphonophoren aufzuführen, nur einen Rückschritt bis zu den Zeiten Eschscholtz's, der sicherlich die monogastrischen Formen nicht als selbständige Gattungen würde aufgefasst haben, wenn ihm die genetischen Beziehungen zu den polygastrischen Calycocephoriden bekannt gewesen wären.

Spezieller Theil.

4. Die Hauptschwimmglocken.

Taf. II.

Im Gegensatz zu den an jeder Gruppe auftretenden Specialschwimmglocken bezeichne ich die am Vorderende des Stammes ausgebildeten grossen Glocken als Hauptschwimmglocken. Was ich über deren Struktur mitzutheilen vermag basirt auf der Untersuchung des einzigen am 21. Jan. 1887 erbeuteten Exemplares, an dem vier Hauptschwimmglocken — drei grössere und eine kleinere — ausgebildet waren (Taf. I, Fig. 1, n¹—n⁴). Man erwarte daher keine histologischen Details über Glocken, welche nach wenigen Stunden sich auflösten und dabei immerhin volle Aufmerksamkeit behufs Feststellung des Gefässverlaufes und des eigenartigen Verhaltens des Oelbehälters erforderten.

Die drei Glocken waren von relativ ansehnlicher Grösse, insofern sie eine Länge von etwas über 4 Centimeter und eine Breite von $2\frac{1}{2}$ Centimeter erreichten; die vierte, jüngste Glocke war kaum halb so gross. Sie sind von mützenförmiger Gestalt; ihre weiche Umbrellargallerte ist an der oberen axialen (dem Stämme zugewendeten) Seite mächtig entwickelt und bei seitlicher Ansicht zipfelartig ausgezogen (Taf. II, Fig. 3. und 4). Von vorn gesehen zeigt die Kuppe der Exumbrella eine leichte Einsenkung (Fig. 2). Eine ventrale dem Stämme zugekehrte Grube (Hydroecium), welche von zwei seitlichen Gallertwulsten begrenzt wird, ist nur sehr schwach ausgebildet (Fig. 4 hy).

Der glockenförmige Schwimm sack, welcher von der quergestreiften Subumbrellarmuskulatur ausgekleidet wird, ist ungewöhnlich gross. Der Längsdurchmesser (von der Mitte der Mündung bis zum Eintritt des Stilkanales gerechnet) ist kürzer als der Querdurchmesser. Zwei seichte Strukturen, die eine hinter der Mündung, die andere vor dem zipelförmig ausgezogenen oberen Ende (sie sind am deutlichsten an der Schwimmglocke n.³ Taf. I, Fig. 1 ausgeprägt) sind charakteristisch für die ausgebildeten Glocken. Das Velum ist breit: auf der Ventralseite jedoch schmäler als auf der dorsalen.

Die vier Subumbrellargefässer entspringen aus dem Stikanal (c. ped.), welcher bei der kleinen Glocke fast horizontal, bei den grösseren schräg aufwärts verläuft. Das dorsale Gefäß (c. d.) ist länger als das ventrale (c. v.); beide folgen den Krümmungen der Subumbrella in der Medianebene. Die seitlichen Gefässer sind in zahlreiche arabeskenähnliche Windungen gelegt. Im Grunde genommen lassen sich dieselben auf die zwei Schleifen eines liegenden σ zurückführen, von denen namentlich die aufsteigende Schleife vielfache Buchtungen aufweist, wie sie aus den Abbildungen der Taf. I und Taf. II ersichtlich sind. Die Einmündungsstellen der Seitengefässer in den den Schirmrand umkreisenden Ringkanal (c. c.) liegen der Einmündungsstelle des Ventralgefäßes weit näher als jener des Dorsalgefäßes (Taf. II, Fig. 2 und 5).

Aus dem Stikanal entspringen direkt an seiner Ursprungsstelle zwei starke Gefässtämme, welche dorsal und ventral die axiale Umbrellargallerte durchziehen (c. ol. und c. p.). Sie kommen bei den Amphicaryoniden und Prayiden ebenfalls vor und werden von Häckel als Mantelkanäle bezeichnet (Report p. 143). Dass der obere Kanal (c. ol.) dem Oelbehälter (Saftbehälter oder Somatocyst) der Monophyiden und übrigen Diphyiden homolog ist, wird von Häckel mit Recht hervorgehoben. Gerade dieser obere Ast zeigt nun eine unter den gesammten Calycophoriden einzig dastehende Configuration, insofern er durch regelmässige dichotome Gabelung sich in ein System von Seitenästen auflöst, die fast durch-

weg in hochroth gefärbte knopfförmige Anschwellungen enden. In jedem der Endknöpfe schwebt ein kleiner lichtbrechender Oeltropfen.

Der Oelbehälter war indessen bei den einzelnen Glocken nicht gleichmässig ausgebildet. Deutlich konnte der Nachweis geführt werden, dass er an den ältesten Glocken einfacher gestaltet ist, als an den jüngeren, welche eine Tendenz zu immer reicherer Entfaltung der Dichotomie aufweisen. Die Zahl der Gabeläste gibt uns geradezu eine Handhabe für die Altersbestimmung der einzelnen Glocken.

Am einfachsten verhielt sich die in Fig. 3 dargestellte grosse Glocke. Der Oelbehälter steigt bogenförmig gekrümmt aufwärts, beschreibt an der Stelle x einen Knick und beginnt dann bei x^1 sich dichotom jederseits in 7 Aeste zu gabeln, von denen 5 in hochrothe Endknöpfe auslaufen. Unter diesen Aesten sind jene beiden am längsten, welche annähernd horizontal (a) resp. ventral (b) längs der Subumbrella verstreichen.

Reicher ist die Dichotomie bei der in Fig. 2 von der vorderen (distalen) Seite dargestellten Glocke ausgebildet. Bei derselben fällt es auf, dass die Gabelung einige Asymmetrien erkennen lässt, insofern auf der linken Glockenhälfte 10, auf der rechten nur 7 Endäste auftreten.

Die jüngste der 4 Glocken, welche kaum halb so gross war wie die übrigen, ist mit dem am reichsten gegliederten Oelbehälter ausgestattet. Ich habe sie in Fig. 4 von der linken Seite abgebildet. Der ventrale Mantelkanal (c. pa.) ist ebenso wie bei den älteren Glocken relativ kurz und sanft gebogen. Der dorsale Ast steigt schräg aufwärts und wird durch wiederholte Dichotomie in nicht weniger als 14 Seitenäste zerlegt, von denen die oberen neun eine dorsale, die unteren fünf eine ventrale Gruppe bilden. Auch hier fallen in der ventralen Gruppe zwei stärkere Aeste auf, von denen der eine (a) mehr horizontal, der andere (b) ventral verstreicht.

Dass tatsächlich mit dem zuletzt dargestellten Verhalten des Oelbehälters noch nicht das Maximum der Gabeläste erreicht sein möchte, lehrt die Configuration der ältesten Reserveglocke (Fig. 6). Bei dieser wird der Oelbehälter durch ein Wurzelwerk kurzer Ausstülpungen repräsentirt, von denen nur zwei ventral gerichtete (a u. b) kanalartig ausgezogen sind. Die übrigen beginnen erst stummelförmig sich anzulegen, deuten aber hier und da die Tendenz zu einer Bifurcation an. Nach den einzelnen knospenartigen Ausstülpungen zu schliessen, müssten wenigstens 16 Gabeläste auf jeder Seite ausgebildet werden.

Dem hier über die Hauptschwimmglocken Mitgetheilten will ich noch die kurze Bemerkung hinzufügen, dass an der Ventralseite des Schirmrandes dem Ringgefäß entlang

eigenartige Bildungen auftreten, welche an die Randkörper der Medusen erinnern. Da die Glocken sich rasch auflösten, so vermochte ich leider nicht die Struktur dieser an den jungen Glocken dunkelrosa gefärbten Randkörper (Fig. 1 u. 6) zu studiren. Auf ähnliche Bildungen werde ich noch bei Schilderung der Specialschwimmglocken hinweisen.

Aus den Darlegungen über den Bau der Hauptschwimmglocken geht hervor, dass die Colonie eine Art von Metamorphose durchläuft, insofern die älteren Glocken einen einfacheren Bau des Oelbehälters erkennen lassen, als die jüngeren. Thatsächlich springt denn auch dieses Verhalten noch mehr in die Augen, wenn man den Bau der Schwimmglocken jugendlicher Colonien in Betracht zieht. Ich habe zweimal solche junge Exemplare von *Stephanophyes* beobachtet, an denen ebenso wie bei *Lilyopsis* nur zwei Schwimmglocken ausgebildet waren.

Die Glocken, welche ich in Fig. 1 auf Taf. II abbilde, massen in der Länge einen Centimeter. Sie waren, abgesehen von einigen unwesentlicheren Verschiedenheiten in dem Verlauf der arabeskenähnlichen Windungen der seitlichen Gefässe, von ziemlich gleicher Gestalt. Im Gegensatze zu den Glocken der erwachsenen Colonie ist die Gallerte an der Axialseite der Umbrella weniger mächtig ausgebildet. Der Oelbehälter (c. ol.) ist an beiden Glocken einem V ähnlich gegabelt; beide Gabeläste laufen in ungefärbte kugelige Anschwellungen aus.

Dass indessen die einfache Gabeltheilung nur der Vorläufer für eine complicirte Dichotomie ist, lehrt der Bau der Reserveglocken, welche zwischen den beiden grossen Glocken dem Stammende aufsitzen. An denselben treten zudem Strukturverhältnisse auf, die Beachtung verdienen, weil sie an den ausgebildeten Glocken verwischt erscheinen. Fig. 7 stellt die Reserveglocken einer jungen Colonie mit zwei definitiven Glocken dar. Zwei Reserveglocken (A u. B) sind in ihrer Entwicklung weit vorgeschritten, während drei weitere noch nicht über die knospenartige erste Anlage hinausgekommen sind. Ihre Umbrellargallerte ist noch sehr dünn, der Schwimmsack fast halbkreisförmig. Die Arabeskenwindungen der Seitengefässe sind deutlich angelegt, während der nahe der Kuppe einmündende Stikkanal noch sehr kurz erscheint. Die Anlagen des ventralen und dorsalen Astes der Mantelgefässe (c. p. und c. ol.) sind scharf ausgeprägt. Letzterer erweist sich bei der Vorderansicht (Fig. 8) dichotom gegabelt und distal bruchsaekförmig verbreitert. Betrachtet man diese Anlage des Oelbehälters von oben (Fig. 9), so deuten mehrere Ausbuchtungen die beginnende Dichotomie

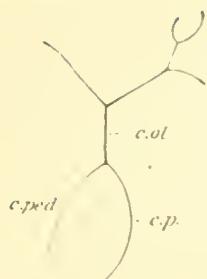


Fig. 1. an. Thatsächlich habe ich denn auch am 26. Januar eine junge Colonie beobachtet, deren Oelbehälter auf der rechten Seite drei Gabeläste aufwies, auf der linken dagegen ungegabelt war. (Vergl. die nebenstehende Figur 1.) Ein besonderes Interesse beansprucht weiterhin die Art, in welcher die Verdickung der Umbrellargallerte erfolgt. Da ja ein wesentlicher Charakter der ausgebildeten Glocken in dem Mangel von scharfen Firsten liegt, so möchte man erwarten, dass die Umbrellargallerte sich ziemlich gleichmässig verdickt. Die genauere Untersuchung belehrt indessen von dem Auftreten zweier Firsten, welche schräg von dem Gabelende des Oelbehälters bis in die Nähe der Einmündung des Ventralgefäßes verstreichen (cr. Fig. 7 u. 8). Die Firsten sind stumpf gezähnt und laufen dorsalwärts in zwei flügelartige Gallertwülste aus (al. Fig. 8), zwischen denen eine tiefe Einbuchtung auftritt. Die der erwachsenen Colonie angehörige älteste Reserveglocke (Fig. 6) zeigt eine ähnliche Anlage. Die gezähnelten Firsten (cr.) haben sich hier ventralwärts genähert, während die dorsalen Gallertflügel (al.), der mächtigen Ausdehnung des Oelbehälters folgend, sich zipfelartig ausziehen. Endlich hat sich als dritte Gallertpartie, von der aus die Verdickung der Umbrellargallerte erfolgt, noch jene abgehoben, welche um den Stilkanal und das ventrale Mantelgefäß ausgebildet ist. Offenbar geben die allmählig nach der Ventralseite rückenden Firsten die erste Anlage für die beiden Ventralflügel ab, die allerdings bei Stephanophyes nur schwach entwickelt sind und nicht zur Aufnahme des Stammes in ein Hydroecium Verwendung finden. Es ist nicht zu erkennen, dass das Unvermögen den Stamm zu enger Spirale zu contrahiren, in Correlation mit der schwachen Ansbildung der Ventralflügel steht.

5. Die Gruppenanhänge des Stammes.

Bekanntlich erfolgt bei den Calyceophoriden die Bildung der Stammgruppen an dem oberen Stammende. Dort findet man zunächst die Anlagen für die Reserveschwimmglocken und diejenigen für die jüngsten Stammgruppen. Die distalen Gruppen, welche sich zudem häufig als Endoxien lösen, sind die ältesten, während in proximaler Richtung die Gruppen successive an Grösse und Alter abnehmen. Bei keiner Calyceophoride ist bis jetzt eine interkalare (oder internodiale) Neubildung von Gruppen nachgewiesen worden. Eine solche kommt lediglich einem Theile der Physophoriden zu und erfolgt hier, wie ich das speciell für Halistemma nachzuweisen vermochte¹⁾, theilweise nach complicirten, aber streng festgehaltenen Gesetzen.

¹⁾ Chun I. c. Canar. Siph. p. 27—30. (1167—1170.)

Zeigt nun Stephanophyes in dem Auftreten internodaler mundloser Polypoide mit heteromorphen Fangfäden und Nesselknöpfen einen Charakter, der allen bekannten Calyco-phoriden fremd ist, so wird wiederum eine Analogie mit Strukturverhältnissen der Physophoriden dadurch bedingt, dass sie die einzige Calyceophoride repräsentirt, bei welcher eine internodiale Neubildung von Gruppen nachweisbar ist.

Um diese Thatsache genauer zu begründen, so sei nochmals auf die im allgemeinen Theil beschriebene Anordnung der Gruppen hingewiesen. Dieselben setzen sich aus einem Magenschlauch mit dem zugehörigen Fangfaden, aus einem Deckstück, einer Specialschwimmglocke und einer männlichen oder weiblichen Gonophorentraube zusammen.

Die einzelnen Constituenten einer derartigen Gruppe nehmen aus vier nebeneinander liegenden Knospen ihre Entstehung. Die dorsale Knospe liefert die Deckschuppe, die ventrale den Magenschlauch mit seinem Tentakel. In näherer Beziehung zu der letzteren Knospe stehen die beiden mittleren Knospen, welche stets distal (dem Stammende zugewendet) rechts neben der Anlage des Magenschlauches auftreten. Die eine derselben bildet sich zu der Specialschwimmglocke aus, die rechts neben ihr liegende liefert die Anlage der Gonophorentraube.

Die vier Knospen halten bei ihrer Weiterentwicklung nicht gleichen Schritt, insofern der Magenschlauch mit dem Fangfaden in seiner definitiven Ausbildung voraneilt. Darauf folgt zunächst das Deckstück, späterhin die Specialschwimmglocke, welche in distaler Richtung von dem Magenschlauch abrückt. Zuletzt bildet sich die Genophorentraube aus, welche stets der Basis des Magenschlauches distal ansitzt.

An einer jugendlichen Gruppe (Taf. III, Fig. 4) beobachtet man daher folgende Anordnung. Der Magenschlauch mit dem Fangfaden (t) ist nahezu völlig entwickelt, das Deckstück (br.) hat die 6 Gefässäste ausgebildet und deutet seine definitive Form bereits an, die Specialschwimmglocke (n. sp.) sitzt distal, noch wenig in ihrer Ausbildung vorgeschritten, dem stilförmigen Endabschnitt des Magenschlauches (p. p.) an, während die Gonophorenanlage (g. pr.) zwar eine weitere Knospe differenzirt hat, aber sonst über ihre erste knospenförmige Anlage noch wenig hinausgekommen ist.

Deutlich lässt es sich nachweisen, dass diese Gruppen in distaler Richtung an Grösse zunehmen. Zwischen ihnen treten nun internodal die kleinen mundlosen Polypoide mit den heteromorphen Fangfäden entweder in der Einzahl oder bis zu Vieren gruppenweise vereint auf. Eine Größenzunahme, welche auf ein höheres Alter der distalen Gruppen hindeuten könnte, lässt sich bei ihnen nicht deutlich erkennen.

Bevor ich nun die Thatsachen anführe, welche eine internodiale Neubildung von Stammhängen beweisen, dürfte es angezeigt sein, die Frage zu erörtern, ob die Polypoide mit ihren heteromorphen Tentakeln den übrigen Stammgruppen homolog sind oder ob sie internodiale Bildungen *sui generis* repräsentiren. Für beide Auffassungen lassen sich gewichtige Gründe geltend machen.

Betrachtet man die internodialen Polypoide als homolog den übrigen Stammgruppen, so ist man zu der Annahme gezwungen, dass an ihnen die Ausbildung von Deckstücken, Specialschwimmlocken und Gonophoretrauben unterdrückt wird, während gleichzeitig die Mündöffnung des Magenschlauches verschlossen blieb. So wenig wahrscheinlich auch eine derartige Auffassung von vornherein erscheint, so lassen sich doch Thatsachen anführen, welche in diesem Sinne gedeutet werden können. Neben den Tastergruppen habe ich nämlich in zwei Fällen wohl entwickelte Gonophoretrauben beobachtet. Fig. 8 auf Taf. III stellt eine weibliche Gonophoretraube dar, welche direkt neben zwei Polypoiden eines Internodiums ausgebildet ist. Die benachbarten Stammgruppen waren normal entwickelt und mit männlichen Gonophoretrauben neben den Magenschläuchen ausgestattet.

Noch mehr in das Gewicht fällt indessen die Thatsache, dass an den Magenschläuchen der jüngsten (obersten) Gruppen Fangfäden sitzen, welche ausschliesslich die kleinen eichelförmigen Nesselknöpfe entwickeln, wie sie für die Tentakeln der Taster charakteristisch sind. Erst an den älteren Magenschläuchen treten Fangfäden auf, an denen die für alle Calycothoriden charakteristischen nierenförmigen Nesselknöpfe mit einem Angelfaden knospen. Bei der intakten Colonie und zwar sowohl bei der auf Tafel I dargestellten erwachsenen, wie bei den jugendlichen Colonieen, nimmt man daher an dem oberen Stammtheile lediglich Fangfäden mit den kleinen kurz gestielten, eines Angelfadens entbehrenden Nesselknöpfen wahr. Eine derartige Gruppe, welche dem Anfangstheil des Stammes einer jugendlichen Colonie entnommen ist, habe ich in Fig. 4, Tafel III dargestellt.

Da aus diesem Befunde hervorgeht, dass sämmtliche Magenschläuche, deren Fangfäden mit den grossen nierenförmigen Batterien ausgestattet sind, früherhin heteromorphe Tentakel besassen, so liegt die Frage nahe, auf welche Weise ein Wechsel der Nesselknöpfe bewerkstelligt wurde. Ich vermuthe aus gleich zu erwähnenden Gründen, dass beiderlei Nesselknöpfe an demselben Fangfaden knospen, nachdem eine Zeit lang die Bildung von Nesselknöpfen überhaupt sistirte. Man trifft nämlich gelegentlich junge Magenschläuche an, deren Fangfäden trotz beträchtlicher Länge keine Nesselknöpfe aufweist (Taf. I, Fig. 2, p. in.). Die

Möglichkeit ist nicht zu bestreiten, dass an diesem Tentakel zunächst die eichelförmigen kleinen Nesselknöpfen differenziert wurden und dass dann die Neubildung derselben an der Tentakelwurzel eine Unterbrechung erlitt, während allmälig die terminalen Batterien entladen und verbraucht wurden. Einen sicheren Beweis für die Annahme, dass späterhin an solchen Fangfäden die heteromorphen nierenförmigen Batterien mit Angelfäden knospen, würden freilich nur solche Tentakel liefern, an denen distal die primären eichelförmigen und proximal die sekundären nierenförmigen Nesselknöpfe auftreten. Derartige Tentakel sind von mir allerdings nicht beobachtet worden.

Angesichts der Thatsache, dass ein Wechsel der Nesselknöpfe an den Magenschläuchen auftritt, erhält die Auffassung, dass die mundlosen Polypoide rückgebildete oder wenigstens auf einem früheren Stadium verharrende Magenschläuche mit den primären Nesselknöpfen repräsentieren, eine neue Stütze.

Wenn ich nun trotzdem mich der Ansicht zuneige, dass die mundlosen Polypoide mit ihren Fangfäden internodiale Neubildungen repräsentieren, welche sekundär zwischen den Stamngruppen auftreten, so stütze ich mich auf folgende Thatsachen.

An dem Anfangsteil des Stammes fehlen zwischen den jungen Gruppen die Polypoide, in der mittleren Stammregion treten sie in der Einzahl auf (Taf. III, Fig. 2), an dem distalen Stammende findet man häufig zwei oder drei Polypoide in jedem Internodium (Taf. I und Taf. III, Fig. 1). In letzterem Falle sind gelegentlich zwei oder gar auch drei an einem gemeinsamen Stiele befestigt. Diese Thatsache lässt nur die Deutung zu, dass zwischen den älteren Gruppen eine Neubildung von Polypoiden stattfindet.

Unzweifelhaft wird aber die Neubildung von Stammanhängen zwischen den älteren Gruppen dadurch bewiesen, dass ausser den Polypoiden auch junge Magenschläuche mit ihren Tentakeln in den Internodien angelegt werden. Entweder treten derartige Magenschläuche in der Einzahl neben den Tastern auf (Taf. I, Fig. 2, p. in.) oder sie bilden zu mehreren dicht nebeneinander stehend eine förmliche Brut internodialer Magenschläuche. Gerade jene Gruppe, welche bereits oben wegen der Ausbildung einer weiblichen Gonophoretraube neben den Tastern erwähnt wurde (Taf. III, Fig. 8), lässt auf der Hinterseite (*ibid.*, Fig. 9) zwei junge Magenschläuche (p. in.) erkennen, deren Stiel schon ziemliche Länge erreicht hat. Nesselknöpfe fehlen an den zugehörigen Tentakeln. Ein anderes Mal beobachtete ich an einem isolirten Stammstücke im Umkreise von vier mundlosen Polypoiden nicht weniger als sechs dicht nebeneinander sitzende junge Magenschläuche von verschiedener Grösse, deren Tentakel ebenfalls durchweg der Nesselknöpfe entbehrten. Selbstverständlich wird man unter

die Kategorie solcher internodialer Neubildungen auch die eben erwähnte Gonophorentraube zu rechnen haben.

Fassen wir alle diese Thatsachen zusammen, so ergibt sich, dass als internodiale Neubildungen zwischen älteren Gruppen sowohl die mundlosen Polypoide mit heteromorphen Tentakeln, Magenschläuche und Gonophorentrauben auftreten. *Stephanophyes superba* repräsentirt somit die einzige bis jetzt bekannt gewordene Calycophoride, bei welcher zwischen ältere Gruppen neue Stammanhänge sekundär eingeschaltet werden.

Sämmtliche Stammanhänge knospen bekanntlich an der Ventralseite des Stammes. An dieser ist die Muskulatur, wie bereits Claus¹⁾ hervorhob, schwächer entwickelt, als an der Dorsalseite. Auf die zierliche Faltung der Längsmuskelblätter, wie sie auf dem Querschnitt entgegentritt (Taf. VII, Fig. 27), hat Claus ebenfalls zuerst hingewiesen. Die Längsmuskeln durchziehen nicht continuirlich den ganzen Stamm, sondern sie sind, wie dies namentlich an contrahirten Stammstücken deutlich hervortritt, in den Internodien unterbrochen. Der ganze Stamm ist demgemäß segmentirt und zwar fallen die Grenzen der Stammsegmente in die Mitte der Internodien.

Auf eine derartige Segmentirung des Stammes hat Korotneff²⁾ bei *Forskalia* hingewiesen, insofern nach seinen Angaben die von dem Stammkanal entspringenden Querkanäle regelmässig durch halbe Querzonen des Stammes getrennt werden.

6. Die Deckstücke.

Taf. III.

Die Schilderung der einzelnen Gruppenanhänge des Stammes beginne ich mit den complicirt gestalteten Deckstücken (br.), den einzigen Anhängen, welche auf die Dorsalseite des Stammes übergreifen. Sie nehmen ihre Entstehung aus jener der vier Knospen, welche dorsal oberhalb der Anlage des Magenschlauches gelegen ist (vide p. 568 [16]). Der entodermale Hohlraum der Knospe treibt frühzeitig fünf Divertikel, welche in einer Ebene gelegen sind. Dazw gesellt sich noch ein sechstes senkrecht auf den übrigen stehendes Divertikel (Taf. III, Fig. 5). Gleichzeitig plattet sich die Knospe ab und nimmt eine nahezu fünfeckige Gestalt an. Auf späteren Stadien (Taf. III, Fig. 4) beginnt sie über die linke Stammhälfte überzugreifen, indem sie sich deutlich in eine linke und rechte Hälfte sondert, welche distal durch

¹⁾ C. Claus, Ueber Halistemma Tergestinum. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878 p. 13.

²⁾ A. Korotneff, Zur Histologie der Siphonophoren. Mitth. Zool. Stat. Neapel 1884 p. 233.

einen tiefen Einschnitt getrennt werden. Nach Art eines Dachziegels mit dem proximalen Vorderrande sich schräg aufwärts stellend, greift sie über den Hinterrand der vorausgehenden Deckschuppe über. Die sechs Divertikel ziehen sich zu den sechs Gefässästen des Deckstückes (c. br.¹—c. br.⁶) aus. Sie entspringen von einem kurzen, auf der Ventralseite des Deckstückes in der Längsrichtung verstreichen Hauptgefäßstamme, welcher sich in zwei distale (c. br.¹ und ⁶) und in vier proximale Aeste (c. br. ², ³, ⁴, ⁵) gabelt. Von den letzteren verstreicht ein Ast (c. br.⁴) nach vorn median in der Richtung des Hauptgefäßes, während jener Ast, welcher bei der ersten Anlage der Gefäßdivertikel senkrecht auf den fünf übrigen angelegt wurde (c. br.³) bedeutend schwächer sich ausbildet und späterhin auf den vorderen medianen Ast (c. br.⁴) überrückt. Die Gallerte verdickt sich nach und nach namentlich auf der Dorsalseite mächtig, während die Seitenflügel links und rechts so weit über sämmtliche Stammanhänge übergreifen, dass sie vollständig geschützt innerhalb der vollendet durchsichtigen Deckschuppe liegen. (Taf. III, Fig. 3)

Das ausgebildete Deckstück lässt sich nicht unschwer auf das jugendliche in Fig. 4 dargestellte Stadium zurückführen. Isolirt man dasselbe und klappt man seine beiden Lappen auseinander (Taf. III, Fig. 6, welche ebenso wie Fig. 7 nach conservirtem Material entworfen ist), so fällt zunächst auf, dass es asymmetrisch gestaltet ist. Der vordere proximale Rand ist glatt und bogenförmig gekrümmt, der hintere dagegen wird durch eine tief einschneidende Furche in zwei ungleich grosse Lappen zerlegt (br. d. und br. s.). Der rechte Lappen (das Deckstück Fig. 6 ist von der ventralen, dem Stämme zugekehrten Seite dargestellt) ist schmäler als das linke. Letzterer faltet sich nach innen derart, dass er eine Scheide bildet, in welche der Magenpolyp und der contrahirte Fangfaden zu liegen kommen. (Fig. 3, 6 und 7 vag.)

Die sechs Gefäße sind von ansehnlicher Länge; sie enden in knopfförmige Anschwellungen, welche einen kleinen Oeltropfen enthalten. Ihre Anordnung ist im Princip die nämliche, wie die eben von der jugendlichen Deckschuppe geschilderte. Am längsten sind die beiden in den linken Lappen sich erstreckenden Aeste (c. br.⁵ und ⁶); am kürzesten ist jenes Gefäß, das sich senkrecht auf den fünf übrigen anlegte (c. br.³) und späterhin wie ein Seitenast von dem proximalen Mediangefässe (c. br.⁴) entspringt.

Die terminalen Anschwellungen der drei dorsal gelagerten Gefäße (c. br.², ³, ⁴) sind hochroth gefärbt, während diejenigen der ventral in die beiden Seitenlappen sich erstreckenden Aeste (c. br.¹, ⁵, ⁶) ungefärbt bleiben.

Die Anordnung der Gefäße bei seitlicher Ansicht ist auf den Figuren 1 und 2 nach dem lebenden Thier und in Fig. 7 nach einem conservirten Deckstück angegeben. An den

lebenden Stammstücken erscheint die Vertheilung der Gefässe auf den ersten Blick als eine sehr complicirte, weil die Flügel der Deckstücke dachziegelförmig übereinander greifen. Es fällt daher bei der Durchsichtigkeit des Objektes nicht leicht die zu einem Deckstück gehörenden Gefäßäste von jenen des vorausgehenden und des nachfolgenden zu sondern.

Die Befestigung der Deckstücke an dem Stamm ist eine sehr ausgiebige. Sie erfolgt vermittelst Muskelbänder, die von dem Stämme sich abzweigend und allmälig sich verschmälernd, sämmtliche Gefässe zur halben Länge oder gar bis zu zwei Dritteln begleiten. (Taf. VI, Fig. 1, c. br.⁴ mu.) Nur das mit c. br.³ bezeichnete Dorsalgefäß entbehrt der anliegenden Muskelfibrillen. Auf dem Querschnitt erkennt man, dass das Gefäß exzentrisch an der Seite gelegen ist und dass das Muskelbündel in zierliche Muskelblätter sich faltet. Die Gefäsmuskeln verstreichen auf der ventralen (dem Stämme zugekehrten) Gefäßhälfte.

Die wirksame Befestigung der Deckstücke an dem Stämme, dessen Contraktionen durch ihre dachziegelförmige Anordnung wesentlich beeinträchtigt werden, ist allein schon durch ihre ansehnliche Grösse bedingt. Obwohl sie bei der Conservirung etwas schrumpfen, so beträgt doch nach Messungen an conservirten Deckstücken ihre Breite immer noch 16 mm. und die Länge des rechten Lappens 13—15 mm.

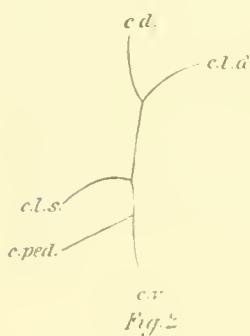
7. Die Specialschwimmlocken.

Die Specialschwimmlocke (n. sp.) nimmt ihre Entstehung aus einer Knospe, welche an der Basis des Magenschlauches links neben und etwas oberhalb der Geschlechtsknospe gelegen ist (Taf. III, Fig. 4). Die ausgebildete Glocke liegt ebenso wie die Gonophorentraube rechts zur Seite des Magenschlauches (Taf. II, Fig. 3). Nächst den Deckstücken sind die Specialschwimmlocken die umfangreichsten Stammhängen; mit ihrem Schirmrande bilden sie den ventralen Abschluss der Stammgruppen. Von den Hauptschwimmlocken werden sie um das Vierfache an Grösse übertroffen; Maasse, welche ich an conservirten (allerdings etwas geschrumpften) Specialglocken nahm, ergaben eine Länge von 13—15 mm und eine Breite von 10 mm, von denen 9—10 mm auf die Länge und 6 mm auf die Breite der Subumbrella kommen. Schon von ihrer ersten Anlage an sind sie seitlich comprimirt; ihre bilateral-symmetrische Form schliesst nicht aus, dass in dem Verlaufe der Umbrellargefässen deutliche Asymmetrien zum Ausdruck kommen.

Die Umbrellargallerte ist in der oberen Hälfte am mächtigsten entwickelt. Bei seitlicher Ansicht (Taf. III, Fig. 1) erscheint die Mitte des distalen und die obere Partie des proximalen Randes flügelförmig ausgezogen. Die Subumbrella nimmt eine schräge Stellung ein:

ihre Kuppe ist proximal, der Schirmrand distal, gewendet. Der dorsale (distale) Subumbrellarrand ist stärker convex gekrümmt als der ventrale. Das Velum (ve.) ist wohl entwickelt.

Der Gefässverlauf bietet manche Eigenthümlichkeit dar. Der Stilkanal (c. ped.) entspringt direkt oberhalb der Basis des Magenschlauches aus dem Stamm. Er zeigt eine zweifache Knickung, insofern er an dem Stamm eine Strecke weit nahezu horizontal verläuft, um dann in scharfem, fast rechtwinkeligem Knick abwärts zu biegen und wiederum in stumpfem Winkel schräg nach vorn sich wendend, die Kuppe der Subumbrella zu erreichen. Der horizontal verlaufende Theil wird durch Muskellamellen (mu.) an dem Stamm befestigt. Von dem Stilkanal geht ein dorsales und ein ventrales Mantelgefäß (c. p. d. und c. p. v.) ab.



Die vier Subumbrellargefäße sind bei ihrem Ursprung aus dem Stilkanal paarweise vereint. Wie aus der nebenstehenden Zeichnung hervorgeht, welche die Gefässvertheilung auf der Subumbrella von oben gesehen darstellt, so gabelt sich der Stilkanal (c. ped.) in das Ventralgefäß (c. v.) und in einen Ast, welcher das linke Seitengefäß (c. l. s.) abgibt. Durch eine weitere Dichotomie des rechten Astes entsteht das Dorsalgefäß (c. d.) und das rechte Seitengefäß (c. l. d.).¹⁾

Die Asymmetrie, welche schon bei dem Abgang der Gefäße sich geltend macht, tritt nun noch drastischer durch die Differenz in den Arabeskenwindungen der beiden seitlichen Gefäße hervor. Das linke Subumbrellargefäß beschreibt nämlich eine ζ -förmige Schleife, während das rechte mehrfach gewunden absteigt. Ihre Einmündungsstelle in den Ringkanal liegt in der Mitte zwischen jener des dorsalen und ventralen Gefäßes. Kleine seitliche Gefässtolonen kommen sowohl an dem linken Seitengefäß, wie auch gelegentlich an dem Ventralgefäß (Taf. II, Fig. 10) vor.

Eigenartige Bildungen finden sich an dem ventralen Schirmrande. Ich bezeichne dieselben als Randkörper, ohne indessen mit dieser Benennung eine Homologie mit den Siuneskörpern der Medusen andeuten zu wollen. Aehnliche Bildungen von dunkelrother Färbung finden sich, wie schon oben erwähnt wurde, an dem Schirmrande der Hauptschwimmglocken.

Was ich an conservirtem Materiale über diese Randkörper der Specialschwimmglocken zu ermitteln vermochte, ist Folgendes (Taf. VIII, Fig. 28 und 29).

¹⁾ Die Bezeichnung „linkes und rechtes Seitengefäß“ ist hier mit Rücksicht auf die Lagebeziehung der einzelnen Specialschwimmglocke zu der Gesamtkolonie gegeben. Würden wir ohne Rücksicht hierauf nur die isolirte Glocke betrachten, so kehrt sich die Bezeichnung gerade um.

Von der Einmündungsstelle des Ventralgefäßes in den Ringkanal an treten auf der linken Seite des Schirmrandes 12—14 Randkörper auf, welche successive an Grösse abnehmen. Die grössten messen 0,05 mm. und liegen gerade gegenüber der Einmündung des Ventralgefäßes; bisweilen findet man die drei bis vier grössten jenseits der Einmündung auf der rechten Seite des Schirmrandes. Selten reihen sich an letztere auch noch einige kleinere an. Der Ringkanal wird in seiner ganzen Ausdehnung auf der velaren Seite von einem ektodermalen Zellenstrang (ek.) begleitet. Dort, wo die kleinsten Randkörper auftreten (Fig. 29), findet man sie aus einer vergrösserten Ektodermzelle gebildet, welche die angrenzende Entodermzelle etwas gegen das Lumen des Ringkanals (e. c.) vordrängt. Gleichzeitig scheidet diese Ektodermzelle ^{a)} eine stark lichtbrechende Substanz (se.) an dem der Entodermzelle zugekehrten Rande aus. Da diese Substanz nach der Behandlung mit Ueberosmiumsäure sich intensiv schwärzt, so dürfte sie organischer Natur sein. An den grösseren Randkörpern (Fig. 28) findet man die lichtbrechende Substanz so vermehrt, dass sie die Entodermzellen halbkugelig gegen das Lumen des Ringkanals vordrängt. Im Umkreis der genannten Substanz liegen mehrere Ektodermzellen (a und b), von denen jedenfalls zwei ^{a)} direkt an der Sekretion betheiligt sind. Bisweilen ist das Secret noch in zwei Hälften getrennt; auch macht es den Eindruck, als ob die periphere, an den Ringkanal angrenzende Schichte sich schalenförmig von der centralen abhebe (Fig. 28).

Ueber die Deutung dieser Gebilde möchte ich mein Urtheil zurückhalten. Ich habe sie an dem lebenden Thiere nicht untersucht und vermag nicht zu entscheiden, ob das organische Secret als eine Linse oder gar als ein Otolith aufzufassen ist. Auch die Deutung dieser Gebilde als Leuchttorgane wäre nicht absurd. Hier kann nur die Untersuchung am lebenden Thiere und der Vergleich mit ähnlichen Bildungen bei der Gattung *Lilyopsis* entscheiden.

Die Entwicklung der Specialschwimmglocken verläuft dagegen analog derjenigen der Hauptschwimmglocken. Fig. 11 auf Taf. II stellt eine junge Specialschwimmglocke von dem Vorderende einer jugendlichen Colonie dar. An ihr ist die convexe Krümmung des proximalen Umbrellarrandes, die Bucht des Distalrandes und die schräge Stellung der Subumbrella deutlich ausgeprägt. Auch die Asymmetrie im Verlauf der seitlichen Subumbrellargefäße tritt deutlich hervor. Ein Gallertwulst (z) oberhalb des Schirmrandes verschwindet allmälig bei der Verbreiterung der Schirmhöhle. Die entwickelten Glocken jugendlicher Colonien sind, abgesehen von ihrer geringen Grösse, hauptsächlich durch den einfachen Verlauf der Seitengefäße charakterisiert. Das rechte Subumbrellargefäß verstreicht nahezu gestreckt zum Ringkanal, während das linke nur einen Knick erkennen lässt.

Ebenso wie die Hauptschwimmglocken werden auch die ausgebildeten Specialschwimmglocken durch Reserveglocken verdrängt und ersetzt. Ich habe derartige Ersatzglocken öfter, aber stets nur in der Einzahl an der Einmündung des Stilecanals der ausgebildeten Glocke im Stamm (also dicht neben der Gonophorentraube) beobachtet. Eine derartige in ihrer Entwicklung schon vorgesetzte Ersatzglocke bilde ich in Fig. 10, Taf. II von der erwachsenen Colonie ab. Sie lässt sich leicht auf die Form der jungen Specialglocke Fig. 11 zurückführen. Die Differenzen zwischen beiden beruhen wesentlich darauf, dass das ventrale Mantelgefäß tiefer in die Gallerte eingesenkt ist und dass die subumbralen Seitengefässer frühzeitig die Arabeskenwindungen andeuten. Auch ähnelt die Begrenzung des distalen und proximalen Umbrellarrandes mehr jener der Specialglocke einer grossen erwachsenen Colonie.

Die Darstellung der Specialschwimmglocken will ich nicht abschliessen, ohne mit einigen Worten ihres morphologischen Werthes zu gedenken. Zwei Möglichkeiten bieten sich nämlich bei der Beurtheilung ihres morphologischen Charakters dar. Entweder repräsentiren sie sterile Genitalglocken oder sie sind als Homologa der Hauptschwimmglocken zu betrachten. Für die erstere Ansicht spricht ihre Insertion neben der Gonophorentraube. Das ist aber auch der einzige Umstand, den man zu Gunsten der Auffassung, dass die Specialschwimmglocke einer sterilen Genitalglocke homolog sei, geltend machen könnte. Nie beobachtet man an ihr die Anlage eines für die Genitalglocke charakteristischen Manubriums, welches rückgebildet wurde, wohl aber theilt die Specialschwimmglocke mit der Hauptglocke den Besitz eines ventralen und dorsalen Mantelgefäßes. Wenn auch der dorsale, dem Oelbehälter entsprechende Abschnitt nicht dichotom gegabelt ist, so genügt doch das Auftreten der Mantelgefäßes, die bis jetzt nie bei Genitalglocken zur Beobachtung gelangten, um die Auffassung berechtigt erscheinen zu lassen, welche in den Specialglocken Homologa der Hauptglocken erkennt, die in vielfacher Wiederholung und reducirter Gestalt auf der Ventralseite des Stammes an den einzelnen Gruppen auftreten. Dass das Vorkommen von Randkörpern und der Ersatz durch Reserveglocken ebenfalls Auszeichnungen sind, welche den Hauptschwimmglocken zukommen, sei nur nebenbei betont.

8. Die Magenschläuche.

Taf. III.

Wenige Siphonophoren dürften die Gliederung der Magenschläuche in vier verschiedene Abschnitte ebenso klar erkennen lassen, wie Stephanophyes. Von ungewöhnlicher Länge ist der dünnwandige und schlanke Magenstiel (Taf. III, Fig. 1 p. p.), insofern er mehr als ein

Drittel des ganzen Polypen ausmacht. Auf ihn folgt der dickwandige und scharf von dem Stiel abgesetzte Abschnitt, welchen bereits Leuckart¹⁾ als Basalstück (b. g.) bezeichnete. Der eigentliche verdauende Abschnitt oder der Hauptmagen (st) ist wiederum durch eine ringförmige Struktur deutlich von dem Basalmagen abgesetzt. Als vierten Abschnitt des Polypen könnte man endlich noch den rüsselförmigen Mundtheil (pr.) betrachten, der allerdings ganz allmählich in den Hauptmagen übergeht.

Die Polypen sind ungemein durchsichtig und entbehren intensiv gefärbter Leberschläuche in dem verdanenden Hauptmagen. An den Polypen jugendlicher Colonieen tritt an dem Basalmagen ein prachtvoll smaragd-grüner Schiller auf, welcher allein die Anwesenheit der wunderbar durchsichtigen Colonie in dem Wasser verräth. Die älteren Polypen dagegen zeigen an dem Basalmagen einen gelblichen Ton, während Magen und Rüssel einen zarten Stich in das Violette erkennen lassen. Dass sie ungemein contractil sind, bald lang sich strecken, bald rasch sich verkürzen, bald die Mundöffnung schliessen und den Magen aufblähen, bald den Rüssel schüsselartig verbreitern oder gar bei dem Auswerfen unverdaulicher Nahrungsreste (Chitinskelette der Crustaceen) ihn umkrepeln — das Alles sind Thatsachen, die uns von den Polypen anderer Siphonophoren längst bekannt sind.

Um nicht an den so vielfach untersuchten Magenschläuchen Bekanntes zu wiederholen, so weise ich nur auf einige Thatsachen hin, welche nicht genügend gewürdigt wurden.

Der 0,4 mm dicke Ektodermbelag des Basalmagens wird bekanntlich von einem Nesselpolster gebildet. Derartige Polster sind unter den Cölenteraten und auch bei den Siphonophoren weit verbreitet. Unter den letzteren finde ich Nesselpolster am Mächtigsten auf der ganzen Aussenseite jener grossen Taster entwickelt, welche bei Physalia die grossen Fangfäden tragen. Nie werden die Nesselpolen der Polster entladen und zur Betäubung von Beutethieren verwerthet. Selbst in jenem Falle, wo ein Nesselfaden in der Kapsel angelegt wird, bleibt doch die Kapsel auf einem früheren Entwicklungsstadium stehen. Dies gilt speziell auch für das Nesselpolster am Basalmagen von Stephanophyes. Die Kapseln sind nicht völlig entwickelt; sie werden hauptsächlich nur auf der äusseren Hälfte des Polsters angelegt, während die zahllosen inneren Zellen mit ihren dichtgedrängten, nur 0,01 mm messenden Kernen keine Kapseln entwickeln. Die unentwickelten Kapseln sind sehr unregelmässig gebildet, bald kuglig, bald oval, bald birnförmig oder säbelförmig gestaltet. Sie werden durchschnittlich 0,03 mm gross. Da ich auf die Entwicklung der Nesselpolen noch späterhin werde zu sprechen kommen, so bemerke ich eiustweilen, dass die Nessenzellen des Polsters

¹⁾ Rud. Leuckart. Zoolog. Untersuchungen: Die Siphonophoren 1853. p. 13.

am Meisten der auf Taf. V Fig. 12 abgebildeten jugendlichen Nesselzelle einer Batterie ähneln.

Der entodermale Hohlraum der Polypen verläuft in dem Basalmagen etwas exzentrisch und zwar der Tentakelwurzel genähert. Auf der Stützlamelle sind deutlich die ektodermalen Längsmuskelfasern, wenn auch etwas schwächer als auf dem Magen, ausgebildet.

In seiner Darstellung der Challenger-Siphonophoren gibt Häckel (Report p. 15 und 96) an, dass zwischen Basalmagen und Hauptmagen eine Pylorusklappe auftritt, die einen vollständigen Abschluss beider Cavitäten zu bewerkstelligen vermag. Ich bedauere dieser Angabe widersprechen zu müssen. Bei keiner Siphonophore findet sich da, wo der Basalmagen in den Magen übergeht, auch nur eine Andeutung einer Klappe. Dagegen tritt bei sämtlichen Calycophoriden und bei einem grossen Theile der Physophoriden eine wohl entwickelte Klappe an der Grenze des Stieles und des Basalmagens auf. (Taf. III Fig. 4 v. p.) Häckel erwähnt derselben an keiner Stelle und doch hat kein Geringerer als Huxley¹⁾ dieselbe schon längst zutreffend in seinen ausgezeichneten, von mir noch vielfach anzuziehenden Siphonophorenstudien beschrieben und geradezu als „Pylorusklappe“ bezeichnet. Ich finde, dass die Pylorusklappe bei Stephanophyes einer Mondsichel vergleichbar genau in der Höhe der Tentakelbasis auftritt. Ihre Breitseite liegt der letzteren gegenüber; die sichelförmig sich verschmälernden Seitenflügel treten an den oberen verdickten Rand der Tentakelwurzel heran.

Da im Umkreis der Pylorusklappe die entodermalen Ringmuskelfasern (ebenso wie übrigens auch an der Uebergangsstelle des Basalmagens in den Magen) kräftig entwickelt sind, so kann durch ihre Contraktion ein volliger Abschluss zwischen Basalmagen und Stielhöhle bewerkstelligt werden. Die Function der Klappe dürfte insofern eine bedeutungsvolle sein, als durch den Abschluss zwischen Stielhöhle und Magen es ermöglicht wird, den Fangfaden mit Flüssigkeit zu schwellen. Contraheirt sich nämlich der Polyp bei geschlossenem Munde, so schiesst die Flüssigkeit der Leibeshöhle in breitem Strome in den Tentakel, wenn gleichzeitig die Pylorusklappe einen Abschluss bildet.

An dem Magen fehlt bei Stephanophyes jede Andeutung an wulstförmige sogenannte Leberstreifen. Dieselben treten erst an dem Uebergang des Magens in den Rüssel als sieben

¹⁾ T. H. Huxley: The Oceanic Hydrozoa. Ray Society 1859. p. 9 Taf. V.

„In many cases the median and basal divisions are very sharply separated, not only by their texture, but by a distinct valve. . . . It is a strong, circular fold of the endoderm, whose lips, when the valve is shut, project into the cavity of the gastric, or median, division of the polypite. . . . The position and functions of this apparatus, therefore, fully justify the appellation of a pyloric valve.“

pigmentfreie Längswülste (taen.) auf. An dem Querschnitt durch den Rüssel lässt sich leicht nachweisen, dass die Stützlamelle, wie bereits Claus betonte, nicht in die Wülste eintritt.

Grosse glänzende Oeltropfen fand ich bei der erwachsenen Colonie in zahlreichen Magenschläuchen an der Grenze zwischen Magen und Basalmagen flottirend (Taf. I Fig. 2 ol. Taf. III Fig. 2 ol.). Sie werden als Producte des Stoffwechsels offenbar zur Füllung der terminalen Endknöpfe des Oelbehälters und der Deckschuppenkanäle verwendet.

9. Die sekundären nierenförmigen Nesselknöpfe.

Stephanophyes superba ist die einzige Calycothoride, bei welcher Nesselknöpfe von durchaus verschiedener Gestalt vorkommen. Nierenförmige Nesselknöpfe mit einem Angel-faden sitzen den Tentakeln der Magenschläuche an; eichelförmige Knöpfe ohne Angelfaden, wie sie bis jetzt noch nie bei Calycothoriden zur Beobachtung gelangten, sind eine Auszeichnung der Tastertentakel. Da letztere auch ursprünglich an den Tentakeln der Magenschläuche auftreten, so bezeichne ich sie als die primären Nesselknöpfe im Gegensatze zu den sekundären nierenförmigen, welche bestimmt sind die eichelförmigen zu ersetzen.

Man könnte erwarten, dass ich mit der Schilderung der primären Nesselknöpfe beginne. Aus verschiedenen Gründen ziehe ich es indessen vor, zunächst die complicirter gestalteten sekundären Nesselknöpfe eingehend darzustellen. Nicht zum Wenigsten bestimmt mich dazu der Umstand, dass letztere von sämmtlichen Beobachtern der Siphonophoren gebührend gewürdigt wurden. Die Grundzüge ihres Baues, die Anordnung der Nesselbatterien, ja selbst ihre Entwicklung ist Gegenstand zahlreicher Darstellungen geworden. Da sie zudem auch noch neuerdings von Korotneff¹⁾ nach allen Regeln moderner Technik eingehend studirt wurden, so möchte man es für eine müssige Wiederholung sattsam bekannter That-sachen halten, wenn ich es versuche, nochmals die Aufmerksamkeit auf Bau und Entwicklung dieser complicirten Organe hinzulenken.

Man verzeihe mir freilich zuvor ein herbes Urtheil, das wahrlich nicht dazu bestimmt sein soll, den recht bescheidenen Werth der nachfolgenden Darlegungen auf Kosten früherer Untersuchungen zu erhöhen, sondern das mehr eine Rechtfertigung dafür enthalten mag, weshalb eine vielleicht ermüdende Detailschilderung hier ihren Platz findet. Alles, was wir über den Bau und die Wirksamkeit der Nesselknöpfe — und zwar speziell jener der Calycothoriden — wissen, geht nicht über die zutreffende Schilderung hinaus, welche vor nahezu

¹⁾ A. Korotneff. Zur Histologie der Siphonophoren. Mitth. Zool. Stat. Neapel Bd. 5, 1884, p. 255—269

40 Jahren die Altmeister zoologischer Forschung, ein Leuckart,¹⁾ Vogt,²⁾ Kölliker,³⁾ Gegenbaur⁴⁾ und Huxley⁵⁾ gegeben haben. Die Darstellung, welche Leuckart (zugleich die Beobachtungen der genannten Forscher resumirend) von dem Bau und der Wirkung der Batterieen entwarf, enthält heute noch das Zutreffendste, was über sie ermittelt wurde. Die späteren Beobachter haben zwar die Formenkenntniss der merkwürdigen Fangapparate wesentlich erweitert und theilweise auch ihre complicirte Entwicklung mit anerkenntwerther Schärfe geschildert, allein sie geben über den feineren Bau und über die Wirkungsweise keine wesentlich neuen Aufschlüsse. Werthvoll sind immerhin die sorgfältigen Beobachtungen von Claus,⁶⁾ Keferstein und Ehlers⁷⁾ und Metschnikoff⁸⁾ über die Formen und Entwicklungsstadien der Nesselknöpfe bei Calycophoriden und Physophoriden; von allgemeinem Interesse endlich ist die wunderbare Formenfülle der Nesselknöpfe, wie sie Haeckel⁹⁾ an der Hand eines reichen Materiales darstellt. Was endlich Korotneff über den feineren Bau der Batterieen mittheilt, ist mit Ausnahme einiger richtiger Beobachtungen so verworren, dass es mir schwer fällt, seine Schilderung mit dem thatsächlichen Verhalten in Einklang zu bringen.

Wie wenig auch heute noch der Bau der Nesselknöpfe, der allein einen richtigen Maassstab zur Beurtheilung ihrer Wirkungsweise abgibt, gekannt ist, mag nur die eine Thatsache illustrieren, dass ihr Gerüst von vier Riesenzenellen — Zellen, welche zu den grössten gehören, die im Verbande thierischer Gewebe auftreten — sämmtlichen Forschern entgangen ist!

Die folgenden Mittheilungen beschränken sich auf Stephanophyes superba und bringen keine Details über die Nesselknöpfe der Physophoriden. Im Verlaufe dieser Studien werde ich noch Gelegenheit nehmen, den originellen Bau der letzteren zu schildern und ihn auf die Strukturverhältnisse der Calycophoriden zurückzuführen.

¹⁾ R. Leuckart. Zoologische Unters. I. Siphonophoren. 1853.

id. Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. Areh. f. Naturgesch. 1854.

²⁾ C. Vogt. Sur les Siphonophores de la mer de Nice. Mém. Inst. Nat. Genevois. T. 1 1853.

³⁾ A. Kölliker. Die Schwimmpolypen von Messina 1853.

⁴⁾ C. Gegenbaur. Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854.

⁵⁾ T. H. Huxley. Oceanic Hydrozoa. Ray Society. 1858.

⁶⁾ C. Claus. Ueber Physophora hydrostatiae nebst Bem. über andere Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1860 Bd. 10.

⁷⁾ Keferstein & Ehlers. Zoologische Beiträge. I. 1861.

⁸⁾ E. Metschnikoff. Studien über Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874. Bd. 24.

⁹⁾ E. Haeckel. Report Challenger. Siphonophora. 1888.

Nur wenige Worte über die Untersuchungs-Technik seien noch gestattet. Das lebende Thier mit seinem Reichthum von Anhängen nahm bei der Seltenheit des Erscheinens und bei der Zartheit, die ein rasches Auflösen im Gefolge hatte, die Aufmerksamkeit so vielseitig in Anspruch, dass an den lebenden Batterieen nur wenig ermittelt werden konnte. Ich fühle diesen Mangel nur allzu lebhaft, als dass ich ihn an dieser Stelle noch weitläufig beklagen möchte. Die Fangfäden conservirte ich mit Chrom-Osmiumsäure und Chrom-Essigsäure. Durch die jüngeren Batterieen liessen sich trotz ihrer Kleinheit feine Schnitte legen; die älteren versuchte ich in 1—5% Salzsäure zu maceriren. Eine Pikrokarininlösung, die ich seit längerer Zeit nach eigenen Vorschriften herstelle und die bei manchen Fachgenossen geschätzt wird, leistete zur Färbung die besten Dienste. Ueberfärbte Batterieen werden durch die gelegentlich eine Woche lang ausgedehnte Maceration langsam entfärbt; nur die Kerne und elastischen Bänder widerstehen der Entfärbung längere Zeit.

a. Die Entwicklung der Seitenfäden und der Nesselknöpfe.

Tafel V.

An einem Fangfaden nehmen die Seitenfäden (t. I.) (Tentillen, Haeckel) von der Wurzel nach dem distalen Ende successive an Alter zu. Eine Neubildung von Seitenfäden zwischen älteren habe ich bis jetzt in keinem Falle beobachtet. Die Entwicklung der Seitenfäden findet auf der Dorsalseite der Tentakelwurzel statt. Letztere ist bedeutend dicker, als die ventrale und lässt knospenartige Aufreibungen erkennen, welche die Anlagen jugendlicher Seitenfäden abgeben (Taf. V, Fig. 1). An der Verdickung der Dorsalfläche der Tentakelwurzel betheiligen sich sowohl das Ektoderm wie das Entoderm. Frühzeitig fallen in ersterem intensiv sich färbende Zellen auf, welche von der Tentakelwurzel aus an Grösse allmählich zunehmen und späterhin zu vieren paarweise um eine Seitenfadenknospe angeordnet sind. Sie liefern die von sämmtlichen Beobachtern bisher übersehenen und nicht einmal andeutungsweise erwähnten vier Gerüstzellen oder Riesenzellen (tect.) des Nesselknopfes. Die jüngsten derselben (Taf. V Fig. 6) lassen einen unregelmässig contourirten blassen Kern (k) und um denselben in zwei concentrischen Lagen intensiv sich färbende Plasmashichten (pl & pl') erkennen. Zwischen ihnen treten helle nicht tingirbare Schichten auf. Die jungen Gerüstzellen liegen zu zwei Paaren hintereinander angeordnet links und rechts neben dem Entodermkanal der Knospe (Fig. 5). Frühzeitig wird der äussere Plasmamantel vakuolisirt unter gleichzeitiger bedeutender Grössenzunahme der Zelle (Fig. 7); späterhin ergreift derselbe Prozess auch den inneren Plasmamantel. Die Zellen werden blass und durchsichtig; um ihren un-

regelmässig contourirten Kern tritt ein feines die ganze Zelle durchsetzendes Netzwerk von Plasmafäden auf (Fig. 2, 3, 4, 8, 9, 10).

Während die Gerüstzellen ihrer definitiven Ausbildung entgegen gehen, verlängert sich die Knospe, um bald eine Theilung in drei Abschnitte einzuleiten (Fig. 2). Dieselben sind schon von Leuckart¹⁾ als Stiel (p. t.), Nesselknopf (n. u.) und als Endfaden (f. t.) bezeichnet worden. Haeckel,²⁾ welcher für den Seitenfaden die Bezeichnung „tentillum“ einführt, nennt den mittleren Abschnitt nach dem Vorgange von Huxley „sacculus“ oder „Cnidosaccus“. Ich möchte vorschlagen, diesen Namen ganz fallen zu lassen, da er an eine nicht zutreffende Vorstellung anknüpft. Unter einer sackförmigen Aufreibung versteht man eine Erweiterung, welche durch den Gefässkanal bedingt wird. Dieselbe ist nun allerdings schwach angedeutet, aber immerhin nicht stärker als in dem Stiele. Da späterhin, wie ich nachweisen werde, das Gefässlumen oblitirirt und da die wulstförmige Gestalt des mittleren Abschnittes durch die soliden Gerüstzellen bedingt wird, so trifft die Bezeichnung „Nesselknopf“ (*nodulus urticans*) weit eher zu, als der Name Sacculus oder Cnidosaccus.

Der Stiel (p. t.) der jungen Knospe ist kurz und stämmig; sein Ektodermbelag ist auf der Dorsalseite verdickt (Fig. 9). Der Nesselknopf (n. u.) erscheint durch die vier grossen lateralen Gerüstzellen wnlstförmig aufgetrieben und von der Seite gesehen nierenförmig gestaltet. Ich bezeichne die convex gekrümmte Medianfläche des Nesselknopfes als Dorsalfläche (n. u. d.) im Gegensatz zu der schwach concav gekrümmten und dem Fangfaden zugekehrten Ventralfläche (n. u. v.). Als Vorderende sei der distale Endfaden, als Hinterende der proximale Stiel aufgefasst. Der Endfaden (f. t.) ist auf frühen Stadien hornförmig gekrümmmt und stets nach der linken Seite gewendet. Der Gefässkanal durchzieht alle drei Abschnitte, im Stiele sich etwas ausweitend und in dem Nesselknopf seitlich comprimirt (Fig. 2, 3, 4, 9). Auf späteren Stadien verlängert sich der Endfaden, indem er gleichzeitig tanartig sich erst in wenige (Fig. 8 und 9), später in zahlreiche Spiraltouren aufwindet, deren Umgänge dicht aneinander liegen und nach der linken Seite gekehrt sind. Der Gefässkanal zieht sich mit bedeutend verengtem Lumen (Fig. 8) durch alle Umgänge. Dass gleichzeitig eine merkliche Streckung der ganzen Anlage durch Verlängerung des Nesselknopfes und des Stieles erfolgt, lehrt ein Blick auf Fig. 10. Hervorzuheben ist hierbei die Thatsache, dass die vier Gerüstzellen bei ihrem Wachsthum gleichen Schritt mit der Verlängerung des Nesselknopfes halten. Eine jede derselben ist auf allen Stadien gerade halb so lang wie der Nesselknopf.

¹⁾ R. Leuckart, Zoolog. Unters. 1853 p. 20.

²⁾ Haeckel, Report p. 97.

Während der Endfaden sich tauartig aufwindet, beginnen auch die dorsal und ventral gelegenen Ektodermzellen sich in bemerkenswerther Weise zu differenziren. Wie nämlich der Querschnitt durch eine jugendliche Knospe des Fangfadens (Fig. 5) lehrt, so liegen dorsal und ventral von den Gerüstzellen zahlreiche indifferente Ektodermzellen. Durch die mächtige Vergrösserung der Gerüstzellen (Fig. 3 und 4) werden dieselben in der Medianregion eng zusammengedrängt. Aus den dorsal gelegenen Zellen gehen in erster Linie die Anlagen des Nesselbandes oder der Nesselbatterie hervor. Die Nesselzellen, welche die Kapseln der Batterie differenziren (en. t.) liegen in der Tiefe direkt dem Gefässkanale an. Es werden zunächst die mittelsten Kapseln angelegt (Fig. 4) zu denen sich dann links und rechts noch je drei Kapseln gesellen, so dass das Nesselband aus zahlreichen hintereinander folgenden Querreihen von je sieben Nesselzellen besteht (Fig. 20 und 21). Jene Zellen hingegen, welche über ihnen die convexe Aussenseite begrenzen, bilden sich zu einem Drüsenepithe aus, während zwischen letzteres und das Nesselband die späterhin genauer zu schildernden „Bogenzellen“ und die Zellen der „gefensterten Lamelle“ zu liegen kommen.

Auch die ventral gelagerten Ektodermzellen liefern wichtiges Material für den Aufbau des definitiven Nesselknopfes. Aus ihnen — und zwar aus jenen, welche direct den Gerüstzellen anliegen — gehen die Bildungszellen für die charakteristischen langen stabförmigen Nesselkapseln (Fig. 10 en. pa., Fig. 21 en. pa.) hervor, welche späterhin zur Seite der Batterie gelegen sind.

Die Kerne der übrigen ventralen Ektodermzellen liegen peripher. Eine Stützlamelle, die auch auf den frühesten Stadien (Fig. 5) nicht nachweisbar ist, wird als strukturmlose dünne, den Gefässkanal umgebende Lamelle überhaupt nicht angelegt. Wohl aber vertritt ihre Stelle eine allmählich sich sondernde Gallertschichte, in welcher als Fortsetzung der im Stiele wohl entwickelten Stützlamelle das für die nierenförmigen Nesselknöpfe so charakteristische elastische Band (el) dicht neben dem Gefässkanal sich ausbildet. Dasselbe ist bereits auf den in Fig. 9 und 10 dargestellten Stadien nachweisbar und repräsentirt im Grunde genommen eine lang ausgezogene Schleife, deren beide Hälften wie das Seil einer Harpune in zahlreiche Zickzaewindungen gelegt links und rechts neben dem Gefässkanal verlaufen, um dann genau an der Wurzel des Endfadens in einander überzugehen. (Fig. 14). In distaler Richtung werden beide Schleifenhälften des elastischen Bandes immer kräftiger, während sie in proximaler an Starke allmählich abnehmen und schliesslich direct in die Stützlamelle (lam.) des Stiels übergehen (Fig. 17). Von vornherein ist die rechte Schleifen-

hälfte (el. d.) kräftiger, stärker lichtbrechend und in breiteren Zickzaekwindungen aufgerollt, als die linke (el. s.) (Fig. 17, 18).

Das elastische Band wurde zuerst ausführlich von Leuckart¹⁾ bei Abyla und Diphyses beschrieben; auch Vogt²⁾ und Köllicker³⁾ fanden es gleichzeitig bei Praya (*Lilyopsis*) diphyses auf. Lenckart und Vogt erklärten es für ein vielfach gefaltetes Muskelband, während Köllicker ihm zugleich muskulöse und elastische Eigenschaften zusprach. Die späteren Beobachter, wie Keferstein und Ehlers,⁴⁾ deuten es meist als elastischen Apparat. Leuckart liess sich bei seiner Auffassung, der auch Claus⁵⁾ mit einiger Reserve beipflichtete, wesentlich durch die merkwürdige Querstreifung des Angelbandes von Abyla bestimmen. Nachdem ich indessen nachwies,⁶⁾ dass diese vermeintliche Querstreifung durch die merkwürdige tauartige Verflechtung zweier glatter und elastischer Bänder bedingt wird, fällt jeder Grund weg, das Angelband der Diphyiden als muskulös anzusprechen. Bei Schilderung der Canarischen Abylididen werde ich noch Gelegenheit nehmen, die originelle Verflechtung der beiden Schleifen-hälften darzustellen, wie sie schon direct bei ihrem Abgang aus der Stützlamelle auftritt und leicht zur Täuschung Veranlassung gibt, als ob nur ein continuirlich sich verdickender und quergestreifter Muskelfaden vorläge. Der hier gegebene Nachweis, dass die verschmälerten proximalen Enden der Schleife direct in die Stützlamelle des Stiles übergehen, charakterisiert das Angelband umstreitig als eine in dem Nesselknopf merkwürdig modifizierte Partie der Stützlamelle.

Die weiteren Veränderungen beruhen im Wesentlichen auf einer Streckung des gesammten Nesselknopfes und auf der definitiven Ausbildung der Kapseln und der übrigen histologischen Elemente. Eingeleitet werden dieselben durch eine Verlängerung des Stiles, welcher an seinem proximalen (dem Stämme ansitzenden) Theil noch aufgetrieben bleibt, während der distale Abschnitt sich verjüngt und gleichzeitig knäuelartig aufgewunden dem Proximaltheil des Knopfes sich anlehnt.

b. Zweites Stadium: Der gestreckte Nesselknopf.
Taf. IV.

Um die höchst merkwürdigen Vorgänge zu verstehen, welche die Ausbildung der definitiven Gestalt der Nesselknöpfe im Gefolge haben, sei es gestattet, etwas genauer bei der

¹⁾ R. Leuckart. Zoolog. Unters. 1853 p. 21, und: Zur näheren Kenntn. d. Siph. v. Nizza, p. 17.

²⁾ C. Vogt. Siphonophores de Nice, p. 103.

³⁾ Köllicker. Schwimmelpolypen von Messina, p. 34.

⁴⁾ Keferstein und Ehlers. Zoolog. Beitr. 1861 p. 7—12.

⁵⁾ C. Claus. Ueber Physophora hydrostatica. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1860 p. 321.

⁶⁾ C. Chun. Die Gewebe der Siphonophoren. Zool. Anz. 1882 No. 117.

Schilderung des zweiten Entwicklungsstadiums des Nesselknopfes zu verweilen. Es scheint mir dies unsomehr angezeigt, als noch keiner der früheren Beobachter auf die originellen später darzulegenden Entwicklungsvorgänge aufmerksam geworden ist.

Als zweites Entwicklungsstadium bezeichne ich jenes, welches durch die grösste Längsstreckung des Nesselknopfes bei gleichzeitig vollendetem histologischer Ausbildung charakterisiert ist.

Fig. 1 auf Taf. IV stellt den Nesselknopf auf dem genannten Stadium bei einer Länge von ein oder anderthalb Millimetern dar. In elegantem Schwung, einem umgekehrten Fragezeichen gleichend, ist die distale Partie nach aufwärts gekrümmmt. Etwas jüngere Nesselknöpfe sind posthornförmig gestaltet, insofern die Ventralseite von dem Stielende an einwärts gekrümmmt ist.

Der Stiel (p. t.) ist lang ausgezogen und liegt mit seinem aufgeknäuelten Distalende der Dorsalfläche des Nesselknopfes an. Bei der Kontraktion wird der Knäuel dichter, bei der Streckung wird er so weit aufgewunden, dass alle Schleifen verschwinden. Der Gefässkanal (e. t. n.) zieht sich durch die Länge des Nesselknopfes auf der Ventralseite bis zur Insertion des Endfadens hin. Sein lebhaft flimmerndes Lumen ist nur wenig weiter, als dasjenige des Stieles und wird von zwei Reihen deutlich contourirter Entodermzellen begrenzt, wie sie übrigens schon auf den früheren Stadien (Taf. V Fig. 17—19) klar hervortreten.

Die vier Gerüstzellen (*teet.*) haben sich enorm gestreckt; jede derselben ist halb so lang wie der Nesselknopf. Ihre deutlich nachweisbaren Kerne (*k & k'*) liegen peripher in dem Distalabschnitt der Zellen. An Gerüstzellen, welche durch Maceration isolirt wurden, (Taf. V Fig. 13) sind die unregelmässig contourirten Kerne durch Quellung oval gestaltet und mit einem lichtbrechenden Körperchen ausgestattet. Bedenkt man die Kleinheit aller sonstigen Elemente des Nesselknopfes, so muss es überraschen, dass in den vier Gerüstzellen uns Gebilde von geradezu riesigen Dimensionen entgegentreten. Auf dem optischen Querschnitt durch jüngere lebende Batterieen sind sie fast kreisrund gestaltet; auf älteren Stadien erscheint ihr Querschnitt mehr keilförmig mit abgerundeter Dorsalfläche und etwas zugespitzter Ventralseite.

Das Nesselband oder die Batterie (*t. u.*) ist vollständig ausgebildet. Die schwach sickelförmig gekrümmten (einem Komma gleichenden) Nesselkapseln (Taf. VI Fig. 10) stehen zu je 7 in Querreihen dicht hintereinander angeordnet. An dem in Fig. 1 abgebildeten Nesselknopf zähle ich 138 Querreihen; die Batterie ist an demselben also aus 966 Nesselkapseln zusammengesetzt.

Das Nesselband wird auf der Ventralseite von dem Gefässanal, links und rechts von den Gerüstzellen und dorsal von den später noch genauer zu schildernden Bogenzellen und

Drüsenzellen (gl.) begrenzt. Die Kerne der Nesselzellen liegen durchweg ventral dicht an dem Gefässcanal, dem breiteren Entladungspole der Nesselkapsel gegenüber.

Ausser den kommaförmig gestalteten Batteriekapseln finden sich bekanntlich bei allen Calycophoriden an dem Proximaltheile des Nesselknopfes die grossen stabförmigen Nesselkapseln (cn. pa.). Ihre erste Anlage wird schon auf jenem frühen Stadium, welches auf Taf. V Fig. 10 abgebildet ist, kenntlich. Sie liegen ventral, der Innenseite der proximalen Gerüstzellen dicht angeschnmiegt (Taf. V, Fig. 21). Stephanophyes superba ist durch die ungewöhnlich grosse Zahl derselben ausgezeichnet, insofern jederseits nicht weniger als 22 grosse stabförmige Nesselkapseln auftreten. Selten war ihre Zahl geringer; nur einmal fand ich deren jederseits 16 auf. Haeckel¹⁾ bezeichnet letztere als Cnidocystae ensiformes im Gegensatz zu den die Batterie zusammensetzenden Cnidocystae paliformes. Die Bezeichnung ist nicht glücklich gewählt, da gerade die umgekehrte Benennung eher zutreffen würde. Denn bei den meisten Calycophoriden sind sie gerade gestreckt und palissadenförmig gestaltet, während stets die Batteriekapseln eine schwache Krümmung erkennen lassen. Auch bei Stephanophyes sind erstere gerade, an beiden Enden zugespitzt und einem Schiffstorpedo ähnlich gestaltet. Der Entladungspol liegt an dem dorsal gekehrten Ende. Zu der Längsachse des Nesselknopfes sind sie schon von ihrer ersten Anlage an dergestalt schräg gestellt, dass der Entladungspol nach hinten gerichtet ist.

Bekanntlich kommen ausser den genannten beiden Gruppen von Nesselkapseln an dem distalen Ende des Knopfes noch birnenförmig gestaltete Kapseln (cn. py.) (Cnidocystae pyriformes Haeckel) vor. Sie bilden hier ein dichtes Polster, von welchem erst an der ausgebildeten Batterie die proximal gelegenen Kapseln in Gruppen abrücken.

Der Endfaden (f. t.) ist meist zu einem dichten Knäuel aufgewunden, an dem die auf früheren Stadien so deutlich hervortretende spirale Aufrollung nicht mehr hervortritt. Letztere wurde auf den jüngeren Stadien (Taf. V Fig. 10) dadurch bedingt, dass gewissermassen als unpaare Fortsetzung des elastischen Bandes eine einseitig verdickte Stützlamelle (lam.) den Endfaden durchzieht (Taf. V Fig. 11). Diese heftet sich an das elastische Angelband gerade da an, wo die linke und rechte Schleifenhälfte ineinander übergehen. Fig. 11, welche einen Theil des spiral aufgerollten Endfadens darstellt, an dem der ektodermale Belag durch Maceration entfernt ist, zeigt auf der Aussenseite der Umgänge die im optischen Querschnitt kommaförmig gestaltete Verdickung der Stützlamelle. Sie verschwindet allmählich und macht einer gleichmässig dicken strukturlosen Stützlamelle Platz. Dadurch wird es bedingt, dass der

¹⁾ Haeckel, Report p. 97.

Endfaden die spirale Aufwindung auf späteren Stadien vermissen lässt. Schon ziemlich früh scheint das Lumen des den Endfaden durchziehenden engen Gefässkanales (c. t. f.) zu schwimmen; man bemerkt nur noch von der Stützlamelle umgeben die ovalen Kerne der Entodermzellen in granulirtes Plasma eingestreut. Der Endfaden, welcher dicht mit Nesselkapseln von zweierlei Art — kleinen stabförmigen und birnförmigen — bedeckt ist, läuft in einen Nesselknopf (n. f. t.) aus, dessen Basis von birnförmigen Kapseln umsäumt ist, während die vorgewölbte Kuppe frei bleibt. Dieser Terminalknopf wurde zuerst von C. Vogt¹⁾ beschrieben und zutreffend von Praya (*Lilyopsis*) diphyes abgebildet.

Schliesslich hätte ich noch des elastischen Angelbandes (el.) zu gedenken, welches im Wesentlichen den schon oben erwähnten Verlauf links und rechts neben dem Gefässkanale nimmt. Die rechte Seitenhälfte (Fig. 2) ist stärker lichtbrechend und in breitere Zickzackwindungen gelegt, als die linke, ungemein blasse und leicht zu überschende. Offenbar bedingt der von der rechten Schleifenhälfte stärker sich geltend machende Zug, dass häufig der Distaltheil des Nesselknopfes nach rechts gekehrt ist (Fig. 2).

Während auf jugendlichen Stadien der Nesselknopf vollendet durchsichtig ist, so beginnt auf den späteren ein schwach bläulicher, allmählich mehr in das Violette übergehender Ton das Nesselband auszuzeichnen. An der Insertionsstelle des Endfadens tritt dann intensiv rothes Pigment im Umkreis des Gefäßes auf, das sich bald in proximaler Richtung auszubreiten beginnt. Constant beobachtete ich auf diesen Stadien einen schwarzen Pigmentleck, welcher in der Nähe des Stieles an der Ventralseite des Nesselknopfes auftritt. Ich hielt ihn anfänglich für eine Art von lichtempfindlichem Apparat, kann aber an conservirtem Material, wo er stets verschwunden ist, nichts finden, was eine solche Vermuthung rechtfertige.

c. Drittes Stadium: Die Invagination des Nesselknopfes.

Taf. IV.

Unter allen Entwicklungsvorgängen, welche den Nesselknopf in seine definitive Gestalt überführen, dürfte wohl kaum einer origineller verlaufen und zugleich folgenschwerer für die Ernährung der Batterie sich gestalten, als der hier zu schildernde und von keinem Beobachter bisher erwähnte.

Die histologische Differenzirung der Zellen des Nesselknopfes ist vollendet; neue Zellen werden nicht mehr ausgebildet, ein Nachschub von Nesselkapseln kommt in keiner Batterie vor — und so mag es denn begreiflich sein, dass in kürzester Frist die Circulation der Ernährungsflüssigkeit in dem Gefäß des Nesselknopfes unterbrochen und definitiv aufgehoben

¹⁾ C. Vogt, *Siphonophores de Nice*, p. 104 Taf. 17 Fig. 3.

wird. Eingeleitet wird das Veröden des Gefäßes im Batterieheil des Nesselknopfes durch ein Umstülpen des Proximaltheiles der Batterie und der anliegenden Gerüstzellen nach der Ventralseite. Das Gefässlumen wird zunächst bei seinem Uebergang in den Stielkanal verengt (Fig. 2 bei x) und schliesslich dadurch vollständig zum Schwund gebracht, dass der gesammte Proximalteil des Nesselknopfes: die beiden proximalen Gerüstzellen, die grossen Nesselzellen und die Batterie mit den anliegenden Drüsenzellen eine Drehung von 180° ausführen, indem sie sich zwischen die distale Hälfte des Nesselknopfes und das Gefäß mit dem Angelband eindrängen (Fig. 3). Man findet die in Fig. 3 abgebildeten Stadien nicht sehr häufig, da offenbar dieser Invaginationsvorgang des Proximaltheiles ziemlich rasch sich abspielt. Erst nachdem die Umstülpung so weit gediehen ist, dass der ehemalige Proximalabschnitt der Batterie mit den angrenzenden Gerüstzellen in der Nähe der Insertion des Endfadens anlangte, sistiren alle Entwicklungsvorgänge im Nesselknopfe.

Die nächste Folge dieser originellen Invagination tritt klar zu Tage: der Gefässkanal, einst prall gefüllt, wird zu einer Art von Entodermlamelle ausgedehnt, die nunmehr nur noch als rudimentäres Gebilde bestehen bleibt. Die zur Seite gedrängten Schleifen des Angelbandes treten auf die Seitentheile des definitiven Nesselknopfes über. An dem Innenrande derselben erhalten sich noch lange Zeit die Kerne der Gefässzellen (Fig. 4 und 6 en.). Selbstverständlich wird auch die Ektodermpartie in der Umgebung des Gefäßes gedehnt und zu einer dünnen Lamelle abgeplattet.

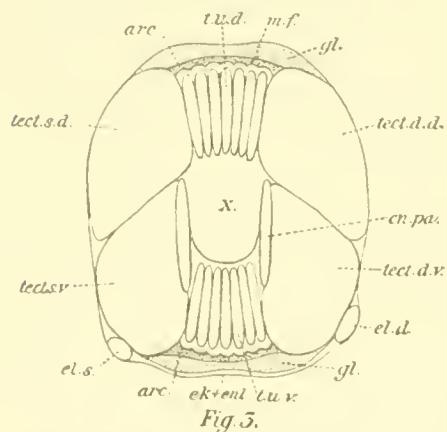


Fig. 3.

Die nebenstehende schematische Zeichnung mag im Vergleich mit den auf Taf. V Fig. 20 und 21 dargestellten Querschnitten den Effect der Einstülpung versinnlichen.¹⁾

Ich kann die Schilderung dieser Invagination nicht abschliessen, ohne noch der Frage zu gedenken, durch welche mechanischen Kräfte die Umstülpung bedingt werden möge. Irgend ein Zug oder Druck muss es doch sein, welcher die vollständige Umkehr so massiger Gewebetheile veranlasst. Man könnte zunächst daran denken, dass der Druck des knäuelartig aufgewundenen Stiels die Veranlassung zur Umstülpung gäbe, zumal er schräg von hinten

¹⁾ Die Figurenbezeichnung ist dieselbe wie auf Taf. IV—VI. x. Hohlraum zwischen der dorsalen und ventralen Partie des Nesselknopfes. ek. + enl. Gefässlamelle mit aufliegendem Ektoderm. m. f. Gefensternde Membran. arc. Bogenzellen. tect. s. d. und teet. d. d. Linke und rechte dorsale Gerüstzelle.

wirken müsste. Da indessen bei der Streckung des Stieles der Knäuel aufgerollt wird, so ist diese Annahme kaum gerechtfertigt.

So bleibt uns denn nur die eine Möglichkeit übrig, dass ein von dem elastischen Angelband ausgeübter Zug die Umstülzung des Proximaltheiles bedinge. Diese Annahme steht freilich mit der Vorstellung nicht im Einklang, welche die früheren Beobachter von der Wirkung des Angelbandes sich bildeten. Sie glaubten meist, dass es nach Art einer zusammengedrückten Spiralfeder sich auszudehnen und eine Sprengung der Batterie herbeizuführen strebe. Wenn ich nun gerade umgekehrt der Anschauung mich zuneige, dass es die Tendenz besitzt sich zusammenzuziehen, dass es also eine Zugwirkung und keine Druckwirkung ausübt, so stätze ich mich auf folgende Thatsachen. Erstlich wäre es bei Annahme einer Druckwirkung schwer erklärlich, dass der Nesselknopf auf jungen Stadien posthornförmig eingerollt ist, wenn das Angelband, das ja stets an der concaven Innenseite gelegen ist, nach Art einer comprimierten Spiralfeder sich auszudehnen strebe. Da müsste doch gerade umgekehrt das Angelband auf die convexe Aussenseite zu liegen kommen. Zweitens spricht dafür, dass das Angelband die Tendenz besitzt, sich enger zusammenzuziehen, der Umstand, dass die gestreckte Batterie meist mit dem Distalende nach rechts gebogen ist. Wie ich oben hervorhob, so kann diese Drehung nur dadurch erfolgen, dass die rechte Schleifenhälfte bei ihrer kräftigeren Ausbildung auch einen entsprechend stärkeren Zug ansübt. Endlich müsste, wenn das Angelband einen Druck nach Art einer comprimierten Spiralfeder ausübt, die Umstülzung des Nesselknopfes gerade entgegengesetzt nach der Dorsalseite hin erfolgen. Wenn ich dem noch hinzufüge, dass an dem lebenden Nesselknopf, dessen Angelband sehr leicht sich abheben lässt, nie ein Lockern der Serpentinwindungen zur Beobachtung gelangt, so darf ich es wohl für ausgeschlossen halten, dass eine Druckwirkung ausgeübt wird. Wohl aber ist es der stetige von elastischen Kräften ausgeübte Zug, welcher zur Invagination des Nesselknopfes Veranlassung gibt. Wie wäre es sonst erklärlich, dass das Angelband bei der Reduktion des Nesselknopfes auf die Hälfte seiner ursprünglichen Länge in engere Serpentinwindungen sich legend, ebenfalls einen entsprechend kürzeren Weg durchmisst?

d. Struktur des ausgebildeten Nesselknopfes.

Taf. IV und VI.

Die Form des ausgebildeten Nesselknopfes der Diphyciden kann erst aus seiner Entwicklungsgeschichte verstanden werden. Die schleifenförmige Biegung der Batterie, die Lagerung des Angelbandes, der Mangel eines Gefässlumens — das Alles sind Struktur-

verhältnisse, welche unverständlich bleiben würden, wenn nicht der eben geschilderte Invaginationsprozess Aufklärung gäbe. Indem ich daher an die obige Darstellung anknüpfe, so erwähne ich, dass die Nesselknöpfe (Taf. IV Fig. 4) schwach nierenförmig gekrümmmt sind mit convexer Dorsalfläche und concaver Ventralfläche. Die Krümmung ist bald mehr, bald weniger ausgeprägt als in Fig. 4; gelegentlich ist die Ventralseite horizontal gestreckt. Die Länge des Nesselknopfes beträgt durchschnittlich 0,8 mm bei einer Breite von 0,28 mm.

Der Stiel (p. t.) ist an seinem distalen Ende bei der Contraction geknäult und liegt dem Nesselknopfe resp. der Batterie an jener Stelle auf, welche ursprünglich die Mitte der Dorsalfläche des gestreckten Knopfes bildete. Die Stützlamelle (lam.) des Stiels ist ziemlich kräftig und springt bei der Contraktion in zahlreichen Falten zwischen die Muskelblätter vor. Bei der Streckung glätten sich die Falten aus; dann lässt sich auch nachweisen, dass die Längsmuskelfasern in sehr lang gezogenen Spiraltouren der Stützlamelle aufliegen. Wird der Stiel kräftig contrahirt, so springt die Ektodermbekleidung in zahlreichen Runzeln vor.

Die vier Gerüstzellen (tect.) erreichen eine Länge von 0,8 mm. Im Verhältniss zu allen übrigen Elementen des Nesselknopfes sind das ganz erstaunliche Dimensionen, welche wohl die Bezeichnung „Riesenzenlen“ rechtfertigen dürfen. Mit Ausnahme langgestreckter Muskelfasern und thierischer Eier sind überhaupt Zellen von nahezu einem Millimeter Länge nur selten im Verbande der übrigen Gewebe zu beobachten. Ich werde übrigens späterhin noch Gelegenheit nehmen, auf Gerüstzellen von noch ansehnlicheren Dimensionen bei anderen Siphonophorenarten aufmerksam zu machen. Die beiden ventralen Gerüstzellen liegen wie die Klingen eines Taschenmessers eingeklappt zwischen den beiden dorsalen (Fig. 5). Ihre Kernreste waren schwierig nachzuweisen, doch konnte ich sie stets bei den ventralen Zellen an dem Innenrande in der Höhe der zweiten bis vierten grossen stabförmigen Nesselkapsel auffinden.

Die Struktur des Nesselbandes (t. n.) oder der Batterie mit den aufliegenden Gewebe-Elementen ist complicirter, als man früher annahm. Was zunächst die Nesselzellen selbst anbelangt, so sind sie in 7 Längsreihen angeordnet. Die Nesselkapseln alterniren mit jenen der nebenliegenden Reihe (Taf. VI Fig. 8). Sie sind einem Komma ählich gestaltet, durchschnittlich 0,045 mm lang und an dem nach Aussen gerichteten Entladungspol (x) etwas breiter, als an dem gegenüber liegenden (Taf. VI Fig. 10). Die langgezogenen, wie geschwänzt erscheinenden Kerne der Nesselzellen (k.) liegen stets an dem nach Innen gerichteten schmäleren Pole. Bemerkenswerth ist der Umstand, dass den Nesselzellen der Batterie Muskelstiele und Cnidocils völlig abgehen.

Ueber die Batterie in ihrer ganzen Ausdehnung zieht sich eine hyaline gefensterte Lamelle (m. f.). Dieselbe ist derart gefaltet, dass sie die Kuppe des Entladungspoles eines jeden einzelnen Nesselkapsel haubenartig überdacht (Fig. 10, 8) und zwischen den einzelnen Kapseln sich ein senkt. Schon an den jugendlichen Batterien ist sie als eine gitterartig durchbrochene Lamelle nachweisbar, welche aus vier hyalinen Längsstreifen besteht, die regelmässig durch Querbrücken verbunden sind. So entstehen Querreihen von je fünf runden, aber nicht genau gleich grossen Oeffnungen (Taf. V Fig. 16). Da die kreisförmigen Oeffnungen des Ansenrandes nur selten geschlossen sind, so erscheint derselbe gezähnelt. In den Fensteröffnungen liegen unregelmässig contourirte blasse und fein granulierte Kerne (Fig. 15). Manchmal gelingt es bei der Maceration die hyaline Zwischensubstanz so abzuheben, dass die zu je 5 in Querreihen gestellten Kerne allein auf dem gequollenen Nesselbande liegen bleiben. Offenbar geht die Lamelle aus fünf Längsreihen von Zellen hervor, deren Plasma verschmilzt und hyalin wird, während die Kerne intact bleiben.

Der einzige Beobachter, welcher eine Andeutung der gefensterten Membran gesehen hat, ist Claus.¹⁾ Er spricht von drei zickzackförmig gebogenen Längsbändern, welche über das Nesselband von Praya hinweglaufen und durch Querbrücken mit einander verbunden sind.

Quer über der gefensterten Lamelle liegen sonderbar gestaltete Zellen, welche kein Beobachter bis jetzt bemerkte hat. Ich nenne sie die Bogenzellen (arc.) des Nesselbandes (Taf. VI Fig. 8 und 9). Sie sind bogenförmig gestaltet und regelmässig wie die Sprossen einer Leiter senkrecht zu der Längsrichtung des nach Aussen convex gekrümmten Nesselbandes angeordnet. Ihre Zahl entspricht der Anzahl von Nesselkapseln, die in einer Längsreihe sich vorfinden. Die Contouren sind unregelmässig; die ganze Zelle erscheint fast wie angenagt. Gewöhnlich sind ihre Enden nach Art eines Stempels verbreitert. Die ovalen Kerne liegen meist in der Mitte, selten seitlich. Offenbar wird der eigenthümliche Habitus der Bogenzellen dadurch bedingt, dass sie der hyalinen Lamelle sich fest anschmiegen und die Furchen ausfüllen, welche durch die Faltungen des letzteren bedingt werden.

Ueber ihre Funktion vermag ich nur Vermuthungen aufzustellen. Ihre regelmässige Anordnung nach Art von Halbreifen deutet vielleicht darauf hin, dass sie die offenbar in starkem Turgor befindliche Batterie zusammenhalten und ein vorzeitiges Sprengen verhüten.

Die Aussenseite des Nesselbandes wird in ihrer ganzen Ausdehnung von einem Drüsenepithel (gl.) bedeckt. Korotneff²⁾ beschreibt ein solches von den Nesselknöpfen der

¹⁾ C. Claus. Ueber Physophora hydrostatica. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1860. p. 320.

²⁾ Korotneff. Zur Histologie der Siphonophoren. Mitth. Zool. Stat. Neapel Bd. 5. 1884 p. 257.

Physophoriden (*Halistemma*), während er den Calycophoriden (*Hippopodius*) ein einfaches flimmerndes Plattenepithel vindicirt (l. e. p. 262 Taf. 17 Fig. 71). Auf die Flimmerung der Dorsalseite des Nesselknopfes hat übrigens bereits Leuckart aufmerksam gemacht.¹⁾

Was nun speziell die Drüsenschicht der Nesselknöpfe von Stephanophyes anbelangt, so repräsentirt sie eine Lage, welche — seitlich von den Gerüstzellen begrenzt — die Dorsalfläche des Nesselbandes in seiner ganzen Ausdehnung bedeckt. Das Drüsensekret ist in Gestalt zahlreicher würfelförmiger oder unregelmässig begrenzter, lichtbrechender Ballen entwickelt (Taf. VI Fig. 8 und 10). Dieselben sind ziemlich deutlich in Querreihen angeordnet. Zellgrenzen konnte ich nicht nachweisen, wohl aber waren in regelmässigen Abständen an den Rändern der Drüsenschicht ovale Zellkerne (k.) nachweisbar (Fig. 8 k.). Die Drüsenlage bildet sich schon an den jungen Nesselknöpfen, wie sie auf Taf. V Fig. 8 und 9 dargestellt sind. Man nimmt an der Drüsenlage der letzteren (Taf. VI Fig. 11) randständige Zellkerne wahr und sieht, dass schon frühzeitig das gegen die Medianlinie ausstrahlende Zellplasma die lichtbrechenden Drüsenballen differenzirt. Letztere waren an den conservirten Nesselknöpfen braungelb gefärbt.

Die grossen stabförmigen Nesselzellen (en. pa.), welche der Innenseite der proximalen beiden Gerüstzellen anliegen, sind durchschnittlich 0,1 mm lang. Wie oben hervorgehoben wurde, so kommen sie bei Stephanophyes in ungewöhnlich grosser Zahl, nämlich zu 22 jederseits, vor. Von der Invagination des Proximaltheiles werden sie insgesamt in Mitleidenschaft gezogen, so dass die ursprünglich proximal am Stielende gelegenen Kapseln späterhin distal an die Insertion des Endfadens verschoben werden. Hierbei schmiegen sie sich den Gerüstzellen so dicht an, dass deren Innenseite cannelirt erscheint. Wiederum vermisst man an ihnen — ebenso wie an den kommaförmigen Batteriekapseln — sowohl die Cnidocils, als auch die Muskelstiele. Die Kerne liegen den Kapseln seitlich an (Taf. V Fig. 21.) Ein Entwicklungsstadium derselben habe ich auf Taf. V Fig. 12 dargestellt, welches den intensiv sich färbenden Nematoblasten (nbl.) — die Anlage des Nesselfadens —, die ungefärbt bleibende hyaline Sekretmasse (se), welche wesentlich die Kapselwand bildet, und den platten Kern (k.) zeigt. Da ich noch späterhin Gelegenheit nehmen werde, die Entwicklung der Nesselkapseln ausführlicher zu schildern, so weise ich nur darauf hin, dass die irrige Angabe von Jickeli²⁾ und Nussbaum³⁾ über eine Anlage des Fadens ausserhalb

¹⁾ R. Leuckart, Zool. Unters. 1853 p. 20.

²⁾ C. Jickeli, Der Bau der Hydroïdpolypen. Morph. Jahrb., Bd. 8 p. 399.

³⁾ M. Nussbaum, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. II. Hydra. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 29 p. 304.

der Kapsel und über eine nachträgliche Einstülpung in dieselbe schon von Bedot,¹⁾ der den Vorgang im Wesentlichen richtig darstellte, und neuerdings von C. Schneider²⁾ zurückgewiesen wurde. Die Anlage des Nematoblasten innerhalb der Kapsel tritt übrigens auch an den Querschnitten durch die Batteriezellen (Taf. V Fig. 20 und 21) deutlich hervor. Der ausgeschnellte Nesselzylinder (Taf. VI Fig. 15) ist an seinem unteren Theil breit und von einem spiral verlaufenden Band äusserst feiner Härchen umsäumt.

Ueber das elastische Angelband habe ich den obigen ausführlichen Darlegungen nur wenig hinzuzufügen. In Folge des Invaginations-Vorganges hat es nur den halben Weg zu durchlaufen und so lagern sich die Serpentinwindungen enger aneinander. Die rechte, stark lichtbrechende Hälfte färbt sich intensiv mit Karmin, während die linke Schleifenhälfte kaum den Farbstoff annimmt und deshalb leicht übersehen werden kann. Zudem sind ihre Windungen auffällig viel schmäler als diejenigen der rechten Hälfte (Taf. IV Fig. 5 und 6). Der Uebergang des Angelbandes in die Stützlammelle des Stieles ist mit aller Scharfe zu erkennen; auch sind die Kerne des verödeten Gefäßes (en) längs der Innenseite (namentlich der linken Schleifenhälfte) noch nachweisbar. Durch die Invagination wird das Angelband völlig aus seiner ursprünglichen Lage abgedrängt bis auf den distalen Abschnitt, wo beide Schleifenhälften ineinander übergehen. Dieser haftet in Folge dessen sehr fest an dem distalen Ende der Batterie — ein Umstand, welchen wir bei Erörterung des Entladungsmechanismus noch ausreichend zu würdigen haben.

Aus der Natur der Sache geht hervor, dass das Angelband mit den Kapseln der Batterie in keinem Zusammenhang stehen kann. Sämtliche älteren Beobachter geben denn auch ausdrücklich an, dass keine Nesselkapseln an demselben befestigt sind. Um so mehr bin ich erstaunt, dass der einzige Beobachter, welcher mit allen Mitteln der modernen Technik die Batterien studirte, gegentheiliger Ansicht ist. Nach Korotneff³⁾ sind nicht nur die grossen stabförmigen Kapseln, sondern auch die Batteriekapseln an dem Angelbande durch Muskelstiele befestigt. Auf diese Beobachtung hin gelangt er zu einer Auffassung des ganzen Nesselknopfes, welche in direktem Widerspruch zu allen meinen Angaben steht. Zunächst wird eine nahe Verwandtschaft zwischen dem elastischen Bande und einer Muskelfibrille statuiert (l. c. p. 267), weiterhin wird der Nesselknopf, an dem freilich das obliterirte Gefäß übersehen wurde, als aus einem grossblasigen Gewebe von Entodermzellen bestehend geschildert

¹⁾ M. Bedot. Recherches sur les cellules urticantes. Recueil Zoolog. Suisse Bd. 4 1888 p. 51 und 70.

²⁾ K. C. Schneider. Histologie von *Hydra fusca*. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. 35 p. 345.

³⁾ Korotneff. Zur Histologie der Siphonophoren p. 263, Taf. 17 Fig. 72.

(p. 262) und endlich neigt Korotneff sich der Auffassung zu, dass sogar die an dem Angelband befestigten Nesselkapseln entodermaler Natur seien. Da bliebe dann von ektodermalen Bildungen am Nesselknopf, wie auch thatsächlich angenommen wird (p. 268), weiter nichts übrig, als das Drüseneipithel und der Endfaden! Caramba!

Als ein charakteristisches Merkmal für die Nesselkapseln der Batterie und für die grossen stabförmigen Kapseln wurde der Mangel von Muskelstielen und Cnidocils hervorgehoben. Ganz anders verhalten sich in dieser Hinsicht die birnförmigen Nesselkapseln (*cn. py.*), welche an dem Distaltheile des Nesselknopfes auftreten. Sie sondern sich in mehrere Gruppen (Taf. IV Fig. 4) und zwar zunächst in eine ventrale Gruppe (*cn. py'*), in eine linke und rechte Partie (*cn. py''*) und endlich in den distalen längs der Dorsalseite des Nesselbandes gruppirten Haufen (*cn. py'''*). An allen diesen birnförmigen Kapseln sind vogelschnabelartig gekrümmte Cnidocils und theilweise auffällig lange Muskelstiele entwickelt. Fig. 13 auf Taf. VI stellt eine laterale Gruppe der birnförmigen Kapseln mit ihren geradezu monströs langen Muskelstielen (*mu.*) dar. Die Kerne der Nesselzellen liegen den Kapseln dicht angeschnürt an; die contraktile Substanz breitet sich um den Kern und um die Kapsel becherförmig aus. Die Stiele benachbarter Kapseln vereinigen sich zu stärkeren Muskelbändern, die an der hyalinen gefensterten Lamelle, welche über der Batterie liegt, sich inseriren. An das distale Ende der Batterie und zwar wiederum speciell an die letzten Ausläufer der gefensterten Lamelle treten auch die beiden Längsmuskelbänder des Endfadens heran.

Ich muss allerdings gestehen, dass an den conservirten nierenförmigen Nesselknöpfen die Anheftung der Muskelstiele an die gefensterte Lamelle bei Weitem nicht so klar angedeutet ist, wie an den noch zu schildernden eichelförmigen Nesselknöpfen.

Seitdem ich meine Beobachtungen über die Querstreifung der Muskelstiele an den Nesselzellen von *Physalia publicirte*¹⁾, ist wohl ziemlich allgemein die Auffassung zur Annahme gelangt, dass die stielförmigen Fortsätze der Nesselzellen nicht nur contraktiler Natur sind, sondern dass sie auch für die Entladung der Kapsel von Bedeutung erscheinen. Es wäre indessen verfehlt, jeder Nesselzelle muskulöse Elemente zuerkennen zu wollen: die obigen Mittheilungen über den Mangel derartiger contraktiler Ausläufer an den übrigen Kapseln der Batterie und des Nesselknopfes mahnen vor Verallgemeinerungen.

1) C. Chun. Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anz. 1881 No. 99. und: Humboldt Bd. 1 Heft 2.

Auch Korotneff schliesst sich meiner Auffassung über die Natur der Stiele an den Nesselzellen an, indem er, wie ich gern hervorhebe, ziemlich zntreffend die langen Muskelstiele der birnförmigen Nesselzellen bei einer Praya-Art darstellt.¹⁾

Unter allen histologischen Angaben des genannten Beobachters war eine mir von vornherein sehr plausibel: die Beobachtung nämlich, dass in der Nähe der birnförmigen Nesselkapseln eine grosse Ganglienzelle gelegen sei, welche mit ihren Ausläufern die Muskelstile innervirt. Verdächtig ist allerdings seine Angabe, dass gerade der stärkste Zweig dieser Ganglienzelle an das Angelband herantrete, dort mit einer leichten Anschwellung endige und es demgemäß demselben Impulse wie den Muskelstielen unterwerfe.

Ich habe mich leider vergeblich bemüht bei Stephanophyes eine derartige Ganglienzelle nachzuweisen, möchte aber das Vorkommen nervöser Elemente — wenn auch nicht gerade an der von Korotneff beschriebenen Stelle — nicht in Abrede stellen. Das um so weniger, als ich späterhin noch auf Nervenstränge an den Nesselknöpfen von Physophoriden aufmerksam machen werde. Unter letzteren sind es namentlich die jugendlichen Nesselknöpfe von *Agalma rubrum* Vogt, welche auf der Dorsalseite einen Nervenstrang erkennen lassen, der distal starke Seitenzweige abgibt und vor dem Endknopf in eine grosse verästelte Ganglienzelle mit mehreren Kernen ausläuft.

Was speziell Stephanophyes anbelangt, so brauche ich kaum zu betonen, wie fühlbar sich der Mangel frischen Materials geltend machte, an dem sich über diese Verhältnisse hätte Aufschluss gewinnen lassen. An den conservirten Nesselknöpfen fand ich in der Region der birnförmigen Zellen ein faseriges Maschenwerk (Taf. VI Fig. 13 r.), allein an eine nervöse Natur desselben war nicht zu denken. Diese Maschen scheinen von elastischen Fasern gebildet zu werden, wie sie allerdings für die durch die Invagination stark gedehnte und dünne Membran zwischen den Muskelstielen nicht ohne Bedeutung sein dürften. An dem distalen Ende der Batterie war allerdings ein nicht scharf umschriebener Complex fein granulirten Protoplasma's wahrnehmbar.

Was schliesslich den feineren Bau des Endfadens (f. t.) anbelangt, so gelingt es nur an völlig gestreckten Partieen desselben genügenden Anschluss zu erhalten. Von dem Gefässkanale ist kein Rest mehr nachweisbar, dagegen treten deutlich zwei lange Muskelfasern hervor, welche ihn der ganzen Länge nach durchziehen (Taf. VI Fig. 14). An ihnen alternieren regelmässig Nesselkapseln von zweierlei Gestalt: kleine stabförmige Kapseln (en') und birn-

1) Korotneff. Zur Histologie der Siphonophoren p. 264 Taf. 18 Fig. 80.

förmige (en. py.). Die letzteren sind an langen Muskelstielen befestigt, welche alternirend von der linken und rechten Muskelfaser entspringen. Zwischen ihnen sitzen paarweise vereint die stabförmigen Kapseln auf kurzen, polsterartigen Muskelstielen. Der Entladungspol ist proximal (gegen die Batterie) gewendet, ihre Insertion am Muskel dagegen distal (gegen den Endknopf). An dem Endknopf, dessen Kuppe nackt bleibt, treten nur birnförmige zu zwei oder drei Kreisen angeordnete Kapseln auf. Die birnförmigen Kapseln gleichen an Grösse (sie messen durchschnittlich 0,02 mm) und Gestalt durchaus jenen, welche am Distalende des Nesselknopfes gelegen sind. Die Kuppe des Endknopfes scheint aus einer einzigen grossen Zelle gebildet zu werden.

An dem ausgebildeten Nesselknopfe treten demnach viererlei Nesselkapseln auf: 1) die kommaförmigen Batteriekapseln von 0,045 mm Länge; 2) die grossen seitlichen stabförmigen Kapseln von 0,12 mm Länge; 3) die langgestielten birnförmigen Kapseln von durchschnittlich 0,02 mm Länge; 4) die kleinen stabförmigen Kapseln des Endfadens von 0,022 mm Länge.

e. Die Entladung des Nesselknopfes.

Auf engen Raum ist in den Nesselknöpfen der Siphonophoren eine formidable Menge von Projektilen zusammengedrängt. Um einen Begriff von deren Wirkung zu erhalten, mögen folgende, dem nierenförmigen Nesselknopf von Stephanophyes entlehnte Ziffern hier angegeben sein.

In der Batterie (dem Nesselbande) sind durchschnittlich 1000 Nesselkapseln zusammengedrängt. Diese Zahl ist weder zu hoch, noch zu niedrig gegriffen: sie entspricht ziemlich genau dem Mittelwerthe. Zu diesen gesellen sich 44 grosse stabförmige und circa 120 birnförmige Kapseln. An dem Nesselknopfe im engeren Sinne sind also nicht weniger als 1164 Projektile zusammengedrängt. Zu ihnen gesellen sich noch die Kapseln des Endfadens. Die Zählung derselben ist ausserordentlich erschwert, weil es fast nie gelingt, ihn in ganzer Ausdehnung gestreckt zu conserviren. Stets sind Partien desselben so eng geknäult, dass ein Gewirr bunt durcheinander gewürfelter Kapseln vorliegt. Nach ungefähren Schätzungen greife ich eher zu niedrig, wenn ich die Zahl seiner Kapseln auf 500 veranschlage.

Etwa 1700 Nesselkapseln von viererlei Gestalt, wie sie in einem einzigen Nesselknopfe vereint sind, erzeugen eine Wirkung, welche nicht nur kleineren, sondern auch mittelgrossen pelagischen Organismen verhängnissvoll wird. Es fragt sich nur, in welcher Weise die einzelnen Gruppen von Nesselkapseln in Aktion gesetzt werden und wie es ermöglicht wird, dass die betäubte Beute auch sicher dem Magenschlange zugeführt wird.

Da ist zunächst hervorzuheben, dass gerade die am kräftigsten wirkenden Kapseln, nämlich die 44 stabförmigen und die kommaförmigen der Batterie, nur passiv durch einen von Aussen kommenden Druck entladen werden können. Ihnen fehlen ja die Muskelstiele und contraktile Hüllen. Anders liegen dagegen die Verhältnisse bei den birnförmigen Nesselkapseln und bei jenen, welche an dem Endfaden sich inseriren. Sie sind mit contraktilen Elementen ausgestattet, welche aktiv durch Druck eine Entladung herbeiführen.

Wenn auch diese Thatsachen den früheren Beobachtern unbekannt geblieben sind, so neigen sie doch insgesamt der Auffassung zu, dass nur durch ein Zerreissen der Batterie eine Entladung erfolgen kann. In richtiger Würdigung dieser Thatsache schreiben sie dann dem Angelband die Funktion zu, entweder aktiv ein Zerreissen zu bewerkstelligen oder passiv den Zusammenhang des betäubten Beutethieres mit dem Tentakel zu wahren. Dass die Beurtheilung der Funktion des Angelbandes verschieden ausfallen muss, je nachdem dasselbe als muskulös oder als elastisch betrachtet wird, liegt auf der Hand.

Der erste Forscher, welcher sich ansführlicher über den Entladungsmechanismus der Nesselknöpfe von Calycephoriden in einer für den damaligen Stand der Kenntnisse durchaus zutreffenden Weise auslässt, ist Leuckart¹⁾. Ich gebe seine auf die Nesselknöpfe von Abyla bezüglichen Ausführungen zum Theil wörtlich wieder.

„Hat sich der Endfaden des Nesselknopfes irgendwo befestigt, und bekanntlich geschieht das so leicht, dass man sich fast versucht fühlt, den Faden für klebrig zu halten, so zerreißt der Stiel des Nesselknopfes, sei es nun durch eine Bewegung des Fangfadens oder der festgehaltenen Beute, bis auf das Band. Durch Hilfe dieses Muskelbandes bleibt der Nesselknopf mit der Colonie auch noch dann in Verbindung, wenn sich der Gefangene, trotz seiner Bande, vielleicht noch eine Strecke weit entfernen sollte. Die einzige Folge eines solchen Fluchtversuches ist die, dass der Muskelfaden sich allmählich, wie das Seil einer Harpune abrollt; ein Umstand, der für die Beute unserer Siphonophoren um so verhängnissvoller wird, als die Nesselzellenbatterie dabei zerreißt und ihren Inhalt über den Gefangenen ausstreut. Durch Verkürzung des Fadens kann dann sonder Zweifel die Beute dem Polypen zugeführt werden.“⁴

In ganz ähnlicher Weise äussern sich Keferstein und Ehlers²⁾ über die Entladung. Wenn sie das Angelband mit Recht als einen elastischen Apparat beurtheilen (Leuckart entdeckte ja zuerst die anscheinende Querstreifung desselben bei Abyla und hielt es für einen

¹⁾ R. Leuckart. Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. 1851, p. 19.

²⁾ Keferstein und Ehlers: Zoologische Beiträge 1861, p. 8 und 12.

Muskel), so bleibt doch der Nutzeffekt derselbe: der Zusammenhang der Beute mit dem Stiele des zerrissenen Nesselknopfes wird gewahrt. Die Abbildungen, welche sie von dem halb zerrissenen Nesselknopfe geben, sind durchaus zutreffend.

Die späteren Beobachter stimmen oft mehr stillschweigend den Ausführungen Leuckarts zu: nur Korotneff versucht Andeutungen über den Entladungsmechanismus zu geben, welche denselben in ganz anderem Lichte erscheinen lassen. Indem er nämlich das Angelband für „eine Reserve der kinetischen Kraft“ erklärt (p. 265), glaubt er, dass es als „Extensor“ die Zersprengung des Nesselknopfes bedingt. Da nach seinen Angaben die Zellen der Batterie und die grossen stabförmigen Zellen mit Muskelstielen an dem Angelband befestigt sind, so müssten dieselben aktiv durch Muskelkontraktionen entladen werden.

Dass die Angaben Korotneff's mit dem thatsächlichen Verhalten, wie es die älteren Forscher schon richtig darstellten, nicht vereinbar sind, habe ich oben hervorgehoben. Keine Nesselkapsel sitzt dem Angelbande auf; nie dient dasselbe direkt als Extensor zum Zersprengen der Batterie.

Der Entladungsmechanismus kann erst nach einer genauen Einsicht in den histologischen Aufbau des Nesselknopfes völlig verstanden werden. Da ich auf eine Anzahl von Strukturverhältnissen aufmerksam zu machen hatte, welche bisher übersehen würden, so gestatte ich mir ein Bild von der Wirkung des Nesselknopfes zu geben, welches in engem Anschlusse an die obigen Darstellungen sich hält.

Damit die Batterie in Aktivität treten kann, muss das Beutethier, wie Leuckart zutreffend hervorhebt, mit dem Endfaden in Berührung kommen. Bei der erstaunlichen Dehnbarkeit desselben wird dies in den meisten Fällen ohne Weiteres direkt erfolgen; wenn nicht, so genügt eine Contraktion des Nesselknopfstieles, um den Kontakt mit dem Endfaden herzuführen. Hunderte kleiner Nesselkapseln werden auf das im Endfaden verwinkelte Opfer entladen. Ist es durch die Projektile des letzteren bereits betäubt, so wird es durch eine Contraktion des Stieles und des gesamten Tentakels dem Magenschlauch überliefert.

Anders dagegen, wenn die Geschosse des Endfadens wirkungslos bleiben. Er contrahirt sich, die Beute kommt mit dem distalen Ende der Batterie in Berührung und als zweite Salve werden die birnförmigen Nesselkapseln durch Contraction ihrer Muskelstiele entladen. Auch diese mögen die gewünschte Wirkung nicht erzielen: das Opfer macht krampfhafte Fluchtbewegungen und bereitet dadurch die Aktion der Batterie vor. Durch das Zerren am Nesselknopf erfolgt zunächst ein Effekt, den man sich leicht am lebenden Thiere vor Augen führen kann.

Das Angelband reisst von dem Nesselknopf los und bleibt nur mit seinem distalen Ende, da wo linke und rechte Schleifenhälfte ineinander übergehen, mit ihm in fester Verbindung. Da es an seinem proximalen Anfangstheil in die Stützlamelle des Stiels übergeht, so vermittelt es allein den Zusammenhang zwischen Bentethier und Nesselknopf einerseits und dem Stiele andererseits. Auch an conservirten Nesselknöpfen lässt sich leicht durch einen Zug an dem Endfaden der Verband zwischen Nesselknopf und Angelband lösen, wie dies Keferstein

u. Ehlers bereits zutreffend abbildeten. Durch die starke Dehnung der ektodermalen Hülle in Folge der oben geschilderten Invagination, durch die Verödung des Gefäßes und die Lageverschiebung des Angelbandes ist ein solches Abreissen von dem Nesselknopf leicht erklärlch. Bei seiner Elasticität spielt das Angelband die Rolle eines Accumulators: ein Abreissen der Bente bei energischen Fluchtbewegungen wird verhütet durch das Lockern der Schleifen, welche andererseits bei dem Nachlassen solcher Versuche sich wieder eng aneinander legen. Die freigelegten proximalen Gerüstzellen suchen wieder durch ihre Elasticität die frühere Lage herzustellen, indem sie mit dem zwischenliegenden Abschnitt des Nesselbandes aufklappen. (Vergl d. nebenstehenden Holzschnitt Fig. 4.)

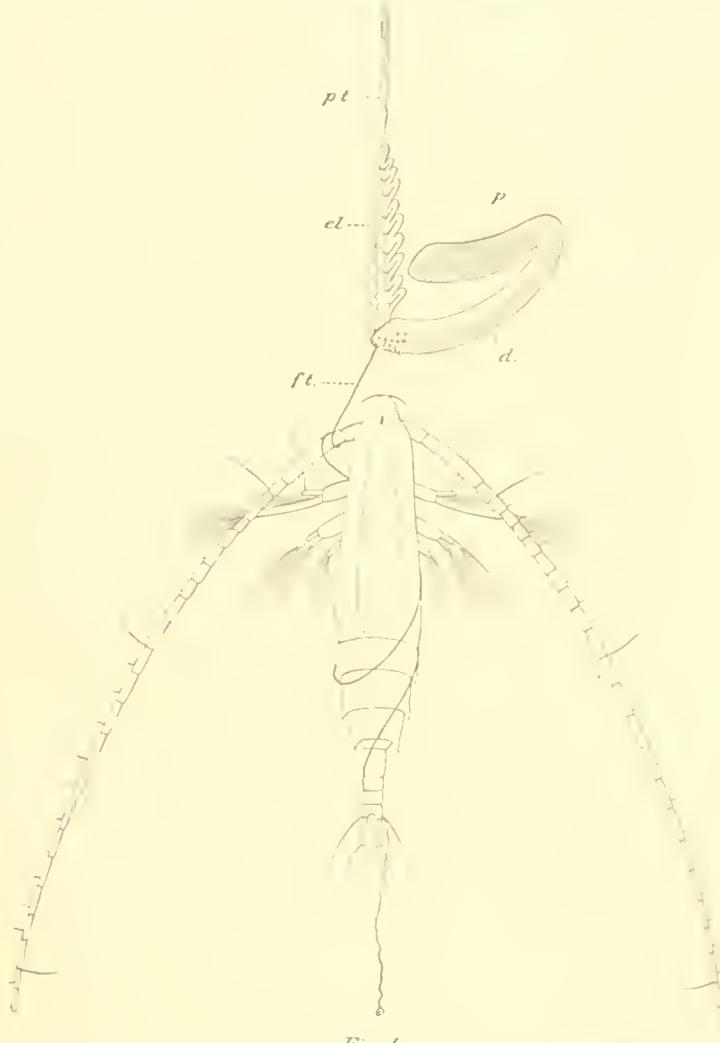


Fig. 4.

Jugendlicher Rhinocalanus in den Endfaden (f. t.) des Nesselknopfes verwickelt.

Das elastische Band (el.) ist von dem Nesselknopf losgelöst und hängt nur noch mit dessen Distalende (d.) zusammen. Der Proximaltheil (p.) klappt auf. p. t. Stiel des Seitenfadens.

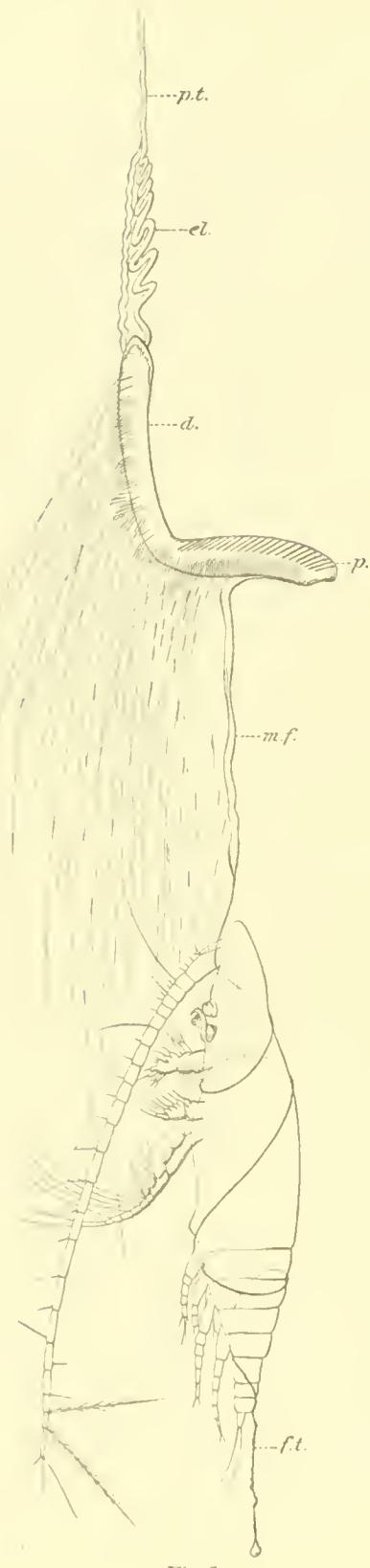


Fig. 5.

Rückförmige Fluchtbewegungen werden der Beute von jetzt an verhängnissvoll. Umwunden von dem Endfaden, verfangen in die Nesselfäden der birnförmigen Kapseln muss das Opfer bei jeder Bewegung einen Zug auf das distale Ende der die Batterie überdachenden gefensterten Lamelle ausüben. An diese treten ja die langen Muskeln des Endfadens und die Muskelstiele der birnförmigen Nesselkapseln heran. Ein energischer Rück und die Lamelle mitsamt den aufliegenden Bogenzellen und dem Drüsenepithel reisst von der Batterie ab. Die Entladungspole der dünnwandigen und offenbar in starkem Turgor befindlichen Batteriekapseln werden freigelegt und nach Art einer Mitrailleuse wird das Opfer mit Geschossen überschüttet. Dass es bei dem Abreissen der gefensterten Lamelle nicht ohne einen starken Druck auf die Nesselkapseln abgeht, der vielleicht vorwiegend zum Entladen der Nesselfäden führt, ist wohl erklärlich. Hat die distale Hälfte der Batterie ihre Wirkung noch nicht gethan, reisst die Lamelle auch auf der proximalen ab, so harren des Opfers noch die vernichtendsten Geschosse: die 44 grossen stabförmigen Kapseln werden frei gelegt und schnellen ihm ihre langen Nesselfäden entgegen. (Holzschnitt Fig. 5.)

Es versteht sich von selbst, dass nicht nur die einzelne Nesselkapsel, sondern auch der ganze Nesselknopf nach der Entladung nicht zum zweiten Male zu funktionieren vermag. Der ständige Ersatz von Nesselknöpfen an der Tentakelwurzel deutet auf einen ebenso raschen Ver-

Jugendliche Calanella in den Endfaden (f. t.) des Nesselknopfes verwickelt.

Durch Fluchtbewegungen des Beutethieres ist die gefensterte Membran (m. f.) von den Kapseln der Batterie theilweise abgerissen.

Die Nesselkapseln werden entladen und betäuben das Opfer.

Sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 4.

brauch hin. Grössere Beutethiere werden auch von einem Nesselknopfe nicht bewältigt werden, sondern durch die Contraction des Tentakels mit den Endfaden mehrerer in Berührung kommen müssen, bevor sie betäubt sind.

Die hier gegebenen Darlegungen über die Entladung der Batterien von *Stephanophyes superba* gelten mit geringfügigen, aus dem Bau des Nesselknopfes sich ergebenden Modifikationen nicht nur für die Calycophoriden, sondern im Wesentlichen auch für die Physophoriden. Mögen bei ihnen die Nesselknöpfe nackt oder mit complicirten Involukren ausgestattet sein: stets vermittelt das Angelband den Connex mit dem Fangfaden, stets wird der Schlusseffekt durch ein Abreissen der gefensterten Lamelle von der Batterie bedingt. Auf die Entladung der aberrant gestalteten Nesselbatterien der Rhizophysen und Physalien, denen bekanntlich Angeländer und Endfäden fehlen, wird später noch aufmerksam gemacht werden.

10. Die mundlosen Polypoide.

In den Internodien zwischen den Gruppen treten bei *Stephanophyes* Stammähnle auf, welche bisher bei keiner Calycophoride zur Beobachtung gelangten. Bleibt man bei der früheren Auffassung stehen, dass alle polypoiden Anhänge des Siphonophorenstocks, welche keine Mundöffnung aufweisen, als Taster zu bezeichnen sind, so haben wir derartige Taster auch *Stephanophyes* zuzuschreiben. Es ist indessen nicht zu leugnen, dass unter dem Begriff „Taster“ Bildungen zusammengefasst werden, welche weder in morphologischer, noch in physiologischer Hinsicht übereinstimmen. Häckel hat bereits diesem Umstände Rechnung getragen, indem er von den Tastern (Palponen) im engeren Sinne die „Afterblasen oder Cystonen“ mit einem der Mundöffnung homologen Excretionsporus abzweigte. Es lässt sich indessen nicht leugnen, dass dann immer noch polypide mundlose Anhänge unter einem Namen zusammengefasst werden, welche in Bau und Funktion auseinander gehen: einerseits nämlich dünnwandige Schläuche mit kräftig entwickelter Muskulatur, andererseits dickwandige polypide Gebilde mit aufällig schwach entwickelter Muskulatur. Erstere bewegen sich ständig wurmförmig und prüfen tastend die Qualität des umgebenden Mediums, letztere sind fast unbeweglich und entschieden nicht mit Tastfunktionen betraut. Ihr Ektoderm ist im Gegensatz zu jenem der eigentlichen Tasterpolypen mehrschichtig und hauptsächlich aus einem dicken Belag von unentwickelten Nesselzellen aufgebaut. Derartige polypide Anhänge sind besonders typisch für die Physalien, bei denen sie an der Basis der kleinen und grossen Senkfäden auftreten: sie sind es aber auch, welche gerade für *Stephanophyes superba* als Träger der Fangfäden mit den heteromorphen eichelförmigen Nesselknöpfen charakteristisch sind (Taf. VI Fig. 1 pa.). Ob es nun gerechtfertigt ist, die dickwandigen mundlosen polypoiden

Anhänge von den Tastern im engeren Sinne zu scheiden, müssen weitere Untersuchungen lehren. Bevor es noch nicht mit Sicherheit entschieden ist, ob Zwischenformen zwischen den dünnwandigen und dickwandigen Tastern vorkommen, gebraue ich für die letzteren den indifferenten Ausdruck „mundlose Polypoide“ und wende den Namen „Taster“ nur für jene Polypoide an, denen zweifellos Sinneswahrnehmungen zukommen. Wenn ich mir ein Urtheil über die Funktion der dickwandigen mundlosen Polypoide erlauben darf, so ist zunächst in Betracht zu ziehen, dass sie sowohl bei *Physalia* wie bei *Stephanophyes* Träger von Senkfäden mit Nesselbatterien sind. Da die Senkfäden von einem Gefäss durchzogen sind, so dürfte bei der Contraktion die in dem Senkfaeden circulirende Flüssigkeit in das Polypoid gepresst werden. Letzteres würde demgemäß als Sammelreservoir dienen. Da es zudem durch Klappenvorrichtungen gegen den gemeinsamen Gastrovaskularraum abgeschlossen werden kann, so strömt bei dem Strecken des Senkfadens die Flüssigkeit aus dem stark geschwollenen Polypoid wieder in den ersten.

Was nun die polypoiden Anhänge von *Stephanophyes* anbelangt, so repräsentiren sie eiförmige, gestielte und einen halben Millimeter lange Gebilde, welche bald einzeln, bald zu zweien, selten zu drieien an einem gemeinsamen Stiele (p. pa.) vereint in den Internodien sitzen. Ihr Ektodermbelag von 0,1 mm Dicke wird von einem Polster kleiner Zellen gebildet, von denen die peripher gelegenen Nematoblasten ausscheiden. Da dieses Nesselpolster auch den freien Pol bedeckt, so dürfte das Polypoid nur dem Basalmagen der Magenschläuche homolog sein, der ja eine ganz ähnliche Struktur aufweist. Der Gefässkanal ist blind geschlossen und wird in gewohnter Weise von einem einschichtigen Entoderm ausgekleidet, welches nicht in Falten gegen das Lumen vorspringt. An der Grenze zwischen Stiel und Polypoid entspringt ein dehnbarer Fangfaden mit den eigenartigen, heteromorphen Nesselknöpfen.

11. Die primären eichelförmigen Nesselknöpfe.

a. Bau der Nesselknöpfe.

Taf. VI.

An den Tentakeln jugendlicher Magenschläuche und an den Senkfäden der mundlosen Polypoide sitzen Nesselknöpfe (n. u. pr.), welche durchaus verschieden sind von den oben geschilderten nierenförmigen Nesselknöpfen. Ich bezeichne sie als primäre Nesselknöpfe, weil sie an den Tentakeln der Magenschläuche späterhin schwinden und durch heteromorphe sekundäre verdrängt werden. Ein derartiger Wechsel von Nesselknöpfen kommt den Tentakeln der Polypoide nicht zu. Da keine Calycephoride bekannt ist, bei welcher heteromorphe Nesselknöpfe resp. ein Ersatz larvaler Nesselknöpfe durch die definitiven heteromorphen stattfindet, so verlohnt

es sich wohl der Mühe, auch den primären Bildungen eine eingehendere Besprechung zu widmen. Um indessen Wiederholungen zu vermeiden, so verweise ich bezüglich mancher feinerer Strukturverhältnisse auf die obigen Darlegungen über die sekundären Nesselknöpfe.

Die erste Anlage der primären Nesselknöpfe erfolgt an der verdickten Dorsalseite der Tentakelwurzel. Sie wölben sich als kurze Knospen hervor und lassen frühzeitig die oben bereits genügend charakterisierten vier Gerüstzellen erkennen. Der jugendliche Nesselknopf verlängert sich, indem er gleichzeitig bohnenförmige Gestalt annimmt. In außälligem Gegensatz zu den Nesselknöpfen der Calyceophoriden wird nie ein Endfaden angelegt, während gleichzeitig auch der Stiel (p. t.) kaum angedeutet erscheint (Taf. VI Fig. 5 und 6). Die Sonderung der zwischen den Gerüstzellen gelegenen Ektodermschichten in die Batteriezellen, in die gefensterte Membran, Bogenzellen und Drüsenzellen findet frühzeitig statt: auch treten an dem distalen, gegen den Fangfaden sich krümmenden Ende die Anlagen von 24 birnförmigen Nesselkapseln auf, welche den mit Muskelstielen versehenen birnförmigen Kapseln der sekundären Nesselknöpfe homolog sind (Taf. VI Fig. 5 en. py.).

Bei der weiteren Entwicklung des Nesselknopfes treten wesentliche Differenzen im Vergleiche zu der Ausbildung der sekundären Knöpfe hervor. Während letztere sich nämlich in die Länge strecken, so erfolgt bei ersteren eine Ausdehnung in dorsaler Richtung. Eingeleitet wird dieselbe durch ein Abrücken des Proximaltheiles der Batterie von dem kurzen Gefäßaste, wie es bereits auf Fig. 5 angedeutet ist. Das Gefäß (e. t.) selbst bleibt zeitlebens auffällig kurz und berührt lediglich den Distalteil der Batterie. Bei mangelnder Längsstreckung und gleichzeitigem Höhenwachsthum in dorsaler Richtung kommt schliesslich die charakteristische eichelförmige Gestalt des ausgebildeten Nesselknopfes zu Stande, wie sie auf Taf. IV Fig. 7 und 8 dargestellt ist.

Typisch für den ausgebildeten primären Nesselknopf sind im Gegensatz zu dem sekundären folgende Merkmale: die Streckung in dorsoventraler Richtung bei gleichzeitiger Verkürzung der Längsachse, der Mangel eines Endfadens, die auffällige Kürze des Stiels und des Gefässes und das Fehlen des elastischen Angelbandes. Man sieht ein, dass hier ein Konstruktionsprinzip vorliegt, welches in jeder Hinsicht Differenzen von dem Bau der bisher bekannten Calyceophoridennesselknöpfe bedingt.

Um noch im Detail die bisherigen Angaben zu erweitern, so sei erwähnt, dass dem kurzen und stämmigen Stiele der Nesselknopf in aufrechter Stellung aufsitzt (Taf. IV Fig. 7). Der kurze, fast dreieckig gestaltete Gefäßast (Taf. VI Fig. 2—4 [e. t.]) reicht knapp bis an das distale Ende der Batterie heran; er verödet nicht an dem ausgebildeten Nesselknopfe.

Die Nesselbatterie (t. n.) besteht an ihrem distalen Abschnitt aus 7 Längsreihen schwach sichelförmig gebogener Nesselzellen. An ihrem Proximaltheil verbreitert sie sich zu einer oblongen Platte dadurch, dass sich weitere Längsreihen von Nesselzellen hinzugesellen (Taf. IV Fig. 7 und 8 t. u').

Ein besonderes Interesse nehmen die 24 birnförmigen Nesselzellen (cn. py.) in Anspruch, welche den Distalabschnitt des Nesselknopfes in einen Halbkreis angeordnet umsäumen. Ich habe sie auf Taf. VI von vorne (Fig. 2), von der Seite (Fig. 3) und von unten gesehen (Fig. 4) dargestellt. Die Nesselkapseln messen 0,018—0,02 mm und sind an dem Entladungspole verschmälert. Sie werden von Nesselzellen erzeugt, welche in kräftige Muskelstiele auslaufen. Meist entspringt von jeder Zelle nur ein Stiel, welcher mit den Stielen benachbarter Zellen sich vereinigend an die letzten Ausläufer der die Batterie überbrückenden gefensterten Membran herantritt. Gelegentlich trifft man auf Zellen, von welchen zwei oder auch drei Stiele abgehen (Fig. 2 enbl'). Die gefensterte Membran gibt an ihrem distalen Ende zwei grosse seitliche Brücken ab (Fig. 2 und 3 pons), an welche die Muskelstielbündel der seitlich und proximal gelegenen Nesselzellen herantreten.

Von geradezu monströser Grösse im Verhältniss zu den Kapseln sind die schnabelförmig gebogenen Cnidocils (cn. c.). Bei ihrer derben Gestaltung machen sie durchaus den Eindruck von Widerhaken. Die längsten Cnidocils findet man an den seitlichen proximalen Nesselzellen (Fig. 3 und 4 cn. c.); sie messen 0,032 mm und übertreffen demgemäss die Nesselkapsel um mehr als ein Drittel an Länge.

b. Entladung der Nesselknöpfe nebst Bemerkungen über die Natur der Nesselzellen.

Die ungewöhnlich kräftige Ausbildung der Cnidocils an den primären Nesselknöpfen steht ganz entschieden in Correlation mit dem Mangel eines Endfadens. Letzterer ist es ja, welcher in erster Linie ein Verfangen der Beute einleitet. Ich kann mich nun des Eindrückes nicht erwehren, als ob die kräftigen Widerhaken bei gleichzeitigem Mangel eines Endfadens einer analogen Funktion vorständen.

In ihnen wird das Beutethier sich festhaken und gleichzeitig durch seine Fluchtbewegungen einen so energischen Reiz auf die unterliegenden birnförmigen Kapseln ausüben, dass dieselben durch Kontraktion ihrer Muskelstiele entladen werden. Ist es dann noch nicht betäubt, zerrt es an den Widerhaken, so erfolgt ein Abreissen der gefensterten Membran und eine Entladung der Batterie.

Freilich ist bei einer derartigen Auffassung zu berücksichtigen, dass sie lediglich auf einen speziellen Fall hin geäussert wird und dass mit ihr durchaus nicht die Vorstellung verbunden sein soll, als ob sämmtlichen Cnidocils eine derartige mechanische Rolle zukomme. Ich halte vielmehr immer noch an meiner früher¹⁾ geäusserten Anschaunung fest, dass in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Cnidocils als Sinneshaare funktioniren, welche einen sie treffenden Reiz dem Plasma der Nesselzelle übermitteln. Die einfache Folge ist eine Kontraktion der die Nesselkapsel umhüllenden contraktilen Substanz, welche zur Entladung der Nesselkapsel hinführt. Denkt man sich nun die Muskelstiele der Nesselzellen durch nervöse Apparate verbunden — ich bemerke, dass ich prächtig verästelte Ganglienzenlen sowohl bei Velellen, wie bei Physalien aufgefunden habe — so ist die Vorstellung nicht von der Hand zu weisen, dass die Berührung auch nur eines Cnidocils genügen kann, um eine ganze Nesselbatterie resp. Gruppen benachbarter Nesselzellen in Aktivität zu versetzen.

Bei einer derartigen Auffassung sind freilich Cnidocils nur dann denkbar, wenn gleichzeitig contraktile Substanz von der Nesselzelle ausgeschieden wird. Thatsächlich fehlen denn auch Cnidocils in allen jenen Fällen, wo die Nesselzellen als Nesselpolster Verwerthung finden oder wo die Entladung nur passiv durch einen von Aussen wirkenden Druck bewerkstelligt wird. Ein solcher ist es ja, welcher nach den obigen Darlegungen zur Entladung der Nesselbatteriezellen und der grossen stabförmigen seitlichen Nesselkapseln Veranlassung gibt. Der Mangel contraktiler Substanz an den Nesselzellen des Nesselbandes und an den grossen stabförmigen Nesselzellen steht in Causalnexus mit dem Fehlen von Cnidocils an ebendenselben Nesselorganen. Würden die Cnidocils rein mechanisch als Schlagbolzen wirken, die durch einen von dem Bentethier ausgeübten Druck die Entladung der Kapsel bewerkstelligen, so wäre es immerhin schwer verständlich, dass sie gerade den wirksamsten Projektilen des Nesselknopfes fehlen sollten.

Die ansprechende Vorstellung von F. E. Schulze,²⁾ in dem auf die Cnidocils ausgeübten Druck den ersten Anstoß zur Entladung der darunter gelegenen Kapseln zu vermuthen, war so lange durchaus berechtigt, als die Muskelstile der Nesselzellen entweder noch unbeachtet blieben oder verschiedenartig beurtheilt wurden. Erst nachdem ich nachweisen konnte, dass die contraktile Substanz an den Nesselzellen der Physalien quergestreift

¹⁾ C. Chun. Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Cölenteraten. Zool. Anz. 1881 No. 9.
(Vergl. auch Humboldt Bd. I Heft 2.)

²⁾ F. E. Schulze. Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. 1871 p. 23 u. 24.

ist, war ein sicherer Entscheid gewonnen, der denn auch modifizierend auf die Vorstellungen über den Entladungsmechanismus einwirken musste. Immerhin wird man nicht leugnen können, dass so ungewöhnlich kräftig entwickelten Cnidocils, wie ich sie soeben von den primären Nesselknöpfen der Stephanophyes schilderte, eine mechanische Funktion zukommen dürfte, insofern ein Druck zur Entladung der Kapsel direkt beitragen kann. Andererseits deutet ihre Ausbildung als Widerhaken darauf hin, dass sie gleichzeitig zum Verfangen der Beute Verwerthung finden. In beiden Fällen wird indessen ein derber Reiz auf das Plasma der Zelle ausgeübt, der zur Kontraktion nicht nur des der Nesselzelle angehörigen Muskelstieles, sondern auch der benachbarten mit ihm bündelweise sich vereinigenden contraktilen Ausläufer hinführen wird.

In allen jenen Fällen, wo die Cnidocils als feine Stifte (Physalia), als zarte Haare oder gar als lange zu förmlichen Tastkämmen angeordnete Borsten (embryonale Nesselknöpfe der Physophoriden) ausgebildet sind, werden sie als Sinneshaare zu beurtheilen sein.

Treten sie dagegen ungewöhnlich kräftig entwickelt und in Gestalt von Widerhaken entgegen, so ist ihnen eine gleichzeitige mechanische Funktion nicht abzusprechen.

Ich freue mich, dass meine früherhin ausgesprochenen Ansichten über den Entladungsmechanismus der Nesselkapseln, über die Deutung der Ausläufer der Nesselzellen und über die Funktion der Cnidocils neuerdings Eingang finden. So speziell auch in einer kürzlich erschienenen sorgfältigen Untersuchung von C. Schneider,¹⁾ der geradezu die Nesselzellen als Sinneszellen auffasst, weil in dem gesamten Ektoderm der Hydra Sinneszellen und mit ihnen die Sinneshärchen fehlen. Selbstverständlich kann eine derartige Auffassung nicht auf sämmtliche Nesselzellen übertragen werden, ebensowenig wie meine vielfach irrthümlich aufgefasste Ansicht, als ob sämmtliche Nesselzellen Epithelmuskelzellen repräsentirten. Da unstreitig contraktile Elemente von der Nesselzelle ausgeschieden werden, welche andererseits mit der Differenzirung eines als Cnidocil bezeichneten Sinneshärtchens in Causalnexus stehen, so dürfen wir schon eher der Wahrheit näher kommen, wenn wir die Nesselzellen im Sinne Kleinenbergs als Neuromuskelzellen gelten lassen, als Zellen, welche befähigt sind, vermittelst Sinneshärchen Eindrücke der Aussenwelt aufzunehmen und sie durch eine Kontraktion zu beantworten. Mit dieser Auffassung steht es auch durchaus nicht im Widerspruch, dass in der Tiefe der Ektodermzellen verästelte Ganglienzellen auftreten. Im Gegentheil: soll ein die Nesselzelle durch den Cnidocil treffender Reiz nicht nur lediglich von ihr durch eine Con-

¹⁾ K. C. Schneider. Die Histologie der *Hydra fusca*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35 p. 371.

traction beantwortet werden, sondern soll er einerseits die übrigen Nesselzellen, andererseits die Epithelmuskelzellen zur Aktion anregen, so kann dies am wirksamsten durch einen reizleitenden Plexus von Ganglienzellen bewerkstelligt werden.

Fehlen andererseits Nesselzellen die Cnidocils und die Muskelstiele, so fällt selbstverständlich jeder Grund weg, sie als Sinneszellen, als Epithelmuskelzellen oder als Neuromuskelzellen in Anspruch zu nehmen. Wir dürfen ja immerhin nicht ausser Acht lassen, dass es sich doch in erster Linie bei allen Nesselzellen um die Bildung eines Secretes handelt, das in Gestalt eines cuticularen Skelettstückes von bemerkenswerther Feinheit erstarrt. Wenn dasselbe im Innern der Zelle liegen bleibt und nicht, wie die meisten cuticularen Skelettstücke, eine periphere Lagerung einnimmt, so steht dieses Verhalten nicht vereinzelt. Es sei nur an die chitinigen im Innern der Zelle sich windenden Ausfuhrgänge bei Drüsenzellen der Insekten, an Krystallkegel und im Innern der Sinneszellen gelegene Stäbchen und Stifte erinnert, um analoge Fälle anzuführen. Bei dem Mangel von Cnidocils und contraktilen Differenzierungen geht die Nesselzelle entweder fast ganz in die Bildung der Kapsel auf, die dann von einem äusserst dünnen den Kern bergenden Plasmamantel umgeben wird (Nesselzellen der Batterie) oder sie scheidet nur einen kleinen Nematoblasten aus (Nesselpolsterzellen).

Gerade wegen der unvollkommenen durchgeföhrten Arbeitsteilung, wie sie in ähnlichem Maasse kaum noch bei Zellen wiederkehrt, die im geweblichen Verbande stehen, nehmen die Nesselzellen ein hohes theoretisches Interesse in Anspruch. Dass entodermale Nährzellen und ektodermale Deckzellen an ihrer Basis Muskelfibrillen ausscheiden und an ihrer freien Oberfläche amoöboide Ausläufer entsenden oder Flimmcerilien differenziren — das sind Erscheinungen, welche uns bei Cölenteraten geläufig sind. Dass aber eine Zelle eine Waffe von ganz ungewöhnlicher Complicität ausscheidet, dass sie andererseits durch ein Sinneshaar befähigt wird Reize aufzunehmen und dieselben selbstthätig durch Contraktion ihrer bisweilen quer-gestreiften Muskelfibrillen zu beantworten — das ist sicherlich eine Vereinigung von Funktionen, wie sie sonst nur frei lebenden Einzelzellen zukommt. Wer eine derartige Zelle als Matrixzelle, als Sinneszelle oder Muskelzelle bezeichnet, der wird natürlich nur einer Seite ihrer Leistungen gerecht.

12. Die Gonophoren.

Stephanophyes superba ist eine monöcische Siphonophorenkolonie. Männliche und weibliche Gonophorentrauben (go. d.), auf deren Habitus bereits oben (p. 557[5]) hingewiesen wurde, alternieren an demselben Stocke. Indessen wechseln sie nicht derart regelmässig ab, dass auf

eine männliche Gruppe eine weibliche, auf diese wieder eine männliche folgt, sondern meist bildet sich hinter einer beschränkten Zahl (2—3) männlicher Gruppen eine ebenfalls beschränkte Zahl weiblicher aus. An einem aus 11 Gruppen bestehenden Stammstück konnte ich die nachstehend skizzirte Folge von männlichen und weiblichen Gonophorentauben nachweisen (die männlichen Trauben mit ♂, die weiblichen mit ♀ bezeichnet):

♂ ♂ ♀ ♀ ♂ ♂ ♀ ♀ ♂ ♂

Zu fünf bis sieben mit ihren kurzen Stielen sich vereinigend sitzen die auf verschiedenen Entwicklungsstadien befindlichen Gonophoren distalwärts in direkter Nähe des Stieles der Magenpolypen (Taf. III Fig. 1) rechts neben den Spezialschwimmglocken. Selten treten Gonophorentauben in den Internodien neben den mundlosen Polypoiden auf (Taf. III Fig. 8 und 9 p. 569[17]). Die ausgebildeten Gonophoren sind Medusoide, welche aus einem Stiele (go. p.), aus einem Schwimmglockenmantel (u.) und aus einem grossen Manubrium (ma.) bestehen. Die Schwimmglocke ist mit einem Velum ausgestattet und übt Pumpbewegungen aus, löst sich indessen nicht von dem Stamme los. Ihre Umbrella bleibt relativ dünnwandig und wird von vier Subumbrellargefässen durchzogen, welche in einen Ringkanal einmünden. Die seitlichen Gefäße verlaufen geknickt und entsenden blind endigende Stolonen (Taf. III Fig. 1 c. I'). Die Länge der Umbrella (vom Schirmrande bis zur Insertion des Stieles) beträgt bei männlichen Gonophoren 1.6 mm; das Velum ist 0.22 mm breit.

Die Mannbrien erreichen an männlichen Gonophoren eine ungewöhnliche Länge. An conservirtem Materiale sind Manubrien von 5—6 mm Länge nicht selten; an dem lebenden Thiere dürften die längsten einen Centimeter messen. Die mit reifen Spermatozoen erfüllten sind schwach fleischroth gefärbt. Die weiblichen Mannbrien sind kürzer und bergen drei oder vier in einer Ebene liegende durchsichtige Eier, welche bei völliger Reife zwei Millimeter gross werden.

Die Entwicklung der Gonophoren.

Taf. VII.

a. Die Urknospe.

Nachdem Weismann¹⁾ in seinen meisterhaften und grundlegenden Untersuchungen über die Wanderungen der Keimzellen bei den Hydromedusen ein anschauliches Bild von den vielgestaltigen und merkwürdigen Entwicklungs- und Lebensvorgängen der Geschlechtszellen entworfen hat, dürfte es scheinen, als ob späteren Beobachtern nur eine bescheidene

¹⁾ A. Weismann. Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. 1883.

Nachlese auf einem so verwickelten Gebiete vorbehalten sei. Ich habe an dem spärlichen und kostbaren conservirten Materiale der *Stephanophyes superba* versucht, mir ein eigenes Urtheil über die Wanderungen der Keimzellen zu bilden — und das lediglich in der Voraussetzung, eine weitere Bestätigung seiner Angaben liefern zu können. Ich freue mich denn auch, seinen Beobachtungen über die Entstehung und Auswanderung der Sexualzellen bei Siphonophoren durchaus beipflichten zu können, glaube aber immerhin auf manche eigenartige Verhältnisse aufmerksam geworden zu sein, die einer Mittheilung werth erscheinen.

Die erste Anlage der Geschlechtstraube repräsentirt an den jungen Gruppen eine Knospe, welche distal neben dem Magenschlauch und rechts neben der Knospe für die Spezialschwimmglocke gelegen ist (Taf. III Fig. 4 g. pr.). Aus dem Entoderm dieser Knospe, welche ich als „Urknospe“ bezeichne, gehen die Eizellen resp. Samenzellen hervor. Die Urknospe persistirt zeitlebens; an ihr knospen successive die definitiven Gonophoren (Taf. VII Fig. 1—3, Fig. 22 und 23). Für die weiblichen Gruppen fungirt demgemäß die Urknospe als Ovarium, für die männlichen als Hoden. Selbst an den ältesten Gruppenanhängen ist die 0.2—0.25 mm messende Urknospe am Grunde der Gonophorentraube nachweisbar. Ihr Ektoderm ist dünn und einschichtig, ihr Entoderm ist mehrschichtig und gibt zugleich den Mutterboden für die sich entwickelnden Geschlechtszellen ab. Den entodermalen Ursprung der Sexualzellen bei Siphonophoren hat Weismann eingehend bei Calycephoriden und Physophoriden nachgewiesen.

Das Auftreten einer mit jugendlichen Geschlechtsprodukten erfüllten Knospe, von der sich die späteren Geschlechtspersonen abschnüren, wird hier zum ersten Mal für die Calycephoriden nachgewiesen. Analoge Vorgänge hat Weismann¹⁾ bei den Physophoriden entdeckt. Auch bei ihnen geht die Bildung der Geschlechtszellen derjenigen der Geschlechtsindividuen voraus, insofern bei *Forskalia* eine gebuchtete Zwitterdrüse angelegt wird, von der sich Divertikel — die Gonophoren — abschnüren. Ähnlich liegen nach ihm die Verhältnisse bei *Agalma*. Eine Zwitter-Anlage der Primärknospe wird allerdings nicht constatirt, da ja männliche und weibliche Gonophoren auf getrennten Stielen sitzen. Indessen bilden sich sowohl an der mit Eiern erfüllten weiblichen Primärknospe, wie an der mit Spermatoblasten erfüllten männlichen die definitiven Gonophoren als Divertikel ans.

Ein wesentlicher Unterschied scheint nun allerdings zwischen Physophoriden und *Stephanophyes* insofern obzuwalten, als bei den Physophoriden die Urknospe nicht persistirt, sondern frühzeitig in die definitiven Gonophoren aufgeht. Am

¹⁾ A. Weismann I. c. p. 204—211.

Bestimmtesten spricht sich Weismann in dieser Hinsicht über die männliche Primärknospe von Agalma aus: „Die primäre Knospe wird zum Stiel der kleinen Gonophorentraube, die Seitenknospen zu den wenigen Gonophoren“ (I. e. p. 210). Aehnlich scheinen sich übrigens auch an der weiblichen Primärknospe von Agalma die Verhältnisse abzuspielen: „Die stärkste Neubildung von Eizellen fällt in die Jugendzeit der Sexualtraube, die sich dabei immer mehr entfaltet und unter rapider Zellvermehrung in immer zahlreichere Seitensprossen gliedert. — Die Differenzirung der jungen Zellen zu Eizellen . . . geht aber lange Zeit fort, so dass auch in Geschlechtstrauben, die schon viele Gonophoren tragen, immer noch junge Eizellen enthalten sind.“ (Weismann p. 209.) Aehnlich liegen die Verhältnisse bei *Forskålia*, deren Zwitterdrüse nach Weismann vollständig in die Bildung der männlichen und weiblichen Gonophoren aufgeht, ohne als solche am Grunde des Stieles der Gonophorentraube erhalten zu bleiben.

Nach meinen Untersuchungen, die ich an Rhizophysen und Physalien anstelle, muss ich ebenfalls eine Persistenz der Urknospe in Abrede stellen. Letztere besitzt bei den genannten Gattungen ein mehrschichtiges Entoderm, streckt sich in die Länge und treibt so viele Seitendivertikel, als späterhin Seitenäste dem gemeinsamen Stiele ansitzen. Jedes Seitendivertikel knospt nun seinerseits wieder einen terminalen „Geschlechtstaster“ und proximale Medusoide, von denen eines sich zur Anlage einer weiblichen Schwimmglocke, die übrigen zu männlichen sessil bleibenden Gonophoren ausbilden. Das entodermale Keimmaterial wird allmählich allein den männlichen Gonophoren zugetheilt, die somit an der ganzen Geschlechtstraube ziemlich von gleichem Alter sind. Nie habe ich in der mit einem Velum ausgestatteten Meduse die Anlagen der weiblichen Keimzellen nachweisen können; offenbar löst sich dieselbe vom Stocke los und bildet erst späterhin, ähnlich den Medusen der Velellen und Porpiten, die Keimprodukte aus. Auf die feineren Vorgänge dieser Entwicklung komme ich späterhin zurück — so viel sei indessen hervorgehoben, dass auch bei Rhizophysen und Physalien die Urknospe nicht erhalten bleibt, sondern in die Bildung ihrer Divertikel völlig aufgeht.

Der hier gegebene Nachweis, dass eine Primärknospe bei Stephanophyes auftritt, welche als „Urknospe“ zeitlebens an dem Grunde der Gonophorentraube persistirt, eröffnet für die Untersuchung eine neue Perspektive. Drei Möglichkeiten sind denkbar und scheinen auch tatsächlich realisiert zu sein:

- 1) Jedes Gonophor knospt selbständig an der Basis eines älteren aus dem Stamm (Monophyiden und Diphyiden?).

- 2) Die Gonophoren knospen an einer primären „Urknospe“, welche zeitlebens an dem Stiele der Gonophorentraube persistirt (*Stephanophyes*).
- 3) Die Gonophoren knospen an einer Urknospe, welche ganz in die Bildnung der ersteren aufgeht und nicht an der Basis des Stieles der Gonophorentraube erhalten bleibt (*Agalma*, *Rhizophysa*, *Physalia*).

b. Die weibliche Urknospe.

Die weibliche Urknospe wird von einer dünnen Ektodermlage überzogen und ist erfüllt mit einer Brut junger Eier. Dieselben sind in dem Entoderm gelegen, welches einen mit der gemeinsamen Leibeshöhle des Stammes communicirenden Gefäßraum begrenzt. Die distal gelegenen Eizellen sind von relativ ungewöhnlicher Grösse, während die proximalen allmählich an Grösse abnehmen und schliesslich so völlig in die basalen Entodermzellen übergehen, dass ihr Ursprung aus denselben nicht zweifelhaft ist. Da Weismann den entodermalen Ursprung der Geschlechtszellen von Siphonophoren überzeugend nachgewiesen hat, so verzichte ich auf die Beschreibung und Wiedergabe von Abbildungen, welche lediglich auf eine Bestätigung seiner Befunde hinauslaufen. Ich erwähne nur, dass die Entodermzellen an dem Distalabschnitt der Urknospe sich zwischen die Eizellen eindrängen und theilweise sogar an die Stützlamelle herantreten. Das gilt speziell von der freien Kuppe der Urknospe, wo ich in einem Falle eine wohl entwickelte „Entodermkuppe“ nachweisen konnte (Fig. 2 cup.).

Oben wurde bereits darauf hingewiesen, dass in jedem Gonophore drei oder vier Eizellen (ov.) gelegen sind. Dieselben treten gemeinschaftlich als ein Divertikel über die Urknospe hervor und bilden die erste Anlage des weiblichen Gonophors. Dass nur die ältesten drei resp. vier Eier einer Urknospe durch ihre Grösse sich vor den übrigen auszeichnen, liegt auf der Hand. Merkwürdig dagegen ist der Umstand, dass nun auch die übrigen Eizellen schon sehr frühzeitig zu Gruppen von je 3 resp. 4 Eiern angeordnet sind. Dadurch entstehen förmliche Kammern oder Fächer gleichaltriger und gleich grosser Eizellen, wie ich sie von einer Urknospe, welche an der Basis einer je 3 Eier enthaltenen Gonophorentraube gelegen ist, abbilde (Fig. 1_{ov^I} 2_{ov^{II}} 3_{ov^{III}}). Eine derartige Sonderung von Gruppen gleichaltriger durch ein festes Zahlenverhältniss charakterisirter Gruppen von Eizellen ist bisher bei Cölenteraten nie beobachtet worden.

Doch noch eine weitere Eigenthümlichkeit zeichnet die Eikeime der Urknospe aus. Sowohl an ungefärbten Präparaten (Taf. VII Fig. 3) wie an gefärbten und in Schnitte zerlegten (Fig. 1, 2, 4—9) fällt ein merkwürdiges Verhalten der Eikerne auf. Die jüngsten

Eizellen besitzen nämlich nur einen runden Kern, während an den mittleren und grösseren Eizellen ohne Ausnahme zwei Kerne von verschiedener Grösse und Struktur auftreten. Der eine derselben, welchen ich als Grosskern (ma. n.) bezeichne, ist granulirt, blass, chromatinarm und mit einem auffällig grossen, aber chromatinarmen Kernkörperchen ausgestattet, während der zweite bedeutend kleinere ovale und ihm dicht angeschmiegte Kern — der Kleinkern — ziemlich homogen und chromatinreich schon an ungefärbten Eiern durch sein Lichtbrechungsvermögen auffällt (mi. n.). Er färbt sich intensiv mit Tinktionsmitteln und misst an den jüngeren 0,04—0,05 mm grossen Eiern (Fig. 6) 0,01 mm, an den älteren (Fig. 4 und 5) im Längsdurchmesser 0,02—0,03 mm. Nur einmal (Fig. 8) fand ich den Kleinkern wurstartig gebogen von ansehnlicher Länge. Da der Grosskern ihn mindestens um das Dreifache an Grösse überbietet (er misst an den grösseren Eizellen der Urknospe 0,08 mm, wächst aber an dem ausgebildeten Ei noch bis 0,2 mm heran) und gleichzeitig wegen der spärlich auftretenden Chromatinsubstanz blass gefärbt erscheint, so ist der Unterschied zwischen beiden Kernen ein sehr auffallender.

An den älteren Eiern rückt der Kleinkern von dem Grosskern ab. Er ist noch deutlich nachweisbar an den Eiern junger Gonophoren, die sich gerade von der Urknospe abgeschnürt haben, wandert alhnählich an die Peripherie der Eizellen (Fig. 9) und verschwindet vollständig an den älteren über 0,2 mm messenden Eiern. Ob er sich auflöst oder ob er ausgestossen wird, vermag ich nicht zu entscheiden.

Was die Entstehung des Kleinkernes anbelangt, so vermuthe ich, dass er von dem Grosskerne sich abschnürt. Auf Bilder, welche direkt eine Abschnürung beweisen könnten, bin ich allerdings nicht gestossen. An den jüngsten Eizellen, welche mit dem Kleinkern ausgestattet waren, lag er als rundliches Gebilde neben dem Grosskerne (Fig. 6 und 8). Einmal allerdings stiess ich auf einen Kleinkern, der unregelmässig gestaltet durch eine Querbrücke mit dem Grosskern in Verbindung zu stehen schien (Fig. 5 mi. n'). Ich kann indessen das Präparat nicht als beweisend für eine Abschnürung betrachten, da der Kleinkern in seltenen Fällen auch unregelmässige Form erkennen lässt und da zudem schon an weit jüngeren Eiern ein Kleinkern von halber Grösse selbständig neben dem Grosskerne auftritt.

Das Auftreten zweier Kerne in den jugendlichen Eiern von *Stephanophyes* entspricht einem durchaus normalen Verhalten. Ich habe vier weibliche Urknospen in Schritte zerlegt und habe ohne Ausnahme in jeder Eizelle von mittlerer Grösse die beiden Kerne aufgefunden. Mit Leichtigkeit waren sie auch in den Eiern eben abgeschnürter Gonophoren nachzuweisen. Selbst an ungefärbten ganzen Urknospen fielen sie durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen

sofort auf. Gerade die Fig. 3, welche ich zeichnete, bevor mir die Zugehörigkeit der ovalen Kleinkerne zu den Eizellen klar geworden war (ich hielt sie anfänglich für Entoderimkerne) mag dafür zingen, dass man es hier mit einer durchaus normalen Ersecheinung zu thun hat. Mit eben derselben Constanze fehlten auch die Kleinkerne an älteren in Schnitte zerlegten Eiern.

Es liegt auf der Hand, dass das Auftreten zweier verschieden gestalteter und verschiedenen Schicksalen entgegen gehender Kerne für die Lebensvorgänge jugendlicher Eizellen nicht ohne Bedeutung sein kann. Welcher Art diese Bedeutung sein mag — darüber stehen mir nur Vermuthungen zu. Immerhin glaube ich auf die Analogie mit den beiden Kernen der Infusorien hinweisen zu dürfen, deren einer (der Grosskern) von Bütschli als Stoffwechselkern, deren anderer (der Kleinkern) als Fortpflanzungskern gedeutet wurde. Seitdem die neueren sorgfältigeren Untersuchungen von Maupas¹⁾ und R. Hertwig²⁾, deren Resultate in einem erfreulichen Einklang stehen, die Richtigkeit dieser Deutung bestätigt haben, dürfte zu vermuthen sein, dass analoge Vorgänge — wenn auch nur vorübergehend — bei den Eiern mehrzelliger Thiere sich abspielen. Ich möchte geradezu geneigt sein, den vergänglichen Kleinkern im Eie der Stephanophyes als Stoffwechselkern, den bleibenden Grosskern als Fortpflanzungskern zu bezeichnen. Allerdings würde bei einer derartigen Beurtheilung der Leistungen beider Kerne im Gegensatz zu den Infusorien der Fortpflanzungskern als der grössere und an Chromatin ärmere, der Stoffwechselkern als der chromatinreichere und kleinere sich ergeben.

Seitdem die neueren experimentellen Untersuchungen von Balbiani³⁾, Klebs⁴⁾, Haberlandt⁵⁾, Hofer⁶⁾ und die vergleichenden Studien von Korschelt⁷⁾ u. A. den Beweis erbracht haben, dass Bewegungsfähigkeit und fast die gesammten vegetativen Vor-

¹⁾ E. Maupas. Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expériment. II. Sér. Bd. 7. 1889.

²⁾ R. Hertwig. Ueber die Conjugation der Infusorien. Abh. d. K. Bayr. Akad. d. Wissensch. II. Cl. Bd. 17 I. Abh. 1889.

³⁾ E. G. Balbiani. Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Recueil Zool. Suisse T. V. 1888.

⁴⁾ G. Klebs Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle. Biolog. Centralblatt. Bd. 7. 1887.

⁵⁾ G. Haberlandt. Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. 1887.

⁶⁾ B. Hofer. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kernes auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24 N. F. 17. 1889.

⁷⁾ E. Korschelt. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zoolog. Jahrbücher. Bd. 4. 1889.

richtungen unter dem Einfluss des Kernes stehen, ist eine aussichtsreiche Perspective für die Deutung verschiedener Lebensvorgänge der Zelle gewonnen. Ich¹⁾ habe im Anschluss an Strukturverhältnisse der Siphonophoren, die in dem nächsten Hefte dieser Studien noch klar gelegt werden sollen, bereits versucht eine Erklärung über die Bedeutung der direkten Kerntheilung zu geben und glaube andererseits, dass Strukturverhältnisse, wie sie eben von den Eiern der Stephanophyes dargelegt wurden, nicht vereinzelt dastehen dürfen.

Am meisten ähneln die hier geschilderten Reifungserscheinungen den von Weismann und Ischikawa²⁾ bei sich furchenden Daphnideneiern beobachteten und ursprünglich als „partielle Befruchtung“ gedeuteten, späterhin als Paracopulation bezeichneten Vorgängen. Ob hier tatsächlich der Kleinkern als Centrum einer eigenen Zelle, deren Plasma sich von demjenigen der Eizelle scharf abhebt, aufzufassen sein dürfte, möchte ich noch dahin gestellt sein lassen. Bevor das Schicksal der Zelle, in welcher ein Kleinkern auftritt, nicht scharf erkannt ist, sind theoretische Spekulationen müßig.

Dass immerhin eigenartige Vorgänge bei der Reifung der Eier sich abspielen, lange bevor Kernspindeln gebildet und Richtungskörper abgeschnürt werden, lehren die zerstreuten Beobachtungen von Leydig³⁾, Balbiani⁴⁾, Stuhlmann⁵⁾ und Blochmann⁶⁾ über Nebenkerne oder Reifungsballen an jugendlichen Eiern der Arthropoden und Vertebraten.

e. Die Entwicklung der weiblichen Gonophoren.

Haben die Eizellen der ältesten Gruppe eine Länge von durchschnittlich 0,15 mm erreicht, so beginnen alle drei resp. vier gleichzeitig sich über die Urknospe zu erheben. Der freie Pol der jungen Gonophorennospe wird durch die Entodermkuppe (cup.) markirt; ihr entodermaler Hohlraum communicirt mit jenem der Urknospe. Direkt über der Entodermkuppe legt sich als Ektodermeinstülpung der für die Ausbildung der Meduse so bedeutungsvolle

¹⁾ C. Chun. Ueber die Bedeutung der direkten Kerntheilung. *Schriften d. Physik. ökonom. Ges.* Königsberg. Bd. 31. 1890.

²⁾ A. Weismann und C. Ischikawa. Ueber die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung und Befruchtung derselben. *Zool. Jahrbücher* Bd. 4. 1889.

³⁾ F. Leydig. Beitr. z. Kenntn. d. thier. Eies im unbefruchteten Zustand. *Zool. Jahrb.* Bd. 3. 1888.

⁴⁾ E. G. Balbiani. Sur l'origine des cellules du follieule et du noyan vitellin de l'œuf chez les Géophiles. *Zool. Anz.* 1883. No. 155 und 156.

⁵⁾ J. F. Stuhlmann. Die Reifung des Arthropodeneies. *Ber. Naturf. Ges. Freiburg* Bd. 1. 1886.

⁶⁾ F. Blochmann. Ueber d. Metamorph. d. Kerne in d. Ovarialeiern d. Ameisen. *Verh. Naturh. Ver. Heidelberg N. F.* Bd. 3. 1884.

id. Ueber die Reifung d. Eier b. Ameisen und Wespen. *Festsehr. Naturh. Ver. Heidelberg*. 1886.

„Glockenkern“ an (Taf. VII Fig. 3 und 4 camp.) Ich habe nur einmal eine junge Gonophoren-anlage beobachtet, welche gerade über die Urknospe sich vorwölbte und bilde dieselbe in Fig. 3 und 4 ab. Ihr Glockenkern liess bereits die im Längsschnitt sichelförmig gestaltete Glockenhöhle (c. camp.) erkennen. Die der Entodermkuppe aufliegende und sie abflachende innere (untere) Lamelle des Glockenkernes war bedeutend dicker, als die äussere, gegen den freien Pol der Gonophore allmählich sich verschmälernde.

Da offenbar die hier abgebildeten Stadien selten sind, so vermag ich auch nicht anzugeben, in welcher Weise die durch Weismann theils direkt beobachtete, theils erschlossene Einwanderung der relativ riesigen Eizellen in das Ektoderm des Glockenkernes — genauer gesagt: zwischen die Entodermkuppe und die innere Lamelle des Glockenkernes — erfolgt. Dass aber tatsächlich eine solche Durchbrechung der Entodermkuppe stattfinden muss, geht aus den Lagebeziehungen der Eier in den jüngsten Gonophoren hervor. Sie liegen nämlich, wie Fig. 10 von einer eben abgeschnürten, kurz gestielten Gonophore andeutet (eine andere auf demselben Stadium befindliche junge Gonophore ist von der Seite in Fig. 20 A dargestellt) zwischen der zum Spadix umgebildeten Entodermkuppe und der durch die Grösse der Eier zu einer ungemein feinen Ektodermlamelle gedehnten inneren Lamelle des Glockenkernes (ek''). Die Lücke, welche meine Beobachtungen hier aufweisen, hoffe ich wenigstens theilweise durch Entwicklungsvorgänge an männlichen Gonophoren (Fig. 24 und 25) ausfüllen zu können.

Die äussere Lamelle des Glockenkernes hat sich inzwischen in bekannter Weise bei der Vertiefung der Glockenhöhle der Gonophorenwandung angeschmiegt. Der Glockenmantel (u. Fig. 10 und 11) setzt sich daher aus drei dünnen Schichten zusammen: aus dem äusseren (exumbrialen) Ektoderm (Fig. 17 ek.), der entodermalen Gefäßlamelle (enl.) und dem inneren (subumbrialen) Ektoderm (ek'). In der Gefäßlamelle höhlen sich frühzeitig die vier Radiär-gefässe (Fig. 10 und 11 c¹ c² c³ c⁴) aus, welche in einen Ringanal (Fig. 16 c. c.) einmünden.

Während nun die Eier an Grösse bedeutend zunehmen, beginnt gleichzeitig der Spadix (sp.) dieselben zu umwachsen und sich theilweise zu einem förmlichen Eifollikel umzubilden. Die einzelnen Stadien der Umwachsung habe ich in Fig. 10—12 bei drei verschieden alten Gonophoren von oben (dem distalen Pol) gesehen dargestellt. Fig. 10 und 11 betreffen Gonophoren, welche drei Eizellen enthalten. Durch den Druck derselben wird der Spadix zu einem gleichseitigen Dreieck mit concav eingebogenen Seiten comprimirt (Fig. 10). Die Ecken des Dreiecks drängen gegen die feine Ektodermhülle des Mannubriums vor, platten

sich ab und greifen auf die Aussenseite der Eier über. Im Querschnitt ist der Spadix auf diesen Stadien wie ein Ordensstern gestaltet (Fig. 11). Die Umwachsung macht an der Aussenseite der Eier immer weitere Fortschritte (Fig. 12 von einem 4 Eier bergenden Gonophor) und führt dazu, dass sekundär nahezu das ganze Ei bis auf einen kreisförmigen Abschnitt von 0,15—0,2 mm Durchmesser in den zu einem Follikel umgebildeten Spadix eingeschlossen wird. Während dessen verdichtet sich der Keimteck (ov'') des Eies zu einem stark lichtbrechenden, mit Farbstoffen intensiver sich färbenden kugligen oder ovalen Kernkörperchen, das an ganz reifen Eiern von 2 mm Grösse 0,05 mm misst. Gleichzeitig rückt der Eikern an die Peripherie des Eies und zwar genau an jene Stelle, welche von der Umwachsung des Spadix frei bleibt (Fig. 13, 14, 18 und 20). Er wird nach Aussen von einer Protoplasmahülle und von der feinen Ektodermlage des Manubriums überzogen (Fig. 13). Die ganze von dem Follikelepithel des Spadix frei bleibende Partie der Eiperipherie baucht sich mitsamt dem Kerne warzenförmig nach Aussen vor (Fig. 13, 18, Taf. III Fig. 8).

Der zum Follikelepithel umgebildete Theil des Spadix (sp. f.) besteht aus polyedrischen oder würfelförmigen Zellen, deren jede zwei Kerne aufweist (Fig. 21). Breiten- und Höhendurchmesser der Zellen sind ungefähr gleich. Bedeutend dünner ist jene Partie des Spadix, welche sich dem Ektoderm des Manubriums anschmiegt (en' Fig. 12, 13, 17 und 18).

Auf zwei Strukturverhältnisse, deren bis jetzt kein Beobachter gedacht hat, möchte ich bei Besprechung des Spadix noch hinweisen. Das erste betrifft das Auftreten einer kreisförmigen, in der Mitte durchbrochenen Duplikatur des Entoderms an der Grenze von Gonophorenstiel und Mannbrium (Fig. 16 und 18 v. g.). Durch sie wird das Lumen des Manubriums abgegrenzt von jenem der Stielhöhle. Ich bezeichne diese kreisförmige Klappe als „Genitalklappe“ (v. g.) und die von ihr begrenzte enge Pforte als „Genitalpforte“ (p. g.).

Eine zweite Eigenthümlichkeit betrifft das Auftreten eines Ringkanals im Umkreise der von der Umwachsung des Spadix frei bleibenden Eiperipherie (Fig. 14 und 20 circ.). Wie feine Längsschnitte durch die betreffende Region lehren (Fig. 15), so handelt es sich um einen Ringsinus, welcher gerade an jener Stelle auftritt, wo der Follikeltheil des Spadix (sp. f.) in die Entodermlage des Manubriums umbiegt. Hier liegt das Entoderm nicht dem Ektoderm dicht an, sondern es gibt durch Zurückweichen Veranlassung zur Bildung eines von der Stützlamelle (st.) begrenzten ringförmigen Hohlraumes (circ.). Die Stützlamelle (lam.) ist in Folge der enormen Dehnung ungemein zart, aber sie lässt sich zwischen dem Ei einerseits, der Follikelwand und dem Ektoderm des Manubriums andererseits nachweisen.

Im weiteren Verlaufe meiner Darstellung habe ich nun einen Vorgang zu schildern, der nur noch bei der Gattung *Lilyopsis* in ähnlich drastischer Weise sich abspielt. Das junge Gonophor (Fig. 16) wird von einem geschlossenen Glockenmantel (n.) umhüllt, der, wie ich ausdrücklich hervorhebe, auch an dem distalen Pole (also an jener Stelle, wo der ektodermale Glockenkern sich einstülpte) keine Öffnung aufweist. Die schonen durchsichtigen, rasch zu ansehnlicher Grösse heranwachsenden Eier üben auf ihre Hüllen einen starken Druck aus, dem schliesslich der Glockenmantel dadurch nachgibt, dass er an dem distalen Pole einreisst und schleifenförmig gebogen an der Grenze zwischen Stiel und Manubrium zusammenschnurrt (Fig. 18, 19 und 20).

Das Manubrium wird frei gelegt und das Gonophor tritt in sein zweites Entwicklungsstadium ein. Während die Schichten des Glockenmantels vor dem Einreissen (Fig. 17) so dünn waren, dass es scharfen Zusehens bedarf, um sie auf Schnitten deutlich nachzuweisen, so bilden sie nach dem Zusammenschnurren dicke, theilweise sogar mehrschichtige Lagen. Letzteres gilt speziell für die innere Ektodermlage des Glockenmantels, welche sich zum Subumbrellarepithel ausbildet (Fig. 19). Da, wo das subumbrale Ektoderm (ek.') in das exumbrale (ek.) übergeht, ist ein Randwall von Zellen ausgebildet, welcher die Anlage des Velums (ve.) abgibt. Auch die Gefässe, vor dem Einreissen dünn und langgezogen, erweitern sich beträchtlich, wie der Querschnitt des Ringkanals (c. c.) und derjenige eines angeschnittenen Längsgefäßes (c.) lehrt.

Lange Zeit hindurch verharrt der Glockenmantel bei der nach dem Einreissen angenommenen schleifenförmigen Krümmung (Taf. III Fig. 8 und 9). Erst nachdem die Eier ihre definitive Grösse nahezu erreicht haben, beginnt er allmählich über das obere Viertel des enorm gedehnten Manubriums vorzuwachsen, indem gleichzeitig die Ektodermzellen der Subumbrella zu einem einschichtigen Muskelepithel sich anordnen, eine dünne Gallertlage zwischen der Entodermlamelle und dem exumbralen Epithel ausgeschieden wird und das Velum seine definitive Ausbildung erhält.

Die reifen Eier messen bei dem grossen Exemplar der *Stephanophyes superba* nicht weniger denn 2 mm; bei den jüngeren Colonieen sind sie bedeutend kleiner. An dem lebenden Ei war eine fein granulirte ektoplasmatische Lage, welche auch den Kern umgab, von dem saftreichen Entoplasma zu unterscheiden; an conservirten Eiern trat der Unterschied weniger deutlich hervor. Dagegen sind an letzteren die hellen grossen Vakuolen des Entoplasmas besonders klar nachzuweisen.

Das Austreten der Eier aus dem Manubrium habe ich nicht beobachtet. Es dürfte daselbe bei allen Calycocephoriden übereinstimmend in der von mir¹⁾ für *Muggiaeae Kochii* angegebenen Weise erfolgen. Da meine dort niedergelegten Beobachtungen unbeachtet geblieben sind (auch Weismann gedenkt derselben nicht), so gestatte ich mir sie hier einzuschalten. „Der Kern mit dem umgebenden Plasma wird gewöhnlich von dem angrenzenden Ektoplasma überwallt, so dass er im Grunde einer grubenförmigen Vertiefung gelegen ist. Beobachtet man nun die völlig reifen Eier, so constatirt man, dass nach und nach der Kern sich vorwölbt und die Einsenkung verschwindet, bis er schliesslich von dem anliegenden Eiplasma umhüllt, als linsenförmige Erhebung über die Eiperipherie hervorragt. Die zarte Ektodermhülle wird hierbei ebenfalls etwas vorgedrängt und gespannt. Nach kurzer Zeit verschwindet rasch die Hervorwölbung und der Kern zieht sich soweit zurück, dass wieder eine grubenförmige Vertiefung entsteht. So werden nun ziemlich regelmässig, etwa zweimal in der Minute, Pumpbewegungen von einem Theile der Eioberfläche ausgeübt, die offenbar den Zweck haben, die dünne Ektodermhülle zu sprengen und dem Ei den Austritt und die Befruchtung zu ermöglichen.“

An derselben Stelle habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass die reifen Eier von der feinen Ektodermhülle, welche die vom Follikelepithel frei gelassene Partie überzieht, sich etwas abheben und dass in der dort sich ansammelnden klaren Flüssigkeit die Richtungskörperchen wahrgenommen werden. Auf diese Verhältnisse ist zuerst Müller²⁾ aufmerksam geworden. Er deutete sie indessen, wie ich nachwies, unrichtig, indem er die ganze Einrichtung für einen Mikropylapparat und die Richtungskörper für eingedrungene Spermatozoen hielt. Auch Weismann (l. c. p. 197), dem meine Mittheilungen entgangen sind, weist die Anschauungen Müllers mit denselben Gründen zurück.

d. Die männliche Urknospe und die Entwicklung der männlichen Gonophoren.

Nach der ausführlichen Schillerung, welche von der Entwicklung der weiblichen Gonophoren gegeben wurde, kann ich mich über die Entwicklungsvorgänge der männlichen kürzer fassen, da sie in analoger Weise sich abspielen.

Die männliche Urknospe persistirt zeitlebens und ist stets an der Basis der männlichen Gonophoretraube nachweisbar (Taf. VII Fig. 22 g. pr. ♂). Sie wird von einem dünnen

¹⁾ C. Chun. Ueber die eyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitzungsber. Berl. Akad. Wissensch. 52. 1882 p. 1160.

²⁾ P. E. Müller. Jagttagelser over nogle Siphonophorer. Kopenhagen 1871.

ektodermalen Plattenepithel überzogen und ist erfüllt von einem mehrschichtigen Entoderm, welches erst später in die Spermatoblasten und in die definitiven Entodermzellen sich scheidet. Ihr Hohlraum steht mit der Leibeshöhle des Stammes in Zusammenhang.

Von ihr schmüren sich successive die männlichen Gonophoren ab. Fig. 23 stellt ein frühes Stadium dar, wo gerade eine junge Gonophorenanlage aus der Urknospe sprosst. Ihr Hohlraum steht mit jenem der Urknospe noch in Zusammenhang; er wird begrenzt von Zellen, deren Kerne oval gestreckt sind. Dadurch unterscheiden sie sich unbedeutlich als definitive Entodermzellen von den Spermatoblasten (spbl.). An der Kuppe ist der Glockenkern mit einer Glockenhöhle zur Anlage gelangt; die innere Lamelle desselben (ek.“) ist dicker als die äussere (ek.’). Rasch beginnt nun die Glockenhöhle (c. camp.) in proximaler Richtung sich auszubreiten (Fig. 22), während gleichzeitig das Gonophor birnförmige Gestalt annimmt. Auf Längsschnitten durch diese Stadien (Fig. 24) beginnt die Sonderung zwischen langgestreckten Entodermzellen (en.) und den polyedrischen Spermatoblasten (spbl.) sich einzuleiten. Der unter dem inneren Blatt des Glockenkernes gelegene Ektodermkern (cup.) erscheint mehrschichtig, da die Spermatoblasten ihn gerade durchsetzen. Die Auswanderung der letzteren aus dem Entoderm zwischen beide Keimblätter vollzieht sich sehr rasch, insfern schon bei wenig älteren Gonophoren (Fig. 25) die gesamten Spermatoblasten zwischen der zum Spadix (sp.) umgebildeten Entodermkuppe und dem durch die Dehnung abgeplatteten inneren Blatt des Glockenkernes (ek.“) gelegen sind. Der Glockenmantel hat sich ebenfalls völlig entwickelt und besteht aus der entodermalen Gefäßlamelle (enl.), dem exumbralen (ek.) und subumbralen (ek.’) Ektoderm. Die vier Radiargefäße mit dem Ringkanal höhlen sich frühzeitig in der Entodermlamelle aus (Fig. 22).

Die Gonophoren wachsen rasch in die Länge, von dem Glockenmantel vollständig umhüllt. Durch den Druck der intensiv durch Theilung sich mehrenden Spermatoblasten wird schliesslich ebenso wie an den weiblichen Gonophoren es bedingt, dass der Glockenmantel an dem freien (distalen) Pole des Gonophors einreisst, das Manubrium freilegt und in genan derselben Weise schleifenförmig gebogen an der Grenze zwischen Stiel und Manubrium zusammenschnurrt (Fig. 26). Erst an den mit fast reifen Spermatozoen gefüllten Gonophoren wächst die Glocke über den Anfangsteil des Manubriums sekundär weg, indem sie zu der kleinen, oben beschriebenen Medusenumrella sich streckt.

Auf Querschnitten durch ältere Manubrien findet man die Spermatoblasten in radienförmig von dem Spadix nach der Peripherie ausstrahlende Reihen angeordnet. Der Stützlamelle liegen zarte Längsmuskelfasern auf, welche die schwachen Krümmungen des Manubriums

bedingen. Die Spermatoblasten treten nicht direkt bis an die Stützlamelle heran, sondern sie lassen einen kleinen Raum frei, welcher von zahlreichen von der Stützlamelle ausgehenden Radiärfasern durchsetzt wird. Dieselben lassen sich eine Strecke weit in die Spermatoblastenmasse verfolgen und scheinen geradezu die Ausläufer von Stützzellen mit langgestreckten Kernen zu sein.

e. Ueber die Beziehungen zwischen Gonophoren und Medusen
bei Siphonophoren.

Mit gewohntem Scharfsinn, mit umsichtiger Benutzung der durch ein reiches Material gebotenen Thatsachen sucht Weismann in Uebereinstimmung mit den Anschauungen anderer Forscher den Nachweis zu führen, dass die Gonophoren mit medusoidem Bau durchweg als Rückbildungen von Medusen aufzufassen sind und als aufsteigende Reihen überhaupt nicht angesehen werden können. Die Beweise regressiver Bildung findet er in dem Bau der Gonophoren, in ihren Entwicklungs-Erscheinungen und in den Wanderungen der Keimzellen. Er betont, dass unter der Voraussetzung progressiver Entwicklung die Thatsache unverständlich bliebe, dass überall da, wo die Keimstätte im Entoderm liegt, die Geschlechtszellen später, wenn sie in das Gonophor eingerückt sind, in das Ektoderm auswandern (l. e. p. 256).

Weismann verhehlt sich allerdings nicht, dass die Ontogenese der Medusenknospe, wie sie speziell auch bei den Siphonophoren vorliegt, den phyletischen Entwicklungsgang nicht wiederholt. Bei Hippopodius und Galeolaria sprosst nach seinen Untersuchungen zunächst ein mit entodermalen Geschlechtsprodukten erfülltes „Sporophor“; durch die Anlage eines distalen und in proximaler Richtung vordringenden Glockenkernes wird es zu einem mit Radiärgefassen und Ringkanal versehenen geschlossenen Gonophor umgebildet; durch das Auftreten des „Glockenmundes“ mit der Anlage des Velums geht schliesslich aus dem Glockenmantel die Umbrella der allerdings mund- und tentakellosen Meduse hervor, welche sich von dem Stämme loszulösen und durch Pumpbewegungen zu schwimmen vermag. „Vom biogenetischen Grundgesetz ausgehend, sagt Weismann (p. 258), sehe ich in der heutigen Ontogenese der Medusenknospe die umgekehrte Folge der phyletischen Stadien, welche durchlaufen wurden, wenn auch natürlich mit Änderungen und Zusammenziehungen“. Wahrlich, eine drastische Warnung für diejenigen, welche in übertriebener Werthschätzung des „biogenetischen Grundgesetzes“ überall die Recapitulation phylogenetischer Vorgänge in der Ontogenese verlangen! Die Fälle sind allerdings selten, wo durch frühzeitige übermächtige Entwicklung der Sexualprodukte in so sinnfälliger Weise, wie bei Stephanophyes die Weiterentwicklung des geschlossenen Gonophors zu der Meduse erfolgt.

Weismann überträgt denn auch die an den festsitzenden Hydroiden gewonnenen Anschauungen auf die frei schwimmenden Siphonophoren. „Der Bau der Gonophoren, die Entwicklung derselben mittelst eines Glockenkernes, wie sie für alle untersuchten Formen von Siphonophoren nachgewiesen werden konnte, lassen keinen Zweifel, dass auch sie als rückgebildete Medusen aufzufassen sind. Wir werden uns also vorstellen dürfen, dass die Stammformen der heutigen Siphonophoren als Geschlechtsträger frei schwimmende, vom Stocke sich lösende Medusen hervorbrachten, wie dies die Gattungen *Velella* und *Porpita*, vielleicht auch *Physalia* noch heute thun“ (p. 265). Als Motive für die Rückbildung der Medusen zu Gonophoren nimmt er hauptsächlich die Ausstattung der Siphonophoren mit formidablen Waffen in Gestalt von Nesselbatterien in Anspruch. „Die Geschlechtsthiere werden sich unzweifelhaft unter dem Schutz der Kolonie sicherer befinden, als losgelöst von ihr.“

So bestechend die Ausführungen Weismanns klingen, so überzeugend er die Rückbildung der Medusen zu Gonophoren bei den Hydroiden darthut, so muss ich doch die Möglichkeit einer anderen Auffassung für die Siphonophoren gelten lassen. Ich halte es für wahrscheinlich, dass bei manchen Siphonophoren in progressiver Entwicklung aus sessil bleibenden Gonophoren freie Medusen zur Ausbildung gelangten. Gerade für diejenigen Familien, welche heute noch vom Stocke sich lösende Medusen produciren, nämlich für die Velleiden und Porpitiden, muss ich in Abrede stellen, dass sie uns ursprüngliche Verhältnisse conservirt haben. Eine derartige Auffassung würde nicht im Einklang mit den bisherigen Ermittelungen über den Organismus und die systematische Stellung der genannten Formen stehen. Siphonophoren, welche jegliche aktive Ortsbewegung aufgeben und sich in der sinnfälligsten Weise einer passiven Bewegung durch den Wind an der Oberfläche des Meeres anpassten, sind sicherlich keine ursprünglichen Formen. Fast alle Forscher sind darin einig, dass sie die complicirtest gebauten Siphonophoren repräsentiren — so abweichend und complicirt, dass bekanntlich Haeckel einen diphyletischen Ursprung für die Siphonophoren statuiert und die „*Disconanthen*“ wie er die Velleiden nennt, von Trachomedusen (*Pectylliden*) ableitet, während die übrigen Siphonophoren, die „*Siphonanthen*“ von Anthomedusen (*Codoniden*) abstammen sollen.

Ich habe schon mehrmals auf die Anpassungen hingewiesen, welche durch das Flottieren auf der Meeresoberfläche für die Velleiden bedingt wurden. Eine Colonie gefrässiger Individuen, welche keine aktiven Schwimbewegungen zu ihrem Nahrungserwerb auszuüben vermag, muss rasch, auch bei der leichtesten Brise, über die Oberfläche durch den Wind getrieben werden, wenn ihre Existenz nicht gefährdet sein soll. Die klinoradiale Grundform

des Körpers der Velellen¹⁾; die kahnförmige Gestalt des Mantels; die Verkürzung der lang nachschleppenden Fangfäden zu tasterähnlichen mit Nesselstreifen besetzten Anhängen; die reichliche Schleimsecretion am Mantelrande, welche die Aktion der Fangfäden ergänzt und das Verkleben der Bentethiere bedingt; die relativ enorme Entwicklung der Pneumatophore zu einem chitinisirten gekammerten Kahne mit schräg stehendem Segel; das Auftreten von Stigmataen auf der Oberseite der Luftkammern, welche nicht nur der von der Sonne stark erwärmtten Luft den Anstritt gestatten, sondern gleichzeitig auch durch Athembewegungen der gesamten Colonie einen Wechsel der Luft in den feinen, sämmtliche Polypen umspinnenden Tracheen ermöglichen²⁾; das Ausbilden eines ramificirten Gefässnetzes, welches ein Austrocknen aller der Luft ausgesetzten Weichtheile verhütet; das Alles sind Momente, welche erst durch die vollendete Anpassung an den Aufenthalt auf der Oberfläche des Meeres und an ein rasches Segeln über dieselbe erklärlich werden!

Auch dafür ist gesorgt, dass bei Windstille, welche die Colonien zwingt, tagelang an derselben Stelle zu liegen, unfähig vermittelst dehmbarer Fangfäden reichliche Beute zu erwerben, die Kost nicht ausgeht: Nester von gelben Zellen (Zooxanthellen), welche in den Gefässen sich anhäufen, vermitteln durch ihre Symbiose eine Ernährung von Seiten der Schmarotzer.

Zug um Zug vermögen wir in dem Organismus der Velelliden die Anpassungen und Umbildungen nachzuweisen und verständlich zu machen, ohne dass wir nötig hätten, mit Haeckel einen diphyletischen Ursprung zur Erklärung der aberranten Gestaltung anzunehmen.³⁾ Als ein weiteres Glied in der Kette der merkwürdigen Umformungen fasse

¹⁾ Zur Erläuterung dieser Bezeichnung sei auf den Nachtrag von: C. Chun, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel, 1880 p. 312 verwiesen.

²⁾ C. Chun. Die Siphonophoren der Canarischen Inseln. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin. 1888. 44. p. 1145 (5).

³⁾ Wenn Haeckel die nachstehend bezeichnete Publikation Metschnikoff's über die geschlechtsreife Velella-Meduse berücksichtigt hätte (an keiner Stelle des „Report“ wird derselben Erwähnung gethan), so hätte er sich auf den ersten Blick von der Unhaltbarkeit seiner diphyletischen Ableitung der Siphonophoren überzeugen müssen. Alles, was Haeckel zur Begründung seiner Ansicht, dass die „Disconanthen“ modifizierte Trachomedusen sind, vorbringt, beruht auf einer Ueberschätzung äusserer Ähnlichkeiten. Ich habe in meinem Berichte über die Canarischen Siphonophoren manche der von Haeckel betonten angeblichen Homologien zwischen den Velellen und Porpiten einerseits und zwischen den Trachomedusen andererseits zurückgewiesen und brauche wohl kaum darauf aufmerksam zu machen, dass die in dem Report (p. 35) gegebene Vergleichung des Gefässsystems der Velelliden mit jenem der Trachomedusen wiederum auf vage äussere Ähnlichkeiten basirt ist. Die geschlechtsreife Velella-Meduse hat mit Trachomedusen Nichts gemein; sie ist eine Anthomeduse, deren Gonaden in der Magenwand reifen. Die männliche Meduse weist vier Hoden in der Magenwandung auf, die weibliche vier Gonaden, von denen nur eine sich

ich auch die Produktion freier Medusen auf, welche erst nach der Lostrennung, wie Metschnikoff¹⁾ nachwies, einen Tentakel und die Geschlechtsorgane ausbilden. Sie knospen bekanntlich an den kleinen Magenschläuchen, welche morphologisch vielleicht „Geschlechts-tastern“ entsprechen, deren terminale Oeffnung (eine derartige Oeffnung an den Tastern kommt den „Cystonen“ zu) als Mundöffnung Verwerthung fand.

Dass eine Produktion von Gonophorentrauben, deren Manubrien von Spermatozoen und Eiern geschwollt sind, eine erhebliche Belastung des Körpers und Beeinträchtigung des raschen Segelns bedingen würde, liegt auf der Hand. Zudem wird, wie Weismann richtig hervorhebt, „bei gleichem Aufwand von Seiten des Mutterstocks stets die sich selbst ernährende, längere Zeit lebende Meduse eine grössere Keimmasse produciren, als das nur einmal sich füllende und entleerende Gonophor.“ Von zwiefachem Vortheil ist es demgemäss für den Organismus der Velelliden, wenn freie Medusen von ihnen geknospt werden.

Ist es nun, so frage ich, wahrscheinlich, dass Siphonophoren, welche durch Tracheen atmen und deren Gesamtorganisation bis in das kleinste Detail wesentliche Umgestaltungen durch das Aufgeben einer frei schwimmenden Lebensweise aufweist, uns bezüglich der Produktion von Medusen ursprüngliche Verhältnisse conservirten? Ist tatsächlich die Annahme absurd und ungerechtfertigt, dass gerade zu Gunsten einer passiven Ortsbewegung, der sämtliche Anhänge der Colonie so sinnfällig sich anpassten, auch die Belastung des Manubriums mit Geschlechtsstoffen unterdrückt wurde und eine Weiterentwicklung des Gonophors zu der Meduse stattfand, welche erst im freien Leben Zeugungsstoffe producirt?²⁾

weiter entwickelt und ein einziges Ei producirt. Metschnikoff lässt die Sexualprodukte im Ektoderm entstehen; aus seinen Abbildungen scheint indessen hervorzugehen, dass dieselben im Entoderm entstehen und später zwischen beide Keimblätter auswandern. Das Ei wird dann späterhin, ebenso wie die meisten Eier der Siphonophoren, von einem entodermalen Follikelepithel umwachsen.

¹⁾ E. Metschnikoff. Medusologische Mittheilungen. Arb. Zool. Inst. Wien 1886.

²⁾ Wenn Weismann in der Auswanderung der Keimzellen aus dem Entoderm in das Ektoderm eine phyletische Reminiseenz erblickt, so lasse ich eine derartige Auffassung für jene Fälle gelten, wo tatsächlich eine Einwanderung zwischen die Ektodermzellen erfolgt. Bei den Siphonophoren liegen meines Erachtens die Verhältnisse derart, dass nur eine Einwanderung zwischen beide Keimblätter erfolgt. An jenen Stellen wo durch gunstige Lageverhältnisse die Stützlamelle deutlich nachweisbar ist (so auf Fig. 15 Taf. VII), zeigt sich das Ei mitten in der Stützlamelle gelegen, insofern es sowohl gegen das Follikelepithel des Entoderms, wie gegen das Ektoderm durch eine zarte Stützlamelle abgegrenzt ist. Dass diese Lagerung der Sexualprodukte in günstigster Weise den Leistungen des die Leibeshöhle begrenzenden Entoderms, wie dem Nahr- und Schutzbedürfniss der Sexualprodukte gerecht wird, liegt auf der Hand. Wir sind freilich noch weit entfernt davon, für die complicirten Wanderungen der Keimzellen physiologische Motive angeben zu können und so erklärt sich die Neigung, „phylogenetische Reminisenzen“ da zu erblicken, wo sie sonst nach dem Ausspruch Weismanns (bei der Ontogenese der Medusenknospe) nicht gewahrt sind.

Was hier für Velellen und Porpiton dargelegt wurde, gilt in gewissem Sinne auch für die Rhizophysen und Physalien. Seitdem ich¹⁾ nachwies, dass einerseits die Medusen der Physalien sich loslösen und offenbar erst im freien Leben die Eier zur Ausbildung bringen, dass andererseits dieselben Vorgänge für die Rizophysen zutreffen, bin ich in meiner damals geäußerten Auffassung nur bestärkt worden, dass das Knospen freier Medusen in Correlation mit dem Aufgeben einer aktiven Schwimmbewegung der Colonie stehe. Wenn Weismann die Motive für die Rückbildung der Medusen zu Gonophoren in der Ausstattung der Siphonophoren mit furchtbaren Waffen erblickt, so halte ich ihm entgegen, dass gerade die mit den formidabelsten Waffen ausgerüstete Siphonophore, nämlich die Physalia, eine Produktion freier Medusen aufweist. Ich kann nicht umhin, auch für die frei werdenden weiblichen Medusen der Rhizophysen und Physalien die Möglichkeit einer progressiven Entwicklung aus Gonophoren zuzugestehen.

¹⁾ C. Chun. Ueber die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin, 1882, 52 p. 1169 (15).

Königsberg i. Pr. December 1890.

Uebersicht des Inhalts.*)

Einleitung	Seite 1 [553]
------------	------------------

Allgemeiner Theil.

1. Vorkommen	3 [555]
2. Gesammthabitus	4 [556]
3. Die Familie der Stephanophyiden und ihre Stellung im System	6 [558]

Spezieller Theil.

4. Die Hauptschwimmglocken	11 [563]
5. Die Gruppenanhänge des Stammes	15 [567]
6. Die Deckstücke	19 [571]
7. Die Spezialschwimmglocken	21 [573]
8. Die Magenschläuche	25 [577]
9. Die sekundären nierenförmigen Nesselknöpfe	27 [579]
a. Die Entwicklung der Seitenfäden und der Nesselknöpfe	29 [581]
b. Zweites Stadium: Der gestreckte Nesselknopf	32 [584]
c. Drittes Stadium: Die Invagination des Nesselknopfes	35 [587]
d. Struktur des ausgebildeten Nesselknopfes	37 [589]
e. Die Entladung des Nesselknopfes	44 [596]
10. Die mundlosen Polypoide	49 [601]
11. Die primären eichelförmigen Nesselknöpfe	50 [602]
a. Bau der Nesselknöpfe	50 [602]
b. Entladung der Nesselknöpfe nebst Bemerkungen über die Natur der Nesselzellen	52 [604]
12. Die Gonophoren	55 [607]
Die Entwicklung der Gonophoren.	
a. Die Urknospe	56 [608]
b. Die weibliche Urknospe	59 [611]
c. Die Entwicklung der weiblichen Gonophoren	62 [614]
d. Die männliche Urknospe und die Entwicklung der männlichen Gonophoren	66 [618]
e. Ueber die Beziehungen zwischen Gonophoren u. Medusen bei Siphonophoren	68 [620]
Erklärung der Tafeln	74 [626]

*.) Die eingeklammerten Zahlen [] beziehen sich auf die Seitenzahl des Bd XVI der Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges.

Erklärung der Tafeln.

Durchgehende Figurenbezeichnungen.

Stamm und Gewebe.

- tr. Stamm (truncus).
tr. d. Dorsallinie des Stammes.
in. Internodien.
g. v. Gastrovaskularraum.
mu. Muskel.
ek. Ektoderm.
en. Entoderm.
lam. Stutzlamelle.

Schwimmglocken (nectocalices s. nectophorae).

- n. Hauptschwimmglocke.
n. sp. Spezialschwimmglocke.
u. Umbrella.
ex. Exumbrella.
su. Subumbrella (Schwimmsack).
ve. Velum.
c. ol. Oelbehälter (Somatocyst, Saftbehälter).
hy. Hydröcinum (Trichterhöhle, Stammbehälter).

Gefässe (canales).

- c. Gefäß.
c¹ c² c³ c⁴. Radiärgefäße.
c. d (= c¹). Dorsalgefäß.
c. v (= c²). Ventralgefäß.
c. l. s (= c³). Linkes Seitengefäß.
c. r. d (= c⁴). Rechtes Seitengefäß.
c. c. Ringgefäß (canalis circularis).
c. ped. Stielkanal.
c. p. Mantelkanal (canalis pallialis).
c. p. d. Dorsaler Mantelkanal.
c. p. v. Ventraler Mantelkanal.
ol. Oeltropfen resp. terminale Anschwellungen des Oelbehälters.

Deckstücke (bractae s. hydrophyllia).

- br. Deckstück.
c. br¹ Getässäte des Deckstücks.
br. s. . . Linker Lappen des Deckstückes.
br. d. . . Rechter Lappen des Deckstückes.
vag. Scheide des rechten Lappens.

Magenschläuche (polypi s. siphones).

- p. Magenschlauch.
p. in. Internodiale Magenschläuche.
p. p Stiel des Magenschlauches (pedunculus polypi).
bg. Basalmagen (basigaster).
st. Hauptmagen (Stomachus).
pr. Rüssel (proboscis).
v. p. Pylorusklappe (valvula pylorica)
o. Mundöffnung (os).
taen. Magenwulste (taeniolae).

Taster (Mundlose Polypoide, palpones).

- pa. Taster.
p. pa. Stiel des Tasters.

Tentakel (Fangfäden).

- t. Tentakel.
t. pr. Primärtentakel.
t. s. Sekundärtentakel.
t. l. Seitenfäden des Tentakels (Tentillen).
c. t. Gefässkanal des Tentakels.
p. t. Stiel des Seitenfadens (pedunculus tentilli).
n. u. Nesselknopf (nodulus urticans s. cnidosacculus s. sacculus urticans).
n. u. pr. Primärer Nesselknopf.
n. u. s. Sekundärer Nesselknopf.

n. u. d. Dorsalseite des Nesselknopfes.
n. u. v. Ventrale Seite des Nesselknopfes.
f. t. Endfaden (filum terminale) oder Angel-faden.
t. u. Nesselband (taenia urticans) oder Nessel-batterie.
en. Nesselkapsel (Cnidocyst oder Ne-matoecyst).
en. t. Nesselkapseln der Batterie.
en. pa. Stabförmige Nesselkapseln (cnidocystae paliformes).
en. py. Birnförmige Nesselkapseln (cnidocystae pyriformes).
en. c. Cnidocil.
enbl. Nesselzelle (Cnidoblast).
teet. Gerustzellen oder Riesenzellen des Nesselknopfes.
m. f. Gefensterte Membrane des Nesselknopfes.
gl. Drusenzellen des Nesselknopfes.
arc. Bogenzellen des Nesselknopfes.

Gonophoren (Genitalglocken).

go. Gonophor.
go ♀ Weibliches Gonophor.

go. ♂. Männliches Gonophor.
go. p. Stiel des Gonophors
go. d. Gonodendron (Gonophorentraub).
ma. Manubrium (Genitalklöppel).
ma ♂. Manubrium des männlichen Gonophors.
ma ♀. Manubrium des weiblichen Gonophors.
sp. Spadix.
sp. f. Zum Follikelepithel umgebildeter Spalix.
ov. Ei (ovulum).
ov'. Eikern (Keimbläschen).
ov''. Kernkörper des Eies (Keimleck).
spe. Sperma.
spbl. Spermatoblasten (Samennutterzellen).
v. g. Genitalklappe (valvula genitalis).
camp. Glockenkern.
c. camp. Glockenhöhle.
cup. Entodermkuppe.

Knospen (gemmae).

g. Knospe.
g. pr. Urknospe (gemma primaria).
g. pr. ♀. Weibliche Urknospe.
g. pr. ♂. Männliche Urknospe.

Tafel I.

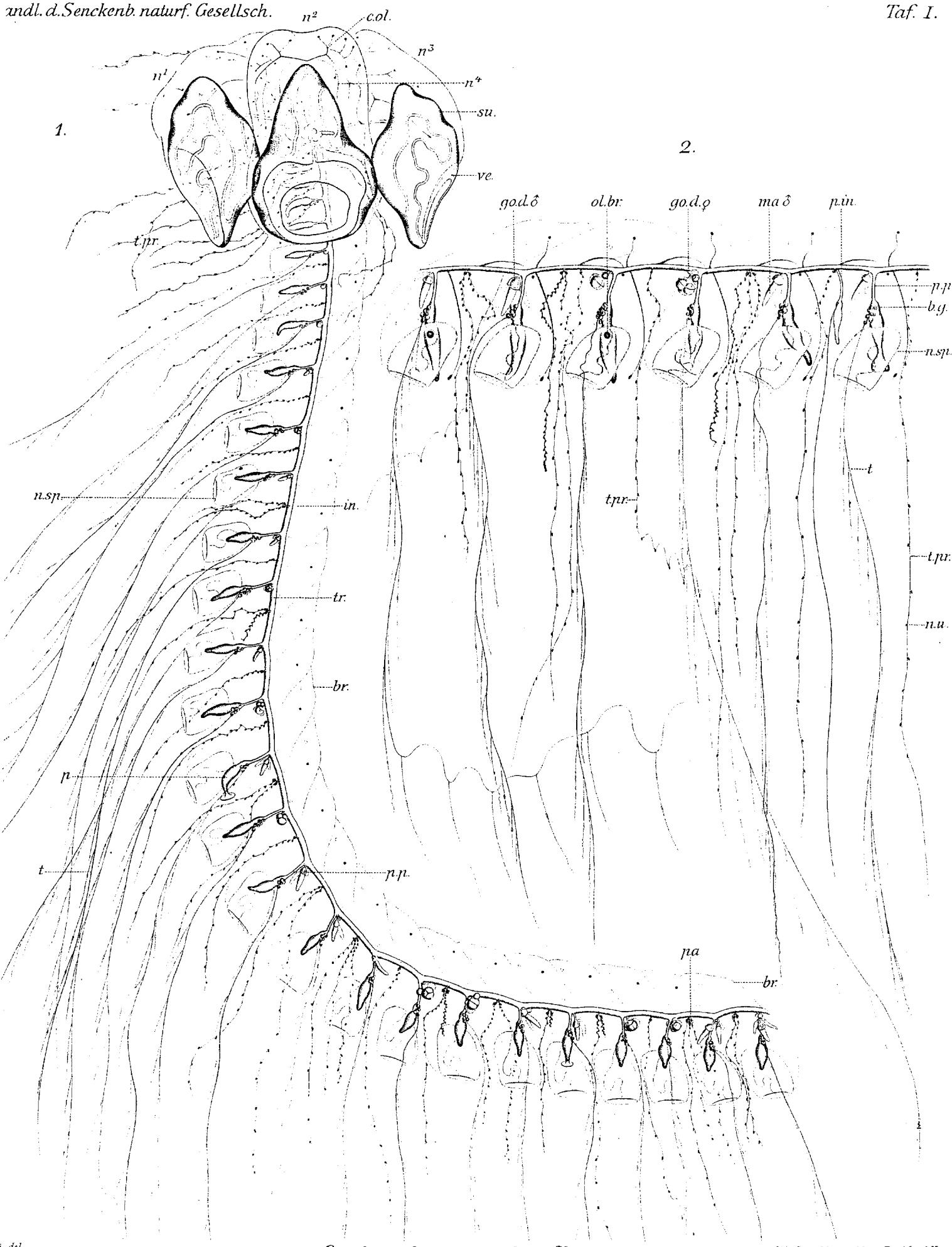
n	tr.	Stamm.	b.	g.	Vormagen (Basalmagen).
	in.	Stamminternodien.	ol.		Oeltropfen in den Magenschläuchen.
	, n ¹ .	Hauptschwimmglocken.	p.	in.	Internodaler Magenschlanch.
	c.	ol.	t.		Tentakel mit den sekundären röthlichen Nesselknöpfen
		Dichotom gegabelter Oelbehälter.	pr.		Primärtentakel mit den eichelförmigen Nesselknöpfen.
		su.	u.		Nesselknöpfe.
		Subumbrella (Schwimmsack).	go.	d ♂.	Männliche Gonophorentrauben.
		ve.		d ♀.	Weibliche Gonophorentrauben.
	n.	Spezialschwimmglocken.		ma ♂.	Männliche Manubrien.
	sp.	Deckstücke.			
		br.			
		Mundlose internodiale Polypoide.			
		p.			
		Magenschläuche.			
	p.	p.			
		Stiel des Magenschlauches.			

Fig. 1. *Stephanophyes superba*, ruhig im Wasser schwebend, in natürlicher Grösse von der linken Seite gesehen.

Von den vier in einer Ebene gelagerten Schwimmglocken sind drei grössere (n¹ . . . n³) dem Beobachter zugekehrt, während die vierte kleinere (n⁴) durchschimmert.

Fig. 2. Isoliertes flottirendes Stammstück in natürlicher Grösse von der rechten Seite gesehen.





1.



2.



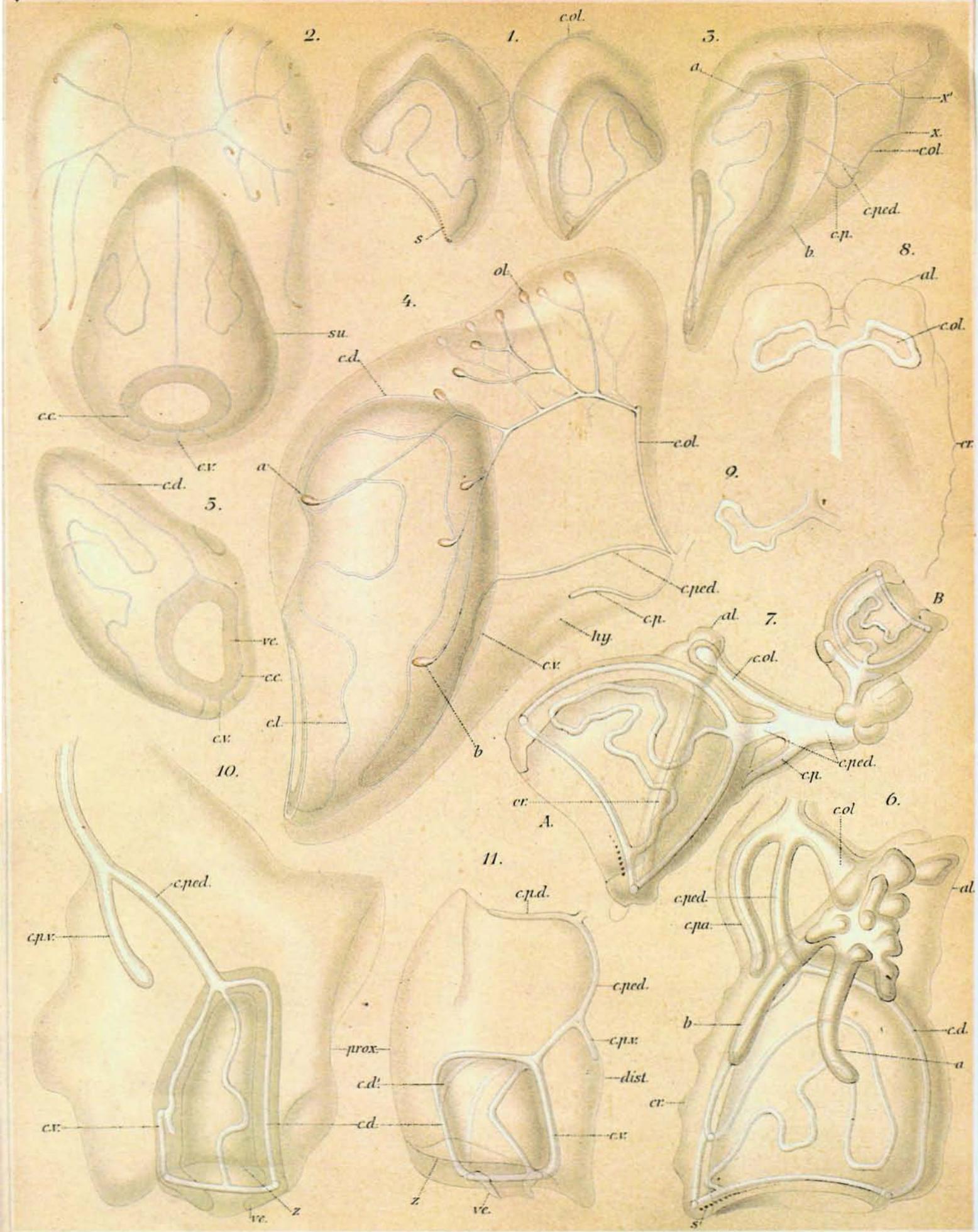
Tafel II.

Haupt- und Spezialschwimmglocken.

ve	Velum.	c. v.	Ventralgefäß.
hy.	Hydröicum.	e. l.	Seitengefäß (in Arabesken gewunden).
e. ped.	Stielkanal.	e. c.	Ringgefäß.
c. p.	Mantelkanal.	c. ol.	Oelbehälter.
c. p. d.	Dorsaler Mantelkanal	ol.	Knopfförmige Anschwellungen der Gabeläste des Oelbehälters.
c. p. v.	Ventraler Mantelkanal.	s.	Randkörper.
c. d.	Dorsalgefäß.		

Sämtliche Figuren mit Ausnahme von 8 und 9 sind nach dem lebenden Thier gezeichnet.

		Vergr.
Fig. 1.	Die beiden Hauptschwimmglocken einer jugendlichen Colonie. Loupenvergr.	circa 3 1
Fig. 2.	Hauptschwimmglocke der erwachsenen Colonie von der Vorderseite. Loupenvergr. (etwas über doppelte Grösse).	
Fig. 3.	Aelteste Hauptschwimmglocke von der linken Seite. Loupenvergr. (etwas über doppelte Grösse).	
	x Knickung des Oelbehälters (e. ol.).	
	x ¹ Beginn der dichotomen Gabelung des Oelbehälters.	
	a Horizontaler Gabelast. b Ventraler Gabelast.	
Fig. 4.	Kleinste (jungste) Hauptschwimmglocke von der linken Seite	circa 8 1
	a Fast horizontal verlaufender Gabelast des Oelbehälters. b Ventraler Gabelast.	
	hy. Schwach entwickeltes Hydröicum.	
Fig. 5.	Schwimmsack einer grossen Hauptschwimmglocke schräg von rechts und vorne gesehen. Etwas über doppelte Grösse.	
Fig. 6.	Aelteste Ersatzglocke der Hauptschwimmglocken einer erwachsenen Colonie mit der wurzelförmigen Gabelung des Oelbehälters a und b. Abwärts steigende stärkere Aeste des Oelbehälters. er. Gallertfirste. al. Dorsale Gallertflügel	22 1
Fig. 7.	Ersatzglocken der Hauptschwimmglocken einer jugendlichen Colonie.	
	A. Aelteste Ersatzglocke. B Zweitälteste Ersatzglocke, an deren Basis die Knospen für drei jüngere Glocken gelegen sind. er. Sehräg über die Glocke verlaufende Gallertfirste. al. Dorsale Gallertflügel	60 1
Fig. 8.	Die älteste Ersatzglocke A (Fig. 7) von vorne gesehen mit den beiden Aussackungen des Oelbehälters (e. ol.). Die Bezeichnungen sind dieselben wie in Fig. 7	60 1
Fig. 9.	Ein Gabelast des Oelbehälters der Glocke A (Fig. 7 und 8) von oben (dorsal) gesehen	60 1
Fig. 10.	Ersatzglocke einer Spezialschwimmglocke der erwachsenen Colonie. z. Gallertwulst oberhalb des Schirmrandes	60 1
Fig. 11.	Ersatzglocke einer Spezialschwimmglocke der jugendlichen Colonie.	
	prox. Proximalrand. dist. Distalrand der Exumbrella. z. Gallertwulst oberhalb des Schirmrandes e. d ¹ . Von der Medianebene asymmetrisch abbiegender Theil des Dorsalgefäßes	60 1



Tafel III.

Gruppenanhänge des Stammes.

- | | | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|--|
| tr. Stamm. | b. g. Vormagen (Basalmagen). | |
| mu. Längsmuskeln, welche die Gefäße begleiten und mit dreieckigen Verbreiterungen in die Längsmuskeln des Stammes übergehen. | st Hauptmagen. | |
| | pr. Mundrüssel. | |
| | taen. Magenwülste. | |
| Deckstücke. | | |
| br. Deckstück. | Mundlose Polypoide. | |
| r. d. Rechter Lappen des Deckstückes. | pa. Mundlose Polypoide. | |
| r. v. Linker Lappen des Deckstückes. | p. pa. Stiele der Polypoide. | |
| vag. Scheidenkanal des linken Lappens. | | |
|c. br. ⁶ Die 6 Gefäßäste der Deckstücke. (In allen Figuren sind die entsprechenden Gefäßäste gleich numerirt.) | Tentakel. | |
| ol Knopfförmige Anschwellungen der Deckstückgefäße mit den Oeltropfen. | t. Tentakel. | |
| | t. pr Primärtentakel. | |
| | t. s. Sekundärtentakel. | |
| | t. l. Seitenfäden (Tentillen). | |
| | p. t Stiel der Seitenfäden. | |
| | n. u. pr. Primäre eichelförmige Nesselknüpfen. | |
| | n. u. s. Sekundäre nierenförmige Nesselknüpfen. | |
| | f. t Angelfaden | |
| Spezialschwimmglocken. | | |
| i. sp. Spezialschwimmglocke. | Gonophoren. | |
| ped. Stielkanal. | go. d ♂ Männliche Gonophorentraube. | |
| p. d. Dorsaler Mantelkanal. | go. d ♀ Weibliche Gonophorentraube. | |
| p. v. Ventraler Mantelkanal. | go. p. Stiel des Gonophors. | |
| e. d. Dorsalgefäß des Schwimmsackes. | ma ♂ Männliches Manubrium. | |
| e. v. Ventralgefäß. | ma ♀ Weibliches Manubrium. | |
| l. d. Rechtes Seitengefäß. | u. Umbrella. | |
| l. s. Linkes Seitengefäß. | e. l' Verästelte Umbrellargefäße. | |
| c. c. Ringkanal. | ov. Eier. | |
| ve. Velnm. | ov'. Eikern | |
| Magenschläuche. | | |
| p. Magenschlauch. | ov''. Kernkörperechen. | |
| p. p. Stiel des Magenschlauches. | | |

Fig. 1-5 nach dem Leben, Fig. 6-9 nach Präparaten, welche mit der Conservirungsflüssigkeit von Lo Bianco behandelt wurden.

Vergl.

Fig. 1. Zwei Stammgruppen mit den beiden internodalen Gruppen mundloser Polypode (pa.) eines isolirt flottirenden Stammstückes (Taf. 1 Fig. 2) von der rechten Seite.
 br.^I distales Deckstück. br.^{II} proximales Deckstück. e. br.^I...e. br.^{II} Gefäßäste des distalen Deckstückes. e. br.^{II}...e. br.^I Gefäßäste des proximalen Deckstückes. Loupenvergr.

circa $\frac{6}{1}$

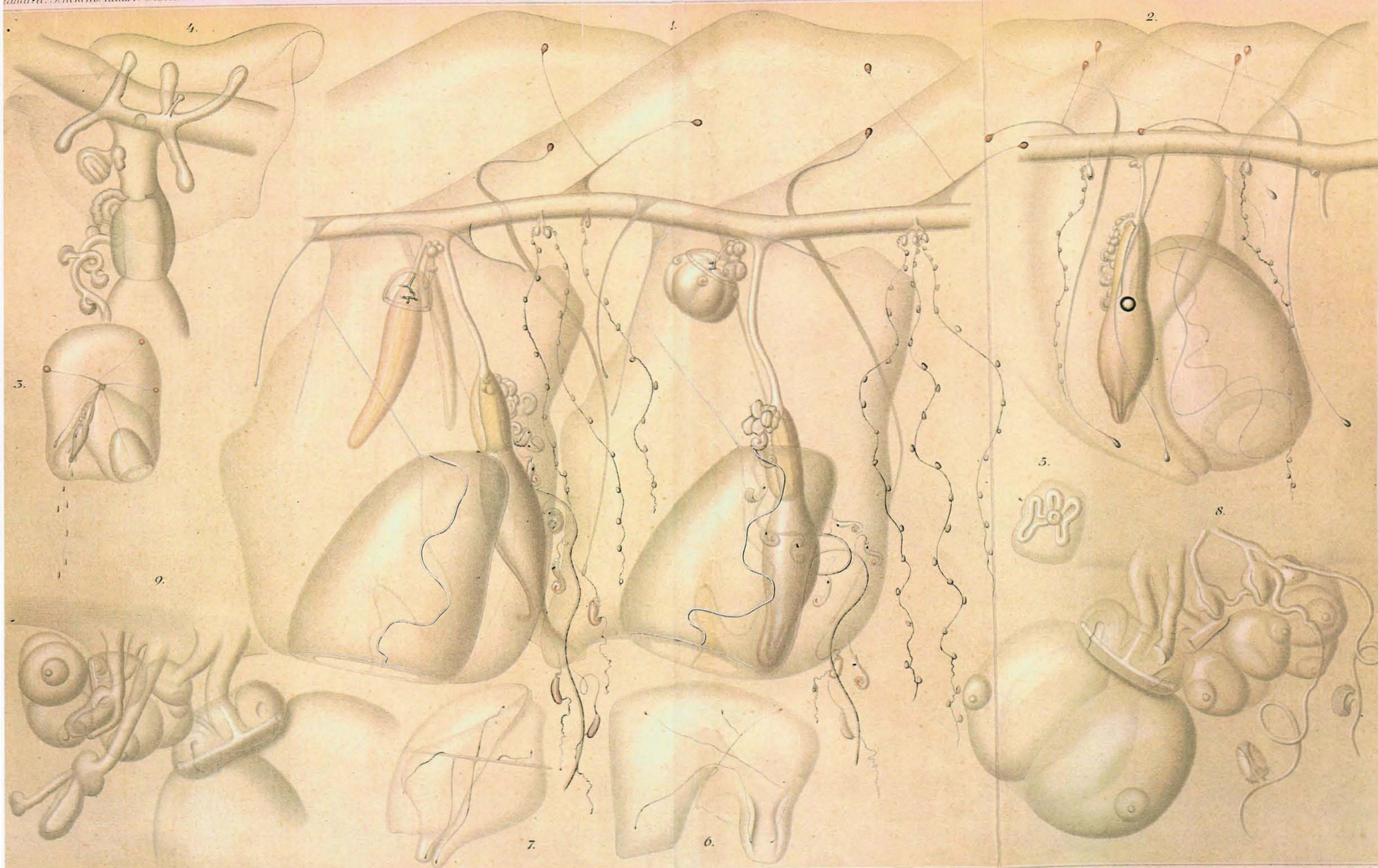
Fig. 2. Gruppe vom Anfangsteil des Stammes der erwachsenen Colonie (Taf. I Fig. 1) von der linken Seite.

e. br.¹ . . . e. br.⁶ Gefäßäste des proximalen Deckstückes. e. br.^{1'} . . . e. br.^{6'} Gefäßäste des distalen Deckstückes. ol' Oktropfen im Hauptmagen. Loupenvergr.

circa $\frac{6}{1}$

Fig. 3. Isolirte Stammgruppe von hinten gesehen etwas über natürliche Grösse.

	Vergr.
Fig. 4. Gruppe aus dem Anfangsteil des Stammes einer jugendlichen Colonie. a. Einnundung der Deckschuppengefäße in das Lumen des Stammes. g. pr. Urknospe der Gonophorentraube neben der Knospe für die Spezialschwimmglocke (n. sp.). v. p. Pylorusklappe zwischen Magenstiel und Basalmagen	60 1
Fig. 5. Junges Deckstück (direkt proximal vor dem in Fig. 4 abgebildeten Deckstück gelegen). 1 . . . 6 Die Anlagen der 6 Gefäßäste	60 1
Fig. 6. Conservirtes Deckstück von der Ventralseite mit auseinander geklappten Lappen gezeichnet	4 1
Fig. 7. Dasselbe von der rechten Seite	4 1
Fig. 8. Internodiale weibliche Gonophorentraube neben drei mundlosen Polypoiden. go. p'. Stiel eines abgerissenen reifen Gonophors. Die Umbrella (u) der Gonophoren ist schleifenförmig zusammengezurrt	50 1
Fig. 9. Dieselbe internodiale Gruppe von der gegenüber liegenden Seite, um die jugendlichen internodialen Magenschläuche (p. in.) zu zeigen	50 1



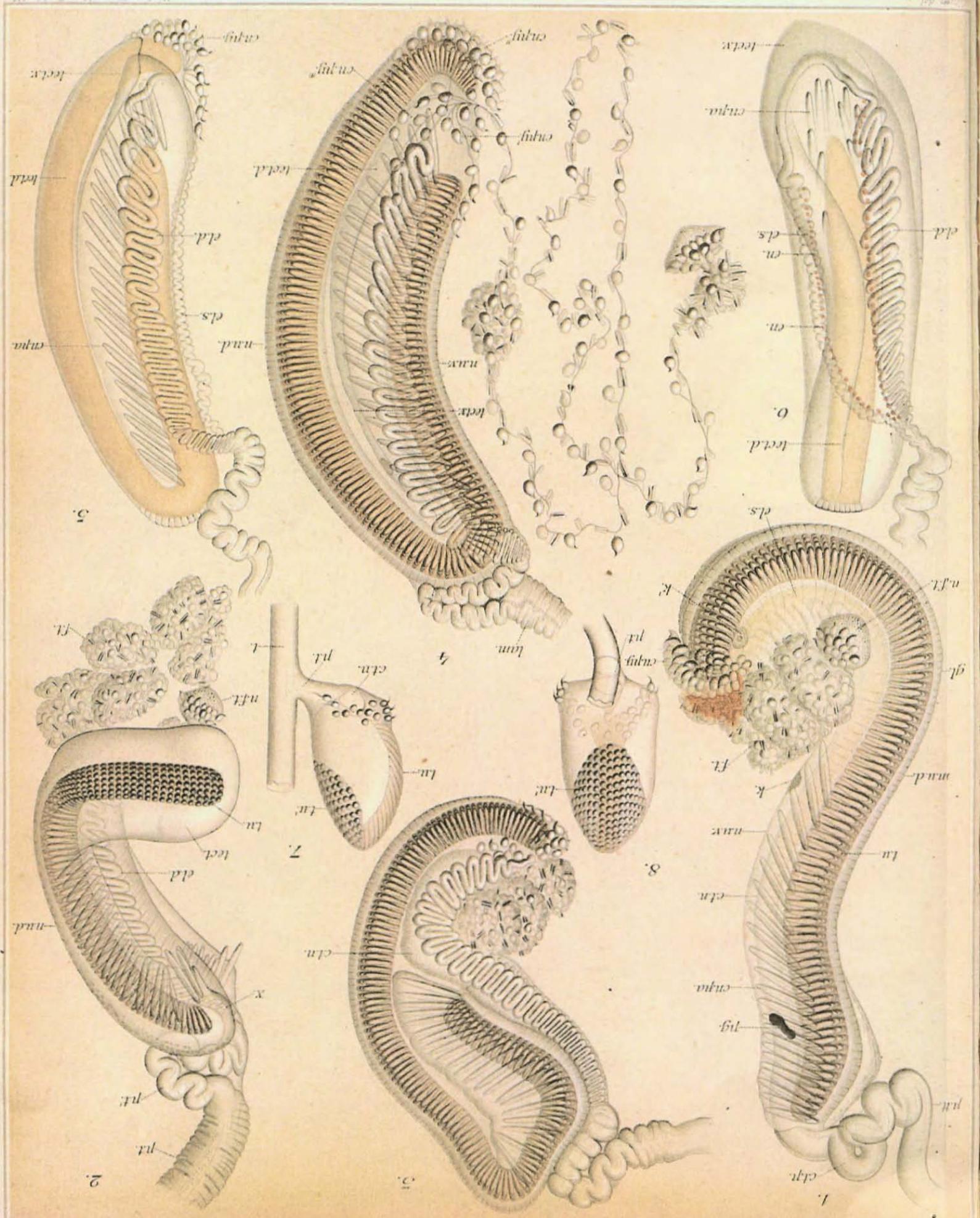
Tafel IV.

Sekundäre nierenförmige (Fig. 1–6) und primäre eichelförmige (Fig. 7 und 8)
Nesselknöpfe.

t. Tentakel.	en. py. Birnförmige Nesselkapseln.
p. t Stiel des Seitenfadens.	tect. Gerüstzellen (Riesenzellen).
p. t'. Aufgeknäuelte Partie desselben.	tect. d. Dorsale (distale) Gerüstzellen.
lam. Stützlamelle des Stiels.	tect. v. Ventrals (proximale) Gerüstzellen.
c. t p. Stieltheil des Gefäßkanals	el. d. Rechte Schleifenhälfte des elastischen Bandes
c. t. n Im Nesselknopf verlaufender Theil des Gefäßkanals.	el. s. Linke Schleifenhälfte des elastischen Bandes.
n. u. d. Dorsalseite des Nesselknopfes.	gl. Drusenzellen.
n. u. v. Ventrale Seite des Nesselknopfes.	f. t. Angelfaden (Endfaden).
t. u. Nesselband (Batterie).	n. f. t. Endknopf des Angelfadens.
en. pa. Grosse stabförmige Nesselkapseln.	

Nach Präparaten, die mit Chromessigsäure und mit Chromosminnsäure behandelt wurden, gezeichnet.

	Vergr.
Fig. 1. Der gestreckte Nesselknopf mit aufgeknäueltem Angelfaden. Die Färbung ist nach dem lebenden Nesselknopf wiedergegeben. pg. schwarzer Pigmentfleck. K. Kern der proximalen Riesenzelle. K'. Kern der distalen Riesenzelle	150 1
Fig. 2. Beginn der Invagination bei x. Das Distale des Nesselknopfes ist nach rechts gewendet	150 1
Fig. 3. Die Invagination des Proximaltheiles ist nahezu vollendet	150 1
Fig. 4. Ausgebildeter nierenförmiger Nesselknopf nach vollendeter Invagination von der rechten Seite. Der röthliche Ton des Nesselbandes ist nach dem Leben angegeben en. py'. Ventrals Gruppe birnförmiger Nesselzellen mit langen Muskelstielen. en. py''. Distale Partie. en. py'''. Laterale Partie	190 1
Fig. 5. Ausgebildeter Nesselknopf von der rechten Seite. Durch Maceration ist das Nesselband (dessen Verlauf durch den röthlichen Ton angedeutet ist) und Angelfaden entfernt	150 1
Fig. 6. Derselbe von der Dorsalseite zur Demonstration der beiden Hälften des elastischen Bandes mit den Kernen (roth) des obliterirten Gefäßes. Durch röthlichen Ton ist die Ventralthälfte des Nesselbandes angegeben.	150 1
Fig. 7. Primärer eichelförmiger Nesselknopf von der rechten Seite. t. u'. Verbreiterte Partie der Batterie	150 1
Fig. 7. Primärer Nesselknopf von der Dorsalseite mit der verbreiterten Partie der Batterie (t. u').	150 1



Tafel V.

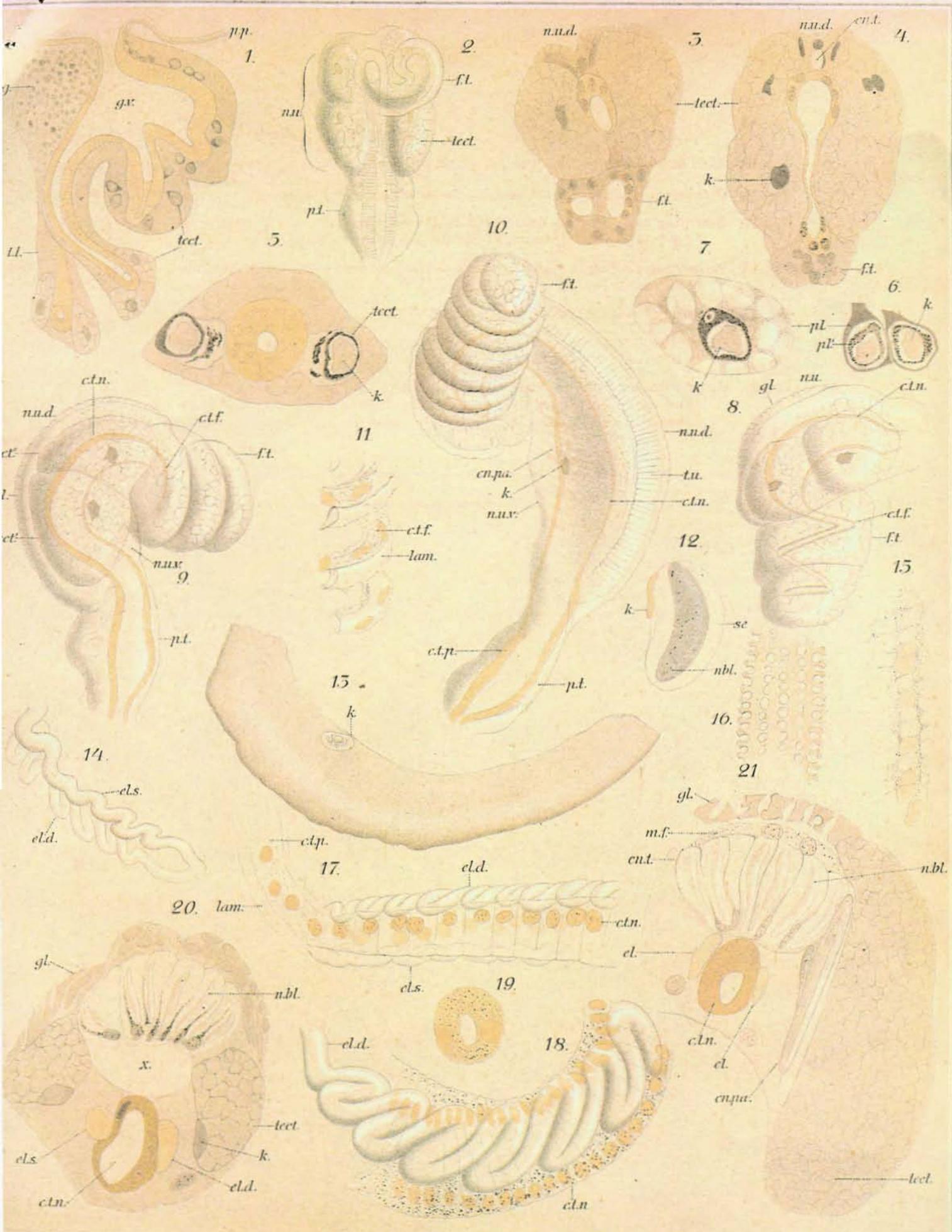
Entwicklung und Bau der sekundären nierenförmigen Nesselknöpfe.

t. l. Seitenfaden (tentillum).	t. u. Nesselband (Batterie).
p. t. Stiel des Seitenfadens.	en. pa. Grosse stabförmige Nesselkapseln.
n. u. Nesselknopf.	teet. Gerüstzellen (Riesenzenellen).
f. t. Angelfaden.	k. Kerne derselben.
c. t. p. Stieltheil des Gefässkanals.	m. f. Gefensterte Membran.
c. t. n. Im Nesselknopf verlaufender Theil des	el. Elastisches Band.
Gefässkanals.	el. d. Rechte Schleifenhälfte des elastischen
c. t. f. Angelfadentheil des Gefässkanals.	Bandes.
n. u. d. Dorsalseite des Nesselknopfes.	el. s Linke Schleifenhälfte des elastischen Bandes.
n. u. v. Ventrale Seite des Nesselknopfes.	gl. Drüsenzellen.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Prisma nach mit Chromessigsäure (Fig. 1—10) und mit Chrom-Osmiumsäure (Fig. 11—21) behandelten Präparaten entworfen.

Vergr.	
Fig. 1. Schnitt durch den Anfangstheil des Fangfadens an der Grenze von Magenstiel (p. p.) und Basalmagen (b. g.). g. v. Anfangstheil des Tentakelgefäßes teet. Junge Gerüstzellen	150 1
Fig. 2. Junger Seitenfaden (tentillum)	150 1
Fig. 3. Querschnitt durch den Distalabschnitt des jugendlichen Nesselknopfes	250
Fig. 4. Horizontalschnitt durch einen jungen Nesselknopf	250 1
Fig. 5. Querschnitt durch eine junge Seitenfadenknospe	600 1
Fig. 6. Jüngste Gerüstzellen. pl. Aeusserer plasmatischer Mantel. pl'. Innerer plasmatischer Mantel	600 1
Fig. 7. Etwas ältere Gerüstzelle. Der äussere Plasmamantel (pl.) ist vakuolisiert	600 1
Fig. 8. Junger Seitenfaden von der linken Seite, dessen Angelfaden sich spiral aufzurollen beginnt	150 1
Fig. 9. Junger Seitenfaden von der rechten Seite. teet' proximale, teet" distale Gerüstzelle	150 1
Fig. 10. Aelterer Seitenfaden von der linken Seite	130 1
Fig. 11. Theil des Angelfadens eines jungen Nesselknopfes (wenig älteres Stadium als Fig. 10). Das Ektoderm ist durch Maceration entfernt. lam. Stützlamelle	520 1
Fig. 12. Jugendliche stabförmige Nesselzelle nbl. Nematoblast (Anlage des Nesselfadens und der Nesselkapsel). se. Helle Secretlage, in welche der Nematoblast vorwächst. k. Kern der Nesselzelle	520 1
Fig. 13. Durch Maceration isolirte Gerüst- oder Riesenzelle eines gestreckten Nesselknopfes	150 1
Fig. 14. Distales Ende des elastischen Bandes eines jugendlichen Nesselknopfes (vom Stadium der Fig. 10)	150 1

	Vergr.
Fig. 15. Theil der gefensterten Membran mit den in den Fenstern liegenden Kernen	520 1
Fig. 16. Gefensterte Membran durch Maceration isolirt (gestreckter Nesselknopf)	400 1
Fig. 17. Uebergang des Stieltheiles des Gefäßes in den Nesselknopftheil. lam. Stützlamelle des Stieles in den Anfangstheil des elastischen Bandes übergehend	520 1
Fig. 18. Fortsetzung von Fig. 17. Mittlere Partie des Gefäßes im Nesselknopf (etwas älteres Stadium als Fig. 10)	520 1
Fig. 19. Querschnitt des Nesselknopfgefäßes (Fig. 17)	520 1
Fig. 20. Querschnitt durch einen jugendlichen Nesselknopf. In dem Präparat hat sich das Gefäß bei x von der Batterie etwas abgehoben. n. bl. Nematoblasten	400 1
Fig. 21. Etwas schräge geführter Querschnitt durch einen jugendlichen Nesselknopf, welcher eine stabförmige Nesselkapsel (cn. pa) der Länge nach getroffen hat. en. t. Nesselzellen der Batterie mit den Nematoblasten (n. bl.)	400 1



Tafel VI.

Fig. 1—7. Bau der primären eichelförmigen Nesselknöpfe.

Fig. 8—15. Bau der sekundären nierenförmigen Nesselknöpfe.

pa. Mundlose Polypoide.	cn. t. Nesselzellen der Batterie.
p. pa. Stiele derselben.	cn. py. Birnförmige Nesselkapseln.
p. t. Stiel des Seitenfadens.	cn. c. Unidocil.
n. u. pr. Primärer eichelförmiger Nesselknopf.	m. f. Gefensterte Membran.
c. t. n. Gefäß des Nesselknopfes.	are. Bogenzellen.
t. u. Nesselband (Batterie).	gl. Drusenzellen

Fig. 2—5 nach ungefärbten, mit Chromessigsäure behandelten Balsampräparaten.

Fig. 1. Zwei mundlose Polypoide mit dem Anfangsteil der primären Fangfäden tr. Stamm
e. br.¹ Gefäß des Deckstückes. mu. Längs-Muskeln, welche dasselbe begleiten.
Nach dem lebenden Thier

Vergr.

60
1

Fig. 2. Untere Partie des primären eichelförmigen Nesselknopfes von vorne gesehen mit den
24 birnförmigen Nesselkapseln. mu. Muskelstiele der Nesselzellen (Unidoblasten).
enbl¹. Nesselzellen mit 2 resp. 3 Muskelstielen. k. Kerne der Nesselzellen.
pons. Brückenförmige Ausläufer der gefensterten Membran

620
1

Fig. 3. Untere Partie des primären Nesselknopfes von der Seite. mu. Bündelweise sich ver-
einigende Muskelstiele der Nesselzellen. pons. Brücke der gefensterten Membran

620
1

Fig. 4. Nesselknopf von unten mit den 24 birnförmigen Nesselzellen. teet. Gerüstzellen.
en. t. Die untersten der zu 7 Längsreihen angeordneten Nesselkapseln der
Batterie

410
1

Fig. 5. Jugendlicher primärer Nesselknopf von der Seite

150
1

Fig. 6. Längsschnitt durch einen jugendlichen primären Nesselknopf. k. Kern einer Gerüst-
zelle. k'. Kerne der gefensterten Membran

400
1

Fig. 7. Querschnitt durch einen jugendlichen Nesselknopf, welcher die verbreiterte Partie
der Batterie getroffen hat. k. Kerne der Gerüstzellen. c. t. n'. Schräg an-
geschnittene Partie des Gefäßes

400
1

Fig. 8. Nesselband eines ausgebildeten sekundären Nesselknopfes von oben gesehen. Auf
der linken Seite der Figur ist nur die gefensterte Membran (m. f.) angedeutet,
in der Mitte sind die Bogenzellen (are.) und rechts die oberflächliche Schichte
der Drusenzellen (gl.) mit ihren randständigen Kernen (k.) eingezeichnet . . .

520
1

Fig. 9. Durch Maceration isolirte Bogenzellen

520
1

Fig. 10. Durch Maceration isolirte Nesselkapseln der Batterie mit der aufliegenden gefensterten
Membran. Die Kerne der Nesselkapseln (k) sind etwas gequollen. x. Ent-
ladungspol der Nesselkapseln.

520
1

Fig. 11. Drusenzellen eines jugendlichen sekundären Nesselknopfes. k. Kerne. se. Secret . .

520
1

Fig. 12. Drusenzellen des ausgebildeten sekundären Nesselknopfes

520
1

Vergr.

Fig. 13. Laterale Gruppe von Nesselzellen mit den birnförmigen Kapseln und langen Muskelstielen (mu.), mu'. Breiter durch Vereinigung mehrerer Muskelstiele gebildeter Muskel, welcher sich an die gefensterte Membran ansetzt. r. Fasernetz . .

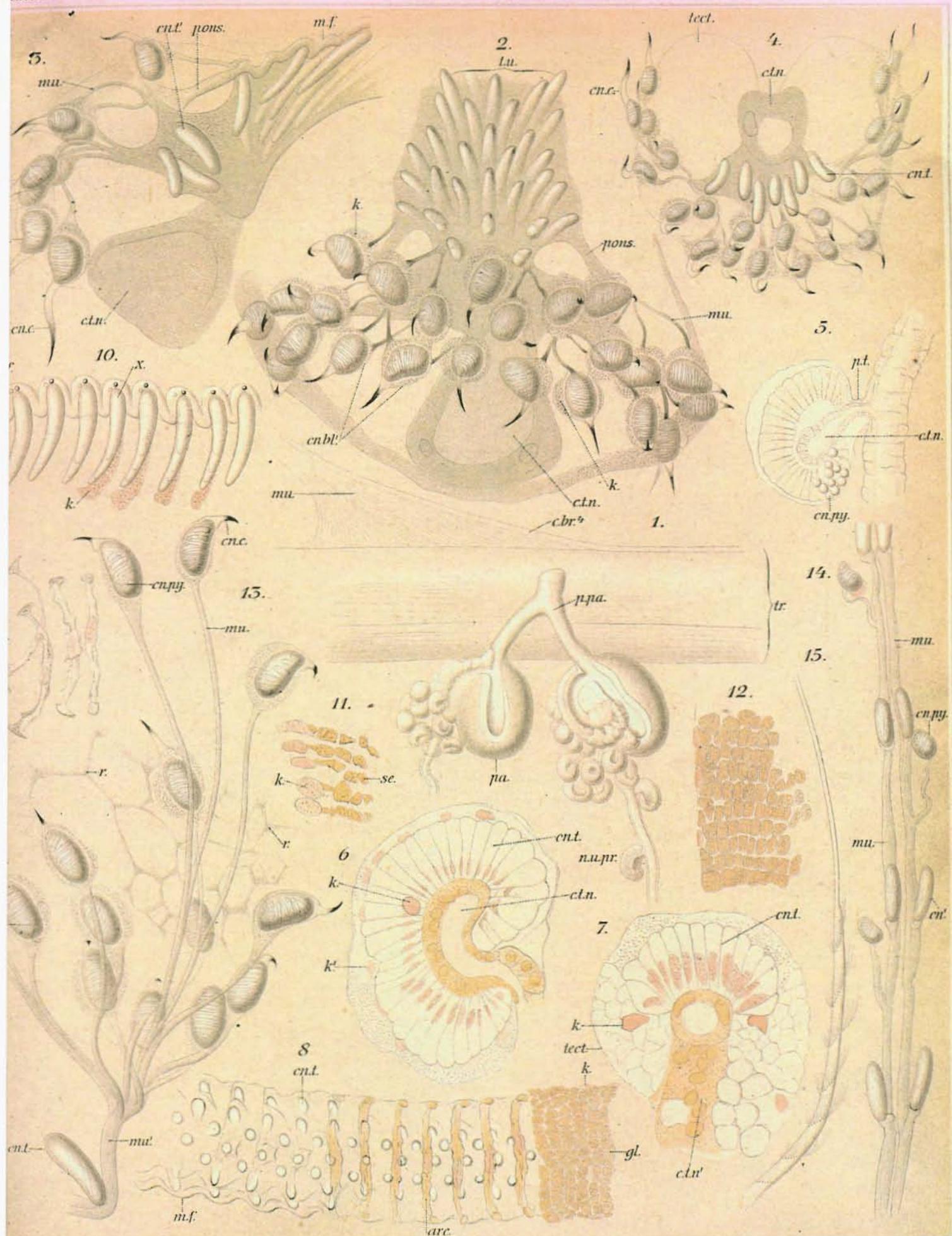
$\frac{620}{1}$

Fig. 14. Theil eines völlig ausgestreckten Angelfadens mit seinen beiden Muskeln (mu) und den ansitzenden kleinen stabförmigen (cu') und birnförmigen (en. py.) Nesselkapseln.

Fig. 15. Unterer Theil des ausgestülpten Nesselfadens einer grossen stabförmigen Nesselkapsel

$\frac{620}{1}$

Die Figuren sind nach mit Chromessigsäure und mit Chromosmiumsäure behandelten Präparaten gezeichnet.



Tafel VII.

Fig. 1—26. Gonophoren.

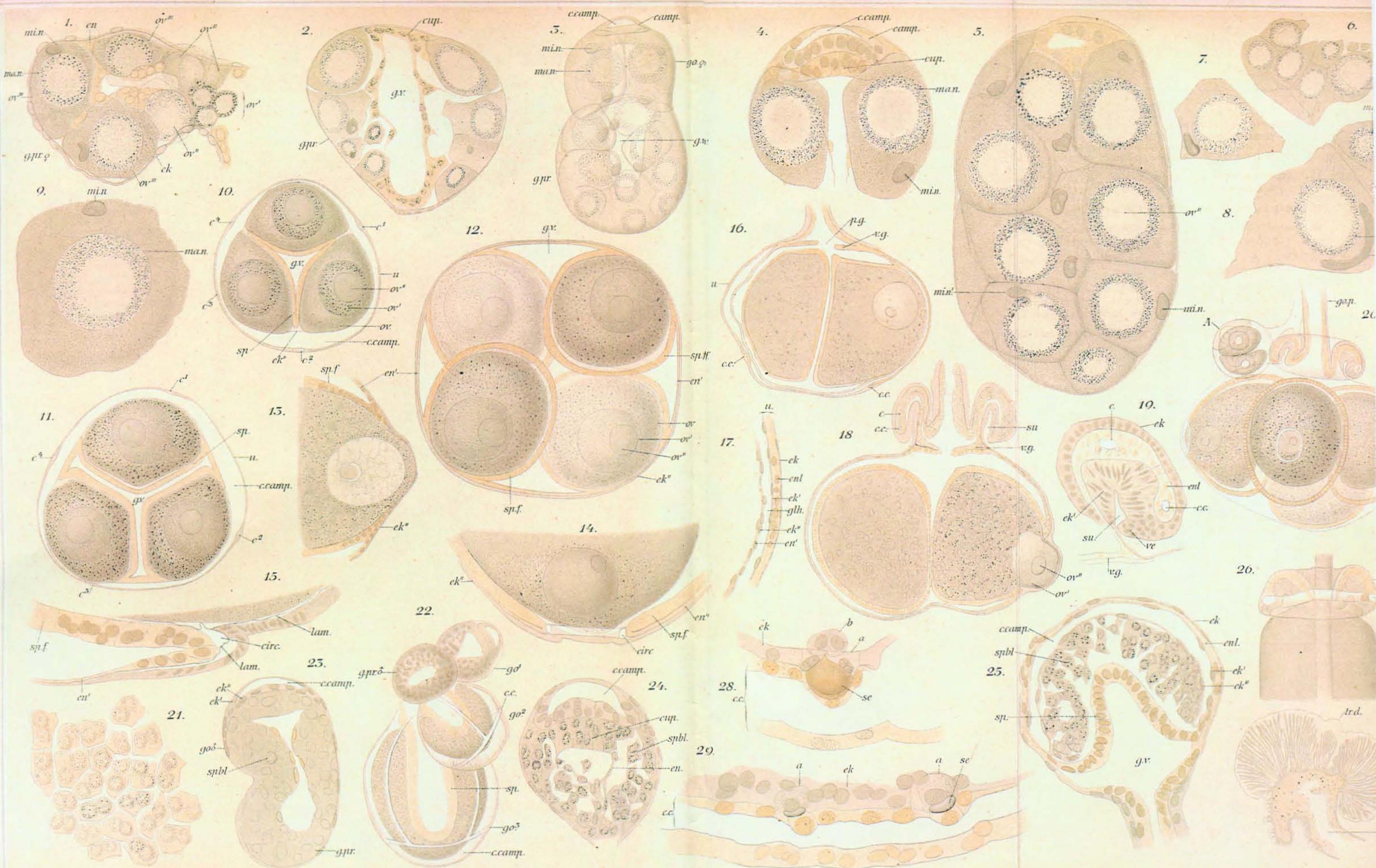
go. Gonophor.	enl. Gefässlamelle der Umbrella.
go ♂. Männliches Gonophor.	en'. Entoderm des Manubriums.
go ♀. Weibliches Gonophor.	camp. Glockenkern.
go. p. Gonophorenstiel.	e. camp. Glockenhöhle.
g. pr. Urknospe.	cup. Entodermkuppe.
g. pr ♂. Männliche Urknospe.	sp. Spadix.
g. pr ♀. Weibliche Urknospe.	sp. f. Zum Eifollikel umgebildeter Theil des Spadix.
g. v. Gefäßlumen des Gonophors und der Urknospe.	c ¹ ... c ⁴ Die vier Radiärgefässe der Umbrella.
u. Umbrella (Glockenmantel)	c. e. Ringkanal.
su. Subumbrella.	ov. Ei.
ve. Velum.	ov'. Eikern.
lam. Stützlamelle.	ov''. Kernkörperchen.
ek. Exumbrales Ektoderm der Umbrella.	ma. n. Grosskern des jugendlichen Eies.
ek'. Subumbrales Ektoderm der Umbrella.	mi. n. Kleinkern des jugendlichen Eies.
ek''. Ektoderm des Manubriums.	sp. bl. Spermatoblasten.

Die Zeichnungen sind nach mit Chrom-Essigsäure behandelten Präparaten entworfen. Das Ektoderm ist in bläulichem, das Entoderm in bräunlichem Tone gehalten.

Vergr.

Fig. 1. Weibliche Urknospe an der Basis einer Traube, deren Gonophoren je 3 Eier enthalten. Aus 4 aufeinander folgenden Schnitten combinirt. ov ¹ jungste, ov ¹¹ mittlere, ov ^{III} älteste Gruppe von je 3 Eiern	270
	1
	250
Fig. 2. Weibliche Urknospe. Längsschnitt	1
Fig. 3. Weibliche Urknospe, von der ein Gonophor (go ♀) sich abschnüren beginnt	130
Fig. 4. Längsschnitt durch das sich abschnürende Gonophor (Fig. 3 go ♀)	380
Fig. 5. Tangentialschnitt durch die weibliche Urknospe (Fig. 3)	380
Fig. 6—8. Jugendliche Eier aus der Urknospe Fig. 3	1
Fig. 9. Eizelle aus einem jungen Gonophor mit randständigem Kleinkern	380
Fig. 10. Junges Gonophor in der Aufsicht mit dreieckig gefaltetem Spadix	1
Fig. 11. Junges Gonophor in der Aufsicht mit drei Eiern, welche von dem Spadix umwachsen werden	130
Fig. 12. Aelteres Gonophor in der Aufsicht mit vier Eiern, dessen Spadix die Umwachsung nahezu vollendet hat. Die Umbrella, welche in Fig. 10 und 11 noch allseitig das Manubrium umhüllt, ist eingerissen und bei der Aufsicht nicht wahrnehmbar	1
Fig. 13. Schnitt durch ein Ei von mittlerer Grösse mit dem randständigen Kern	130
	260
	1

	Vergr.
Fig. 14. Randpartie eines mittelgrossen Eies (Fig. 20) im optischen Querschnitt, eire, kreisförmiger Sinus	130
Fig. 15. Schnitt durch die Randzone des in Fig. 14 dargestellten Eies mit dem Sinus (eire)	1
Fig. 16. Längsschnitt durch ein junges Gonophor mit geschlossenem Glockenmantel. v. g. Genitalklappe p. g. Genitalpforte	400
Fig. 17. Umbrella und Wandung des Manubriums von Fig. 16	1
Fig. 18. Längsschnitt durch ein älteres Gonophor, dessen Glockenmantel eingerissen und schleifenförmig gelogen oberhalb der Genitalklappe (v. g.) gelegen ist	130
Fig. 19. Schnitt durch die zusammengeschnürte Umbrella eines weiblichen Gonophors. Ein Radiärgefäß (e.) ist angeschnitten	1
Fig. 20. Zwei weibliche Gonophoren mit je 4 Eiern. A. jüngeres Gonophor. Die Eier haben sich durch den Einfluss der Conservirungsfüssigkeit (Chromessigsäure) von dem Follikelepithel abgehoben. eire, kreisförmiger Sinus	250
Fig. 21. Follikelepithel in der Aufsicht. Jede Zelle enthält zwei Kerne	50
Fig. 22. Jugendliche männliche Gonophorentraube (go ¹ . . . go ⁹) mit der Urknospe (g. pr. ♂)	1
Fig. 23. Längsschnitt durch eine männliche Urknospe, von der ein Gonophor (go ♂) sich abschnürt. Der Gastrovaskularraum wird von Entodermzellen mit ovalen Kernen begrenzt	410
Fig. 24. Jugendliches männliches Gonophor im Längsschnitt	1
Fig. 25. Etwas älteres Gonophor, dessen Spermatoblasten bereits zwischen Spadix und dem Ektoderm des Manubriums liegen	130
Fig. 26. Älteres männliches Gonophor einer jugendlichen Colonie mit zusammengeschnürter Umbrella, unter der das Manubrium (ma ♂) weit herausragt	1
Fig. 27. Querschnitt des Stammes an der Insertion eines Magenschlauches (p. p.) tr. d. Dorsallinie des Stammes. mu. Gefaltete Lamellen der Längsmuskulatur	350
Fig. 28. Randkörper vom Schirmrande einer Spezialschwimmglöcke. e. e. Ringkanal. ek. Ektoderm-Zellen. a. Zellen, welche ein lichtbrechendes Seeret (se) abscheiden. b. Darüber gelegene Ektodermzellen	1
Fig. 29. Die kleineren distalen Randkörper einer Spezialschwimmglöcke. An dem Schirmrand waren 13 an Grösse successive zunehmende Randkörper ausgebildet. Die Bezeichnungen sind dieselben wie in Fig. 28	350



The Canary Siphonophores. in monographic presentations

Carl Chun.

I. *Stephanophyes superba* and the Stephanophyid family.

In his "Report on the Siphonophorae collected by HMS Challenger, 1888"¹, Häckel sketched out a broad outline of the diverse and rich organism of the siphonophores, which, going well beyond the narrow framework indicated in the title, contained not only a description of the wonderful deep-sea siphonophores, but also takes into account the species he found living near Ceylon and the Canary Islands. The "Report" has expanded into a monograph on siphonophores, in which the magnificent species discovered on the Canary Islands occupy a large space and captivate with their virtuoso representation.

If I now dare to present a monograph of the Canarian siphonophores, as I observed them on the shores of the "Islas afortunadas" during the winter of 1887/88, shortly after the publication of a work that is fundamental to the knowledge of the forms of siphonophores, such an attempt is all the more necessary more of a justification than what my communication must be in comparison with the proud material presented by an old master of our science.

I believe that I can first point out that, despite the large number of forms observed by Häckel's on the canaries and detailed in the report, I am still able to draw attention to some new siphonophores, which, due to the peculiarity of their structure, claims more general interest.

In addition, there is the fact that I am fundamentally opposed to Häckel not only with regard to the conception of the siphonophore colony, but also with regard to its phyletic derivation and the classification based on it.

I. *Stephanophyes superba*, Chun.

I begin the description of the siphonophores observed by me in the Canary Islands with a form which is one of the most brilliant phenomena among the fragrant pelagic organisms. *Stephanophyes superba*, as I named the new species, also occupies a peculiar position among the calycophorids. In its habitus adjoining a Praya or, more precisely, the genus *Lilyopsis*, which I founded, it not only shows the most complex structure among all Calycophorids, but also at the same time echoes of the structural peculiarities of the physophores. Tentacles with differently shaped tentilla and mouthless palpon polyps: these are awards that were previously claimed as the exclusive characters of the physophores. Two kinds of tentacles now also appear in *Stephanophyes*; some insert themselves in the usual way at the base of the gastric tubes with the kidney-shaped batteries characteristic of the calycophorids, the others attached to mouthless polypoid appendages with completely aberrantly shaped acorn-shaped cnidobands. Reason enough to devote a more detailed investigation to such a peculiar genus, especially since it provides an almost classic object for the knowledge of the finer structure of the cnidobands and the sex of the animals.

¹ In the short overview, "System of the siphonophores on a phylogenetic basis" by Häckel (Jen. Zeitschr. Für Naturwissensch. Vol. XXII. 1888. - Meeting report of July and November 1887) no diagnoses of the species are given. I was therefore not in a position to judge which of the Canary Siphonophores I mentioned in my report were identical to the species mentioned by Haeckel only in name. (C. Chun, report on a trip made to the Canary Islands in the winter of 1887/88. I. The siphonophores of the Canary Islands. Conference committee. Akad. D. Science. Berlin 1888. XLIV. P. 1142-1173).

General part.
1. Occurrence.

Stephanophyes superba appeared sporadically and rarely in the winter of 1888 off Orotava from January to March. Two juvenile colonies appeared on January 13 and March 10; a larger fragment, which I have shown on Plate I, Fig. 2 and on Plate III, Fig. 1, I fished on February 20th. On the following day I succeeded in capturing the only intact colony; a true splendid specimen with well-preserved main swimming bells, which I depict in natural size on plate I, fig. 1.

Accordingly, the time of appearance of the *Stephanophyes* on the Canary Islands coincides with the abundant occurrence of pelagic organisms on the surface. While from September to the beginning of January the yield of conspicuous forms, no less also the quantity of organisms, was quite small, the surface only began to revive after the New Year.

I am particularly pleased, however, to be able to prove that the Mediterranean Sea is also not lacking this rare siphonophore. Through the tireless conservator of the zoological station in Naples, Salvatore Lo Bianco, I received fragments of a calycophorid which had been fished on December 9th, 1884 and on January 27th, 1887 in the Gulf of Naples. An exact examination of the preserved trunk showed a correspondence in every detail with the *Stephanophyes* observed alive on the canaries.

2. General habit.
Plate I.

The entire length of the colony is traversed by a trunk (tr), which carries the various appendages on the ventral side. Unlike the elongated trunk of most of the other siphonophores, it cannot be rolled up into a tight spiral during contraction, but rather stretches from group to group in very flat flying buttresses. The peculiar roof-tile-shaped arrangement of the bracts also sets an obstacle against the energetic contraction of the trunk, similar to the one that applies to the calycophorid, which I have described as *Lilyopsis rosea*, and to the genus *Crystallodes* among the physophorids.

At the front (upper or proximal) end of the trunk the main swimming bells (n) are inserted. The only specimen from which I found the latter preserved had four bells (n^1-n^4) in the shape of a cap, mounted in a ring in the same plane. Three of them were about the same size, while the fourth (youngest) bell (n^4) was hardly half the size of the others. The nectophores are similar to those of *Praya* and *Lilyopsis*; they are rounded and, when developed, lack sharp ridges on the exumbrella. The subumbrellar nectosac is of unusual depth; the two lateral vessels run on it in arabesque-like coils. Several reserve swimming bells at different stages of development can be found at the end of the trunk between the large definitive bells. An excellent distinction for the latter is based on the strange design of the oil container (c. ol.). The upper branch of the same dissolves through regular dichotomous bifurcation into numerous side branches, which usually swell in the shape of a button and contain a small drop of oil when coloured bright red.

The other appendages of the trunk are divided into groups, each group consisting of a gastric polyp with an attached tentacle, a bract, several gonophores, either male or female, and a special swimming bell. In addition, there are palpon-like polyps with heteromorphic cnidobands in the internodes between each group.

The gastrozoooids (p), more beautifully than in any of the siphonophores known to me, divide into four sections, namely into a conspicuously long stalk (ped.), into a narrow basal or forestomach (bg), into the actual digestive main stomach (st.) and recognize in the proboscis (pr.) (Plate III, Fig. 1). They are transparent; the forestomach shimmers gently emerald green on the young polyps, yellow-green in the older ones, while the main stomach with the proboscis has a faint tinge of purple.

The main tentacles (t.) With their long-stalked, kidney-shaped, delicately flesh-red coloured cnidobands with a tentillum insert themselves at the border between the stalk and the forestomach (n. u.).

The bracts (br.) are noticeably large and roughly resemble a sailor's hat (southwest). They slide over one another in the shape of roof tiles and cover the remaining trunk appendages with their side parts. A main vessel emerging from the trunk penetrates them on the underside and gives off long side branches (c br.⁶ - c. br. ⁶). The branches swell like the fork branches of the oil container at their end with a small oil drop. Three these swellings are coloured bright red on the older bracts.

The sexual animals or gonophores (go.) sit in clusters of 5-8 at the base of the gastrozoids, namely on the distal side (facing away from the nectophores). Male and female gonophore clusters alternate on the same stem; each sex cluster consists either only of male or only female individuals in different ages. The adult male gonophores (go. ♂) have a small umbrella from which protrudes an extremely long flesh-red or orange coloured manubrium (ma. ♂). The female gonophores (go. ♀) also have the shape of a small medusa, the manubrium of which appears mightily swollen by three or four large transparent eggs. The developed male and female gonophores are clearly stalked.

Stephanophyes shares with the genus *Lilyopsis* the occurrence of sterile special swimming bells (n. sp.). These also insert themselves distally next to the gastrozoids. They are built bilaterally, do not have a manubrium and have a relatively large, inclined nectosac, the mouth of which is provided with a velum and turned distally. Like the main nectophores, they are being replaced by reserve special bells that bud at their base.

In the middle of the internodes (in.), namely, in the spaces between two neighbouring cormidia sit the mouthless polypoids (pa.) (palpons) with heteromorphic tentacles (t. pr.), which are found in only *Stephanophyes* among all the calycophorids. In the younger groups there is only one polypoid with associated tentacle, in the older groups there are two or three. Usually the latter are then attached to a common stem emerging from the trunk; however, they are occasionally separate. The polypoids are very small and have no mouth; the tentacles arise at the border between the stalk and the palpon. They are studded with numerous small, very short-stalked acorn-shaped cnidobands that lack a terminal filament.

In addition to the polypoids, groups of gonophores (Plate III, Figs. 8 and 9) or even young gastrozoids with associated tentacles (Plate I, Fig. 2, p. In.) appear rarely.

Stephanophyes is not allowed to detach the individual groups, which then live on for a long time as eudoxids. On the other hand, larger pieces of trunk with numerous groups occasionally separate, which then evidently remain in the sea for a long time and also increase in size. The formation of special swimming bells makes it possible for such detached trunk parts to carry out active swimming movements. Fig. 2 on plate I and Fig. 1 on plate III are taken from fragments of the kind that have hitherto been observed only in the Mediterranean.

Stephanophyes superba is the most delicate of all siphonophores I know. After a few hours, the captured colony begins to dissolve despite all precautionary measures. Only the gonophores and the cnidobands are tolerably conserved and used for subsequent study.

Their perfect delicacy and transparency, the richness of their appendages, the graceful play of the heteromorphic tentacles, the energetic pumping movements of the main and special swimming bells, the bright red colour of the button-shaped swellings with their shiny oil drops in the swimming bells and bracts, the emerald shimmer of the gastrozoids. Large, spherical eggs that appear to be whispered and the slightly flesh-red coloured manubria in the delicate female and male gonophores - all of this unites to mark *Stephanophyes*, of considerable size, as one of the most pompous and fragrant phenomena in the pelagic animal world.

3. The Stephanophyid family and their position in the system.

There is no doubt that among all known calycophorids the genus *Lilyopsis*, which I founded, is closest to the genus *Stephanophyes*. Under the name *Lilyopsis*, I² combined those diphyids which were formerly included in *Praya* and which are characterized by rounded, sharp ridges and by the lack of main swimming bells and bracts, by the appearance of special swimming bells and clusters of gonophore ripening on the trunk.

These are distinctions that are also awarded to the *Stephanophyes* genus. In addition, there is a similar design of the roof tiles, which are arranged in the shape of roof tiles and which are interspersed with six vessel branches in both types. If I add to this that the youthful *Stephanophyes* has only two main swimming bells with a simple fork-holed somatocyst (Plate II, Fig. 1), I would have mentioned the essential identical characters.

On the other hand, these common features in the structure of the two colonies contrast with important distinguishing features. In the adult stage *Stephanophyes* possesses several swimming bells arranged in a ring in a plane with a somatocyst which is divided into multiple dichotomies. The most remarkable distinction, however, is formed by the heteromorphic tentacles which insert themselves on small, mouthless polypoids in the internodes. Several swimming bells arranged on one level with an oil container dissolved into numerous branches, heteromorphic tentacles and mouthless polypoids: these are all characters that have not yet been described as calycophorids. The latter are only known from physophorids. If I now propose to establish the new family of Stephanophyidae for the genus *Stephanophyes*, I place more value on the latter than on the majority of the main swimming bells. Since I have succeeded in proving that in all diphyids there are numerous reserve swimming bells in the initial part of the trunk, which successively displace and replace the two large bells³, moreover, the sharp boundary between diphyids and polyphyids has been blurred, at least insofar as it is based on the number of swimming bells. The relations between diphyids and polyphyids are made even more intimate by the evidence that at *Stephanophyes* there are several bells stored in one plane and that they are grouped into a two-line floating column in the interesting genus *Desmophyes*⁴, discovered by Haeckel near Ceylon.

The position which I assign to the Stephanophyidae family in the system of the Calycophoridae results from the following tabular overview, as it was essentially given by me earlier.⁵.

Calycophoridae Leuckart.

I. Fam. Monophyidae Claus.

- I. Subf. Sphaeronectidae Huxley.
- II. Subf. Cymbonectidae Hack.

II. Fam. Diphyidae Eschsch.

- I. Subf. Epibulidae (Diphyopsidae) Häck.
- II. Subf. Abylidae L. Agass.
- III. Subf. Amphicaryonidae Chun.
 - 1. Gen. *Amphicaryon* Chun.
 - 2. Gen. *Mitrophyes* Häck.⁶

² C. Chun. Ueber die cyklische Entwicklung der Siphonophoren. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin. 1885. XXVI. p. 528 (18).

³ C. Chun 1. c. p. 522 (12).

⁴ E. Häckel. Report Siphonophorae Chall. 1886. p. 170. Taf. XXX.

⁵ C. Chun. Die Canarischen Siphonophoren. Sitzungsber. Akad. Wissenschaft. Berlin. 1888. XLIV.

⁶ The genus *Mitrophyes* was decidedly incorrectly judged by Haeckel (1.c. P. 131, plate 28). He puts them to the Monophyiden and indeed to the subfamily of the Sphaeronectiden. According to Häckel, the main characteristic of the new genus lies in the appearance of a peculiar shield-shaped bract which covers the single swimming bell from above. I

IV. Subf. Prayidae Koll.

1. Gen. *Praya* Blainv.
2. Gen. *Lilyopsis* Chun.

III. Fam. Stephanophyidae Chun.

Swimming bells rounded, not angular, with often dichotomously divided oil container; more than two stored in one level; Trunk groups with rounded roof tiles stacked on top of one another and interspersed with 6 vessel branches; with gonophore clusters and special swimming bells. In the internodes, heteromorphic tentacles sit on small, mouthless polypoids. The groups do not break away as eudoxids.

Genus. *Stephanophyes* Chun.

IV. Fam. Desmophyidae Hack.

Gen. *Desmophyes* Hack.

V. Fam. Polyphyidae Chun.

1. Gen. *Hippopodius* Quoy & Gaim.
2. Gen. *Vogtia* Köll.

If one compares the system of calycophorids established here with that established by Häckel, the first thing that becomes apparent is the deficiency of the two Häckel families: Eudoxidae and Ersaeidae. I have already rejected this strange attempt by Haeckel's to list the appendage groups of the tribe, which are detached as eudoxia, as independent families alongside the mother colonies ⁷, and in the course of the later presentations I will find several opportunities to point out the untenable nature of such a grouping. Claus⁸, too, has spoken out no less energetically against such a division.

Basically, in Haeckel's calycophorid system, two systems run parallel to one another, one of which is based on the design of the swimming bells, the other on the appendage groups of the trunk. From a morphological point of view it is completely irrelevant whether these groups of appendages break away successively or whether they remain sessile. If the principle of division had been carried out consistently, one would have had to take account of these circumstances, but then the absurdity of such a system would soon have become apparent. Häckel stops halfway and only occasionally takes an approach to list the appendix groups as separate genera and species by creating the new genus *Eodoxella*⁹) for those of the genus *Praya* and the genus *Lilaea*¹⁰) for those of *Lilyopsis*.

In the last two cases I have to deny the justification that the group outings of *Praya* and *Lilyopsis* are regarded as search eudoxia at all. Earlier I pointed out that we can only speak of eudoxid formation if the groups break away from the trunk long before the sex products in the manubria ¹¹) have fully matured handsomely, in order to then bring the sexual products to maturity in the successively detaching genital swimming bell.

For *Praya* as well as for *Lilyopsis* I was unable to prove that the sexual products in the sessile medusoids ripen to a large extent on the trunk. It does happen, however, that such colonies, after being captured, sometimes break up into individual groups, sometimes into larger fragments, which are occasionally also found in the open seas. Even from *Stephanophyes* I occasionally found a single group which, according to Häckel, would then be assigned to a new genus and species as

shall show, however, that this supposed bract corresponds to an atrophied swimming bell. In the related genus *Amphicaryon*, two swimming bells of equal size occur in juvenile specimens, one of which flattens out in the shape of a shield, regresses its subumbrella and sinks like a bract into the bell that remains intact. (S. Chun, Canar. Siph. P. 2).

⁷ Chun 1.c. Canar. Siph. p. 12. (1152.)

⁸ Claus, Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren. Arb. Zool. Inst. Wien. Tom. VIII, p. 15 (173).

⁹ Häckel, Report etc. p. 108.

¹⁰ Häckel, Report p. 124

¹¹ Chun, Ueber Bau und Entwickelung der siphonophoren. Sitzungsber. Berl. Akad. Wissensch. 1886. XXXVIII. p. 8 (688).

"*Stephanaea*". Such a coincidental detachment of the appendage groups, as caused by external insults (waves, etc.) or after capture the lack of absorbed air in the narrow vessels cannot possibly be put in line with the true process of eudoxid formation, with the same rights with which new genera and species are created for these randomly separated groups, one should also apply to all physophores whose stem appendages are divided into groups, which occasionally separate (I only remind you of the groups of *Apolemia*, which are often observed in isolation) set up new systematic categories.

It is difficult for me to understand that in a system which bears the proud name "System of the siphonophores on a phylogenetic basis", families are now formed, the individual species of which turn out to be descendants of very different families. Does not break the famous proponent of the basic biogenetic law with all its views, if the evolutionary history is pushed so completely into the background that the families of the Eudoxids and Ersaeids are set up, in which two abbreviations of Monophyids, Diphyopsids and Prayids figure next to each other ¹²). What would one say about it if, in all organisms that reproduce in cyclic alternation, the unlawfully generated generations were listed as independent families alongside the heteromorphic ones created by sexual activity, without concern about their ancestry? We would consider a system of tapeworms in which, on the one hand, the proglottids figure alongside the scolices as a separate family and, on the other hand, those forms whose proglottids do not detach (corresponding to the calycophorids with sessile group appendages), which focus on the scolices and on the proglottids would be compared to established families?

If Haeckel asserts that, for practical reasons, the eudoxids must be listed separately in the system, as well as the hydromedusas and their hydropolyph nurses. I counter this by saying that a system of medusa will always remain an artificial and one-sided one, regardless of their origin. To this extent, however, a system of medusa has a certain justification as many of them reproduce directly. We do not, however, know of any eudoxids, the brood of which in turn develops into an identically shaped monogastric colony, but we are now able to give the mother colony with certainty for the overwhelming majority of the eudoxids.

So in the attempt to list the eudoxids as independent families alongside the polygastric siphonophores, I see only a step backwards to the time of Eschscholtz, who would certainly not have considered the monogastric forms as independent genera if he had the genetic relationships to the polygastric calycophores would have been known.

Special part.
4. The main swimming bells.
Plate II.

In contrast to the special swimming bells that appear in each group, I refer to the large bells formed at the front end of the trunk as the main nectophores. What I can say about their structure is based on the examination of the only specimen captured on Jan. 21, 1887, on which four main swimming bells - three larger and one smaller - were formed (Plate I, Fig. 1. n1-n4). Therefore, do not expect any histological details about bells, which dissolved after a few hours and at least

¹² The Haeckel family of the Ersaeids comprises four species, namely *Ersaea Gaimardi*, *E. compressa*, *E. dispar* and *Lilaea medusina*, all of whom are characterized by the possession of a sterile special swimming bell.

Ersaea compressa Hack, is identical to the *Eudoxia Lessonii* Eschsch correctly described by Huxley. As I have shown, it is teased by *Diphyopsis campanulifera* Quoy and Gaim, the most common Canarian diphyid, which Haeckel describes under the new name *Diphyopsis compressa*.

For *Ersaea dispar* Häck, the old species name is *Eudoxia Bojani* Eschsch. changed arbitrarily. Huxley also accurately described this *Eudoxia Bojani*. I proved that it is being puffed up by a new monophyid, namely the *Doramasia picta* Ch.

Finally, *Lilaea medusina* is not a true eudoxid, but the appendage group of a Prayid: *Lilyopsis*.

required full attention to determine the course of the vessels and the peculiar behaviour of the oil container.

The three bells were of a relatively considerable size, in so far as they reached a length of a little over four centimetres and a width of two and a half centimetres; the fourth, youngest bell was barely half the size. They are hat-shaped; their soft, umbrella mesogloea is strongly developed on the upper axial side (facing the trunk), and when viewed from the side it is drawn out like a tail (Plate II, Figs. 3 and 4). Viewed from the front, the tip of the exumbrella shows a slight depression (Fig. 2). A ventral pit (hydroecium) facing the trunk, which is bounded by two lateral m-like bulges, is only very weakly developed (Fig. 4 hy).

The bell-shaped nectosac, which is lined by the striated subumbrellar muscles, is unusually large. The longitudinal diameter (calculated from the middle of the mouth to the entry of the pedicular canal) is shorter than the transverse diameter. Two shallow strictures, one behind the mouth, the other in front of the tapered upper end (they are most clearly pronounced on the swimming bell n3 Plate I, Fig. 1) are characteristic of the developed bells. The velum is wide; but narrower on the ventral side than on the dorsal side.

The four subumbrellar canals arise from the pedicular canal (c. Ped.), which runs almost horizontally in the small bell and diagonally upward in the larger ones. The upper canal (c. D.) is longer than the lower (c. V.); both follow the curvatures of the subumbrella in the median plane. The lateral vessels are laid in numerous arabesque-like coils. Basically, they can be traced back to the two loops of a lying S, of which the ascending loop in particular has multiple indentations, as can be seen from the illustrations in Plates I and 11. The junctions of the lateral vessels to the canal (c. C.) encircling the edge of the mouth are far closer to the junction of the lower canal than that of the upper one (Plate II, Figs. 2 and 5).

Two strong vascular canals arise from the pedicular canal directly at its point of origin, which traverse the axial umbrella mesogloea dorsally and ventrally (c. Ol. And c. P.). They are also found in the amphicaryonids and prayids and are referred to by Häckel as mantle canals (Report p. 143). Häckel rightly emphasizes that the upper canal (c. Ol.) holds the oil (juice container or somatocyst) is homologous to the monophyids and other diphyids. It is precisely this upper branch that shows a configuration that is unique among the total calycophorids, insofar as it dissolves into a system of side branches through regular dichotomous bifurcations, which almost end in bright red button-shaped bulges. A small, refractive drop of oil floats in each of the end buttons.

The oil container, however, was not designed uniformly in the individual bells. It could be clearly demonstrated that it is more simply designed on the oldest bells than on the younger ones, which tend to develop more and more of the dichotomy. The number of fork branches gives us a handle for determining the age of the individual bells.

The large bell shown in Fig. 3 behaved most simply. The oil container rises in an arched curve upwards, describes a kink at the point x and then begins at x¹ to fork dichotomously into 7 branches on each side, 5 of which terminate in bright red buttons. The longest of these branches are those which are approximately horizontal (a) and spread anteriorly (b) along the subumbrella.

The dichotomy is richer in the case of the bell shown in Fig. 2 from the front (distal) side. It is noticeable that the bifurcation reveals some asymmetries, insofar as there are only 7 terminal branches on the left half of the bell and on the right half.

The youngest of the 4 bells, which was barely half the size of the others, is equipped with the most richly structured oil container. I have shown them in Fig. 4 from the left. The ventral mantle canal (c. Pa.) is, like the older bells, relatively short and gently curved. The dorsal branch rises obliquely upwards and is divided by repeated dichotomy into no fewer than 14 side branches, of which the upper nine form a dorsal, the lower five form a ventral group. Here, too, there are two stronger branches in the ventral group, one of which (a) is more horizontal, the other (b) is ventral.

The configuration of the oldest reserve bell (Fig. 8) shows that with the behaviour of the oil container shown last, the maximum of the fork branches does not yet want to be reached. In this

case, the oil container is represented by a root system of short protuberances, only two of which are ventrally directed (a and b) are drawn out like a canal. The rest of them begin to be mute-shaped, but here and there indicate a tendency to bifurcation. According to the individual bud-like protuberances, at least 16 fork branches should be formed on each side.

To what has been communicated here about the main swimming bells, I would like to add the brief remark that peculiar formations occur on the ventral side of the umbrella edge along the ring vessel, which are reminiscent of the edge bodies of the Medusa. Since the bells dissolved quickly, I was unfortunately unable to understand the structure of these to study the young bells dark pink coloured rim body (Fig. 1 and 6). I will refer to similar formations when describing the special swimming bells.

From the explanations about the construction of the main swimming bells it emerges that the colony is undergoing a kind of metamorphosis, insofar as the older bells reveal a simpler construction of the oil container than the younger ones. In fact, this behaviour is even more obvious when one considers the construction of the swimming bells of juvenile colonies. I have twice observed such young *Stephanophyes* specimens on which, like *Lilyopsis*, only two swimming bells were formed.

The bells, which I depict in Fig. 1 on plate II, measured one centimetre in length. Apart from a few minor differences in the course of the arabesque-like windings of the lateral vessels, they were of much the same shape. In contrast to the bells of the adult colony, the jelly on the axial side of the umbrella is less thick. The oil container (c. ol.) Is forked like a V on both bells; both branches end in uncoloured spherical swellings.

The construction of the reserve bells, which sit between the two large bells at the end of the trunk, teaches that the simple forked division is only the forerunner of a complex dichotomy. Structural relationships also appear on them that deserve attention because they appear blurred on the formed bells. Fig. 7 shows the reserve bells of a young colony with two definitive bells. Two reserve bells (A. and B) are well advanced in their development, while three more have not yet got beyond the bud-like initial structure. Your umbrella mesogloea is still very thin, the nectosac almost semicircular. The arabesque windings of the radial canals are clearly laid out, while the pedicular canal that opens near the dome still appears very short. The appendages of the ventral and dorsal branches of the mantle vessels (c. p. And c. ol.) are sharply defined. The latter turns out to be dichotomously forked in the front view (Fig. 8) and broadened distally in the shape of a hernial sac. If this system of the oil container is viewed from above (Fig. 9), several bulges indicate the incipient dichotomy. In fact, on January 26th, I observed a young colony whose oil container had three forked branches on the right side, while the left was not forked. (Compare the adjacent figure 1.)

The way in which the thickening of the umbrella mesogloea takes place is of particular interest. Since an essential character of the developed bells lies in the lack of sharp ridges, one would expect that the umbrella mesogloea will thicken fairly evenly. A closer examination, however, reveals the appearance of two ridges, which line obliquely from the fork end of the oil container to the vicinity of the confluence of the ventral vessel (er. Figs. 7 and 8). The ridges are bluntly serrated and run dorsally into two wing-like gel bulges (al. Fig. 8), between which a deep indentation occurs. The oldest reserve bell belonging to the adult colony (Fig. 6) shows a similar system. The serrated ridges (er.) Have here approached ventrally, while the dorsal gelatinous wings (al.), Following the mighty expansion of the oil container, extend like lobes. Finally, as the third jelly portion from which the umbrella jelly is thickened, that which is formed around the pedicular canal and the ventral mantle canal has also stood out. Apparently the ridges gradually moving towards the ventral side provide the first system for the two ventral wings, which, however, are only weakly developed in *Stephanophyes* and are not used to accommodate the trunk in a

hydroecium. It cannot be ignored that the inability to contract the trunk to a tight spiral is in correlation with the weak development of the ventral wings.

5. The group attachments of the trunk.

It is well known that in the calycophorids the stem groups are formed from the upper end of the stem. There you will first find the facilities for the reserve swimming bells and those for the youngest cormidial groups. The distal groups, which moreover often become detached as eudoxids, are the oldest, while in the proximal direction the groups gradually decrease in size and age. No intercalary (or internodal) formation of new groups has been demonstrated in any of the calycophorids. Such a phenomenon only belongs to a part of the physophores and takes place here, as I have been able to demonstrate especially for *Halistemma*¹³⁾ partly according to complicated but strictly established laws.

If *Stephanophyes* shows, in the appearance of internodal, mouthless polypoids with heteromorphic tentacle and cnidobands, a character that is alien to all known calycophorids, an analogy with the structural relationships of the physophorids is again caused by the fact that it represents the only calycophorid in which an internodal new formation of groups is demonstrable.

In order to substantiate this fact more precisely, reference should again be made to the arrangement of the groups described in the general section. These consist of a gastrozoid with the associated tentacle, a bract, a special swimming bell and a male or female gonophore cluster.

The individual constituents of such a group take their origin from four adjacent buds. The dorsal bud provides the bract, the ventral the gastrozoid with its tentacle. The two middle buds, which always appear distally (facing the end of the trunk) to the right of the abutment of the gastrozoid, are more closely related to the latter bud. One of them develops into the special swimming bell, the one on the right next to it provides the system for the gonophore cluster.

The four buds do not keep pace with their further development, insofar as the gastrozoid with the tentacle rushes ahead in its definitive formation. This is followed first by the bract, then later by the special swimming bell, which moves away from the gastrozoid in the distal direction. Finally, the gonophore cluster is formed, which is always located distally to the base of the gastrozoid.

The following arrangement is therefore observed in a young group (Plate III, Fig. 4). The gastrozoid with the tentacle (t) is almost completely developed, the br (br.) has formed the 6 canal branches and already indicates its definitive shape, the special swimming bell (n. sp.) sits distally, still little advanced in its development, on the stylized end section of the gastrozoid (p. p.), while the gonophore system (g. pr.) has indeed differentiated a further bud, but otherwise little has gone beyond its first bud-shaped system.

It can be clearly demonstrated that these groups increase in size in the distal direction. Between them, the small, mouthless polypoids with the heteromorphic tentacles appear internally, either in the singular or in groups of up to four. An increase in size, which could indicate a higher age of the distal groups, cannot be clearly seen in them.

Before I consider the facts which prove a new internodal formation of stem cells, it should be appropriate to discuss the question of whether the polypoids with their heteromorphic tentacles are homologous to the other stem groups, or whether they represent internodal formations *sui generis*. Weighty reasons can be put forward for both views.

If one regards the intermodal polypoids as homologous to the other stem groups, one is forced to assume that the formation of bracts, special swimming bells and gonophore clusters on them is suppressed, while at the same time the opening of the gastrozoid remained closed. As unlikely as such a conception appears from the outset, facts can be given which can be interpreted in this sense. In addition to the groups of palpons, I observed well-developed clusters of gonophores

¹³⁾ Chun 1. c. Canar. Siph. p. 27—30. (1167—1170.)

in two cases. Fig. 8 on plate III shows a female gonophore cluster which is formed directly next to two polypoids of an internode. The neighbouring trunk groups were normally developed and equipped with male clusters of gonophores next to the gastrozoooids.

Even more important, however, is the fact that the gastric tubes of the youngest (uppermost) groups have tentacle, which develop exclusively the small acorn-shaped tentilla, as are characteristic of the tentacles of the palpitations. It is only on the older gastrozoooids that sutures appear, on which the kidney-shaped cnidobands, characteristic of all calycophorids, bud with a terminal filament. In the intact colony, both in the adult and in the juvenile colonies shown on Plate I, only tentacles with the small, short-stalked cnidobands, which do not have a terminal filament, are perceived on the upper trunk. One such group, taken from the initial part of the stem of a juvenile colony, I have shown in Fig. 4, Plate III.

Since it is evident from this finding that all the gastrozoooids, the tentacles of which are equipped with the large kidney-shaped batteries, previously had heteromorphic tentacles, the question arises as to how the cnidobands were changed. I suspect, for reasons to be mentioned immediately, that both kinds of tentilla bud on the same tentacle after the formation of tentilla had ceased for a while. Occasionally one encounters young gastrozoooids, the tentacle of which, in spite of its considerable length, shows no tentilla (Plate I, Fig. 2, p. in.). The possibility cannot be denied that the oak-shaped small tentilla were first differentiated on this tentacle and that the new formation of these on the root of the tentacle suffered an interruption, while the terminal batteries were discharged and used up all around. Reliable evidence for the assumption that the heteromorphic kidney-shaped batteries would later bud with tentacles on such fishing threads would, of course, only be provided by those tentacles on which the primary oak-shaped distal and the secondary kidney-shaped nettle buttons occur distally. However, such tentacles have not been observed by me.

In view of the fact that there is an alternation of the tentilla from the gastrozoooids, the view that the mouthless polypoids represent regressed or at least persistent gastrozoooids with the primary tentilla receives new support.

If, in spite of this, I lean towards the view that the mouthless polypoids with their fugitive tentacles represent internodal neoplasms which occur secondarily between the cormidal groups, then I rely on the following facts. At the beginning of the siphosome the polypoids are absent between the young groups; in the middle stem region they occur singly (Plate III. Fig. 2), at the distal end of the trunk one often finds two or three polypoids in each internode (Plate I and Plate III, Fig. 1). In the latter case two or even three are sometimes attached to a common stem. This fact only permits the interpretation that a new formation of polypoids takes place between the older groups.

But the new formation of stem appendages between the older groups is undoubtedly proven by the fact that, in addition to the polypoids, young gastrozoooids with their tentacles are also placed in the internodes. Either such gastrozoooids appear singularly next to the palpons (Plate I. Fig. 2, p. in.), or they form a number of intermodal gastrozoooids standing close together. Precisely that group, which was already mentioned above because of the formation of a female gonophore cluster next to the palpons (Plate III, Fig. 8), reveals two young gastrozoooids (p. in.) on the rear (*ibid.*, Fig. 9) whose stem has already reached quite a length. Tentilla are missing from the associated tentacles. Another time I observed, on an isolated piece of stem, in the vicinity of four mouthless polypoids, no less than six young gastrozoooids of various sizes, sitting close together, the tentacles of which were likewise entirely devoid of tentilla. Of course, the category of such internodal neoplasms will also include the cluster of gonophores just mentioned.

If we summarize all these facts, the result is that the intermodal neoplasms between older groups include mouthless polypoids with heteromorphic tentacles, gastric tubes, and clusters of gonophores. *Stephanophyes superba* thus represents the only calycophorid known up to now, in which new systems are inserted between older groups.

All the trunk appendages are known to bud on the ventral side of the trunk. On this the musculature, as already emphasized by Claus¹⁴), is less developed than on the dorsal side. Claus was also the first to notice the delicate folds of the longitudinal muscle leaves, as seen on the cross-section (Plate VII, Fig. 27) The longitudinal muscles do not continuously traverse the whole trunk, but are interrupted in the internodes, as is clearly evident from contracted stem pieces. The whole stem is accordingly segmented, and the boundaries of the stem segments fall into the middle of the internodes.

Korotneff¹⁵) in *Forskalia* pointed to such a segmentation of the trunk, in so far as, according to his statements, the canals originating from the stem canal are regularly separated by half transverse zones of the trunk.

6. The bracts.

Plate 111.

I begin the description of the individual group attachments of the trunk with the complexly designed bracts (br.). The only attachments that extend over to the dorsal side of the trunk. They take their origin from that of the four buds, which is located dorsally above the abutment of the gastrozooid (*vide p. 568 [16]*). The endodermal cavity of the bud early develops five diverticula which are located in one plane, and a sixth diverticulum perpendicular to the rest (Plate III, Fig. 5). At the same time the bud flattens out and assumes an almost pentagonal shape. In later stages (Plate III, Fig. 4) it begins encroach on the left half of the trunk, clearly separating itself into a left and right half, which are separated distally by a deep incision. Inclined in the manner of a roof tile with the proximal anterior edge, it reaches over the posterior edge of the preceding bract. The six diverticula are drawn together to the six canal branches of the bract, which arise from a short main stem canal that extends lengthways along the ventral side of the cover piece sand forks into two distal (b. br1 and 6) and four proximal branches. From the latter, a branch (4) extends forward median in the direction of the main canal, while that branch which was placed perpendicular to the five remaining ones when the vascular diverticula were first placed (3) is significantly weaker and later extends over the anterior median branch (4). The mesogloea thickens powerfully, especially on the dorsal side, while the lateral wings on the left and right overlap so far over all the trunk appendages that they lie completely protected within the completely transparent bracts Plate III, fig. 3).

The mature bract cannot easily be traced back to the youthful stage shown in Fig. 4. If one isolates the same and folds its two flaps apart (Pl. III, Fig. 6, which, like Fig. 7, is designed from conserved material), it is first noticeable that it is asymmetrical in shape. The anterior proximal edge is smooth and curved, while the posterior edge is divided into two unequal flaps (br.d and br.s.) by a deeply incised furrow. The right flap (the bract Fig. 6 is shown from the ventral side facing the trunk) is narrower than the left. The latter folds in such a way that it forms a sheath in which the gastrozooid and the contracted tentacle come to lie. (Fig. 3, 6 and 7, vag.)

The six canals are of considerable length; they end in button-shaped swellings which contain a small drop of oil. Their arrangement is in principle the same as that just described by the young bract. The longest are the two branches in the left lobe (5 and 6); the shortest is the vessel that lay perpendicular to the five (3) and later rises like a branch from the proximal median vessel (4).

The terminal swellings of the three dorsally lugged vessels (2, 3, 4) are coloured bright red, while those of the branches (1, 5, 6) extending ventrally into the two lateral lobes remain uncoloured.

¹⁴ C. Claus, üeber *Halistemma Tergestinum*. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878 p. 13.

¹⁵ A. Korotneff, Zur Histologie der Siphonophoren. Mitth. Zool. Stat. Neapel 18&4 p. 233

The arrangement of the vessels when viewed from the side is indicated in Figs. 1 and 2 after the living animal and in Fig. 7 after a preserved bract. On the living stem the distribution of the canals at first glance appears to be very complicated, because the wings of the bracts overlap in the shape of roof tiles. Given the transparency of the object, it is therefore not easy to separate the canal branches belonging to a bract from those of the preceding and the following.

The attachment of the bracts to the trunk is very extensive. It takes place by means of muscle ligaments, which branch off from the trunk and gradually narrow, accompany all canals for half their length or even up to two thirds. (Plate VI, Fig. 1, c. Br.4 mu.). Only the dorsal vessel marked c. Br.3 lacks the adjacent muscle fibrils. The cross-section shows that the vessel is eccentric on the side and that the vascular muscles spread out on the ventral half of the vessel (facing the trunk). The effective attachment of the bracts to the trunk, the contractions of which are significantly impaired by their tile-shaped arrangement, is due to their considerable size. Although they shrink somewhat during preservation, but according to measurements on preserved bracts their width is still 16 mm, and the length of the right lobe 13-15 mm.

7. The special swimming bells.

The special swimming bell (n. Sp.) Takes its origin from a bud, which is located on the base of the gastrozooid to the left of and slightly above the genital bud (Plate III. Fig. 4). The bell formed, like the cluster of gonophores, lies on the right side of the gastrozooid (Plate II, Fig. 3). Next to the bracts, the special swimming bells are the most extensive trunk attachments: with their umbrella edge they form the ventral end of the trunk groups. The size of the main swimming bells is four times larger; Measurements, which I took on preserved (though somewhat shrunk) special bells, resulted in a length of 13-15 mm and a width of 10 mm, of which 9-10 mm came to the length and 6 mm to the width of the subumbrella. They are laterally compressed from their very first installation; their bilateral-symmetrical shape does not exclude that clear asymmetries are expressed in the course of the umbrella vessels.

The umbrella mesogloea is most powerfully developed in the upper half. When viewed from the side (Plate III, Fig. 1), the middle of the distal and the upper part of the proximal edge appear to be wing-shaped. The subumbrella assumes an oblique position: its tip is proximally, the edge of the umbrella is turned distally. The dorsal (distal) subumbrellar margin is more convexly curved than the ventral one. The velum (ve.) is well developed.

The course of the canals presents many peculiarities. The pedicular canal (c. ped.) arises from the trunk directly above the base of the gastrozooid. It shows a twofold kink, insofar as it runs almost horizontally on the trunk for a distance, then bends downwards in a sharp, almost right-angled kink and then again turning obliquely forward at an obtuse angle to reach the summit of the subumbrella. The horizontally running part is attached to the trunk by muscle lamellae (mu.). A dorsal and a ventral mantle canal (c. P. D. And c. P. V.) leads from the pedicular canal.

The four subumbrellar canals are combined in pairs at their origin from the pedicular canal. As can be seen from the adjacent drawing, which shows the vascular distribution on the subumbrella seen from above, the pedicular canal (c. ped.) forks into the lower vessel (cv) and into a branch that gives off the left lateral vessel (c. 1. s.). Another dichotomy of the right branch creates the upper vessel (cd.) And the right lateral vessel (c. 1. d)¹⁶). The asymmetry, which already asserts itself at the departure of the vessels, now emerges even more drastically from the difference in the arabesque convolutions of the two lateral canals. The left subumbrellar canal describes an S-shaped loop, while the right one descends in a number of tortuous ways. Its junction with the ring

¹⁶ The designation, "left and right side canal" is given here with regard to the location of the individual special swimming bells for the entire colony. If we were only to consider the isolated bell without taking this into account, the designation would be reversed.

canal is in the middle between the junction of the upper and lower canals. Small lateral canal stolons occur both on the left lateral canal and occasionally on the lower canal (Plate II, Fig. 10).

Strange formations can be found on the ventral edge of the velum. I designate them as marginal bodies, without, however, intending to suggest homology with the sensory bodies of the Medusa. Similar formations of dark red colour are found, as has already been mentioned above, on the edge of the screen of the main swimming bells. What I have been able to determine in terms of conserved material about these peripheral bodies of the special swimming bells is the following (Plate VIII, Figs. 28 and 29).

From the junction of the lower vessel to the ring canal, on the left side of the mouth, there appear 12-14 marginal bodies, which gradually decrease in size. The largest measure 0.05 mm. and lie just opposite the confluence of the lower vessel; sometimes you can find the three to four largest on the other side of the confluence on the right side of the mouth. Seldom do a few smaller ones join the latter. The entire extent of the ring canal is accompanied on the velar side by an ectodermal cell cord (ek.). Where the smallest marginal bodies appear (Fig. 29), they are formed from an enlarged ectoderm cell, which pushes the adjacent endoderm cell somewhat against the lumen of the ring canal (c. c.). At the same time, this ectoderm cell (a) secretes a strongly refractive substance (se.) on the edge facing the endoderm cell. Since this substance turns intensely black after treatment with hyperosmic acid, it should be of an organic nature. On the larger peripheral bodies (Fig. 28) one finds the light-refracting substance so developed that it pushes the endoderm cells hemispherically against the lumen of the ring canal. Several ectoderm cells (a and b) lie in the vicinity of the substance mentioned, of which at least two (a) are directly involved in the secretion. Sometimes the secretion is divided into two halves, and it also gives the impression as if peripheral layer, adjoining the ring canal, stands out in the form of a shell from the central one (Fig. 28).

I would like to hold back my misfortune about the interpretation of these structures. I have not examined it in living animals, and am unable to decide whether the organic secretion is to be conceived as a lens or even as an otolith. The interpretation of these structures as luminous organs would not be absurd either. Here only an examination of living animals and a comparison with similar formations in the genus *Lilyopsis* can be decisive.

The development of the special swimming bells is quite analogous to that of the main nectophores. Fig. 11 on plate II shows a young special swimming bell from the front end of a juvenile colony. The convex curvature of the proximal umbrella edge, the bay of the distal edge and the oblique position of the subumbrella are clearly pronounced. The asymmetry in the course of the lateral subumbrellar canals is also clearly evident. A mesogloea-like bulge (z) above the umbrella edge gradually disappears as the umbrella cavity widens. The developed bells of juvenile colonies, apart from their small size, are mainly characterized by the simple course of the lateral canals. The right subumbrellar vessel stretches almost straight to the ring canal, while the left only shows a kink.

Just like the main swimming bells, the mature special swimming bells are being displaced and replaced by reserve bells. I have seen such replacement bells often, but always in the singular at the confluence of the pedicular canal of the mature bell into the trunk (i.e. close to the gonophore cluster). A replacement bell of this kind, which has already advanced in its development, is shown in Fig. 10, Plate II from the adult colony. It can easily be traced back to the shape of the young special bell Fig. 11. The differences between the two are essentially due to the fact that the ventral mantle canal is sunk deeper into the mesogloea and that the subumbrellar lateral vessels indicate the arabesque convolutions at an early stage. The delimitation of the distal and proximal edge of the umbrella is also more similar to that of the special bell of a large adult colony.

I do not want to end the presentation of the special swimming bells without remembering their morphological value in a few words. There are two possibilities in assessing their morphological character. Either they represent sterile genital bells or they are to be regarded as homologues of the main swimming bells. Their insertion next to the gonophore cluster speaks for

the former view. But that is the only circumstance that could be asserted in favour of the opinion that the special swimming bell is homologous to a sterile genital bell. The construction of a manubrium characteristic of the genital bell, which has receded, is never observed on it, but the special swimming bell shares with the main bell the possession of a ventral and dorsal mantle canal. Even if the dorsal section corresponding to the oil container is not dichotomously bifurcated, the appearance of the mantle canals, which until now have never been observed in genital bells, is sufficient to justify the view that recognizes homologues of the main bells in the special bells which appear in multiple repetitions and reduced forms on the ventral side of the trunk in the individual groups. That the occurrence of the marginal bodies and the replacement by reserve bells are also distinctions that go with the main swimming bells should only be emphasized in passing.

8. The gastrozooids.

Plate III.

Few siphonophores should show the division of the gastrozooids into four different sections just as clearly as *Stephanophyes*. The thin-walled and slender gastric peduncle (Plate III, Fig. 1 p. P.) is unusually long, insofar as it extends more than a third of the entire polyp. This is followed by the thick-walled section, sharply set off from the pedicle, which Leuckart¹⁷⁾ called the basal piece (b. g.). The actual digestive section or the main stomach (st) is again clearly separated from the basal stomach by an annular stricture. Finally, as the fourth section of the polyp, one could consider the trunk-shaped part of the mouth (pr.), which, however, passes very gradually into the main stomach.

The polyps are extremely transparent and lack intensely coloured liver stripes in the main digestive stomach. On the polyps of juvenile colony a splendid emerald-green shimmer appears on the basal stomach, which alone betrays the presence of the wonderfully transparent colony in the water. The older polyps, on the other hand, show a yellowish tone on the basal stomach, while the stomach and trunk show a delicate tinge of purple. That they are extremely contractile, sometimes stretching long, sometimes shortening quickly, sometimes closing the mouth opening and inflating the stomach, sometimes widening the trunk like a bowl or even turning it inside out when indigestible food remains (chitin skeletons of the crustaceans) are thrown out - all of this are facts which we have long known about the polyps of other siphonophores.

In order not to repeat what is known in the gastrozooids, which have so often been examined, I only point out a few facts which have not been sufficiently appreciated.

The 0.4 mm thick ectoderm coating of the basal stomach is known to be formed by a nettle pad. Such pads are widespread among the coelenterates and also among the siphonophores; among the latter I find nettle pads most powerfully developed on the entire outside of those large palpons which in *Physalia* carry the large tentacles. The stinging capsules of the pads are never unloaded and used to anesthetize prey. Even in the case where a stinging thread is present in the capsule, the capsule remains at an earlier stage of development. This also applies in particular to the nettle pad on the basal stomach of *Stephanophyes*. The capsules are not fully developed; they are mainly applied only to the outer half of the pad, while the innumerable inner cells with their densely packed nuclei measuring only 0.01 mm do not develop capsules. The undeveloped capsules are very irregularly formed, sometimes spherical, sometimes oval, sometimes pear-shaped or sabre-shaped. They are on average 0.03 mm in size. Since I shall come back to the development of the stinging capsules later, I shall notice for the time being that the nettle cells of the cushion mostly resemble the juvenile nematocysts of a battery depicted on Plate V, Fig. 12.

¹⁷⁾ Rud. Leuckart. Zoolog. Untersuchungen: Die Siphonophoren 1853. p. 13.

The endodermal cavity of the polyps runs somewhat eccentrically in the basal stomach, approaching the base of the tentacle. The ectodermal longitudinal muscle fibres are clearly formed on the supporting lamella, although somewhat weaker than on the stomach.

In his description of the Challenger siphonophores, Häckel (Report, pp. 15 and 96) states that a pyloric valve occurs between the basal stomach and the main stomach, which is able to achieve complete closure of both cavities. I regret having to contradict this statement. In no siphonophores is there even a hint of a valve where the basal stomach merges into the stomach. On the other hand, in all the calycophorids, and in a large part of the physophorids, a well-developed valve appears at the border of the stalk and the basal stomach. (Plate III, Fig. 4 v. P.) Häckel does not mention it at any point and yet none other than Huxley¹⁸ has long since described it correctly in his excellent siphonophore studies, which I still often refer to, and called it the "pyloric valve". I find that the pyloric valve in *Stephanophyes* occurs at the same height as the base of the tentacle, comparable to a crescent moon. Its broadside lies opposite the latter; the sickle-shaped narrowing side wings approach the upper, thickened edge of the tentacle base.

Since the endodermal sphincter muscle fibres are strongly developed in the vicinity of the pyloric valve (as well as at the transition point from the basal region to the stomach), their contraction can bring about a complete closure between the basal stomach and the pedicle cavity. The function of the valve should be significant insofar as the closure between the stalk cavity and the stomach makes it possible to fill the tentacle with fluid. If the polyp contracts with the mouth closed, the fluid of the body cavity shoots in a broad stream into the tentacle when the pyloric valve forms a closure at the same time.

Stephanophyes lacks any hint of bulbous so-called liver strips on the stomach. They only appear at the transition from the stomach to the proboscis as seven pigment-free longitudinal bulges (taen.). From the cross-section through the trunk it can easily be demonstrated that the supporting lamella, as Claus already emphasized, does not enter the bulges.

In the adult colony I found large, shiny drops of oil in numerous gastrozoooids at the border between the stomach and the basal stomach (Plate I, Fig. 2, ol., Plate. III, Fig. 2, ol.). As products of metabolism, they are evidently used to fill the terminal buttons of the oil container and the bract canals.

9. The secondary kidney-shaped cnidobands.

Stephanophyes superba is the only calycophorid in which cnidobands of quite different shapes occur. Kidney-shaped cnidobands with a terminal filament are attached to the tentacles of the gastrozoooids; acorn-shaped cnidobands without a terminal filament, as they have never been observed in calycophorids until now, are a distinctive feature of the tactile tentacles. Since the latter also originally appear on the tentacles of the gastrozoooids, I designate them as the primary nettle buttons in contrast to the secondary kidney-shaped ones, which are intended to replace the acorn-shaped ones.

One might expect me to begin by describing the **primary nettle buttons**. For various reasons, however, I prefer to first give a detailed account of the more complex secondary cnidobands. The fact that the latter was duly appreciated by all observers of the siphonophores does not in the least determine me. The main features of their structure, the arrangement of the nematocyst batteries, and even their development have become the subject of numerous representations. Since, moreover,

¹⁸ T. H. Huxley: The Oceanic Hydrozoa. Ray Society 1859. p. 9 Taf. V.

"In many cases the median and basal divisions are very sharply separated, not only by their texture, but by a distinct valve. . . . It is a strong, circular fold of the endoderm, whose lips, when the valve is shut, project into the cavity of the gastric, or median, division of the polypite. . . . The position and functions of this apparatus, therefore, fully justify the appellation of a pyloric valve."

they have recently been studied in detail by Korotneff¹⁹⁾ according to all the rules of modern technology, one might consider it an idle repetition of well-known facts if I try to again draw attention to the structure and development of these complicated organs.

Of course, please forgive me beforehand for a harsh judgment, which is really not intended to increase the modest value of the following statements at the expense of earlier investigations, but which may contain more of a justification for why a possibly tiresome description of details finds its place here. Everything we know about the structure and effectiveness of the cnidobands - and specifically that of the calycophorids - does not go beyond the accurate description which the old master zoological research, e.g. Leuckart,²⁰⁾ Vogt,²¹⁾ Kölliker,²²⁾ Gegenbaur²³⁾ and Huxley²⁴⁾ gave almost 40 years ago. The account which Leuckart (at the same time summing up the observations of the aforementioned researchers) drew up of the structure and the action of the batteries contains the most accurate information that has been found about them. The later observers have considerably expanded the knowledge of the forms of the remarkable catching devices and in part also described their complex development with appreciable sharpness, but they give no essentially new information about the finer structure and mode of operation. The careful observations by Claus,²⁵⁾ Keferstein and Ehlers²⁶⁾ and Metschnikoff²⁷⁾ on the forms and stages of development of the cnidobands in calycophorids and physophorids are valuable; finally, the wonderful shape of the cnidobands as Häckel²⁸⁾ represent on the hand is of general interest. What Korotneff finally reports on the finer structure of the batteries is, with the exception of a few correct observations, so confused that it is difficult for me to reconcile his description with the actual behaviour.

How little is known even today of the structure of the cnidobands, which alone provides a correct standard for assessing their mode of action, may only be illustrated by the fact that their framework is made up of four giant cells - cells that are among the largest, which appear in association of animals tissue occur - has escaped all researchers!

The following communications are limited to *Stephanophyes superba* and do not provide any details about the cnidobands of the physophorids. In the course of these studies I will take the opportunity to describe the original structure of the latter and to trace it back to the structural relationships of the calycophorids.

Only a few words about the investigation technique are allowed. The living animal, with its abundance of appendages, took in its rarity of appearance and in the delicacy which resulted in rapid break up, claimed attention in so many ways that little could be ascertained from the living batteries. I feel this deficiency all too vividly to complain about it at this point. I preserved the tentacles with chromium-osmic acid and chromium-acetic acid. In spite of their small size, the younger batteries made fine sections; I tried to macerate the older ones in 1-5% hydrochloric acid. A picrocarmine solution, which I have been making according to my own instructions for a long time and which is valued by some experts, did the best job for staining. Over-stained batteries are slowly discoloured by maceration, which is sometimes extended for a week; only the nuclei and elastic bands resist discolouration for a long time.

¹⁹ A. Korotneff. Zur Histologie der Siphonophoren. Mitth. Zool. Stet. Neapel Bd. 5, 1884, p. 255—26

²⁰ R. Lenckart. Zoologische Unters. I. Siphonophoren. 1853. id. Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Kizza. Arch. f. Naturgesch. 1854.

²¹ C. Vogt. Sur les Siphonophores de la mer de Nice. Mem. Inst. Nat. Genevois. T. I 1853

²² A. Kölliker. Die Schwimmpolypen von Messina 1853.

²³ C. Gegenbaur. Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854.

²⁴ T. H. Huxley. Oceanic Hydrozoa. Ray Society. 1858.

²⁵ C. Claus. Ueber *Physophora hydrostatica* nebst Bem. über andere Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1860 Bd. 10.

²⁶ Keferstein & Ehlers. Zoologische Beiträge. I. 1861.

²⁷ E. Metschnikoff. Studien über Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1874. Bd. 24.

²⁸ E. Häckel. Report Challenger. Siphonophora. 1888.

a. The development of the tentilla and cnidobands.
Plate V.

On a tentacle the tentilla (t. 1.) (tentilla, Häckel) gradually increase in age from the base to the distal end. Up to now I have never observed a new formation of tentilla between older ones. The development of the tentilla takes place on the dorsal side of the tentacle base. The latter is significantly thicker than the ventral and reveals bud-like swellings, which are given off by the attachments of young tentilla (Plate V, Fig. 1). Both the ectoderm and the endoderm participate in the thickening of the dorsal surface of the tentacle base. At an early stage, intense staining cells are noticed in the former, which gradually increase in size from the tentacle base and are later arranged in pairs around a tentillum bud in pairs. They supply the four scaffold cells or giant cells (tect.). Of the cnidoband, which all observers have so far overlooked and not even hinted at. The youngest of these (Plate V, Fig. 6) show an irregularly contoured pale nucleus (k) and around it in two concentric layers intensely stained plasma layers (pl & pl¹). Light, non-stainable layers appear between them. The young giant cells lie in two pairs, one behind the other, to the left and right of the endoderm canal of the bud (Fig. 5). The outer plasma jacket becomes vacuolated at an early stage, with a simultaneous significant increase in the size of the cell (Fig. 7); later the same process also takes hold of the inner plasma jacket. The cells become pale and transparent; around its irregularly contoured nuclei appears a fine network of plasma filaments which penetrates the whole cell (Figs. 2, 3, 4, 8, 9, 10).

While the giant cells are approaching their definitive formation, the bud is elongated, soon to initiate a division into three sections (Fig. 2). These have already been referred to by Leuckart²⁹) as stalk (p. t.), nettle button (n. u.) And end thread (f. t.). Haeckel,³⁰) who introduces the designation "tentillum" for the side branches, calls the middle section "sacculus" or "cnidosaccus" after Huxley's terminology A sack-shaped swelling is understood to mean a widening which is caused by the vascular canal. This is now weakly indicated, but at least not more pronounced than in the pedicle. Since later, as I shall show, the vascular lumen becomes obliterated and there the bulge-like shape of the middle section is caused by the solid giant cells, the designation "cnidoband" (*nodus urticans*) is much more appropriate than the name sacculus or cnidosaccus.

The pedicle (p. t.) of the young bud is short and stocky; its ectoderm coating is thickened on the dorsal side (Fig. 9). The nettle button (below the bottom) appears to be bulged out by the four large lateral giant cells and, seen from the side, is shaped like a kidney. I designate the convexly curved median surface of the nettle button as the dorsal surface (n. a. d.) in contrast to the slightly concave curved ventral surface facing the tentacle (n. and v.). The distal terminal filament is regarded as the front end and the proximal stem as the rear end. The terminal filament (f. t.) Is curved horn-shaped in the early stages and always turned to the left. The vascular canal runs through all three sections, widening somewhat in the pedicle and laterally compressed in the cnidoband (Figs. 2, 3, 4, 9). In later stages, the terminal filament is elongated, at the same time winding up like a rope, first in a few spiral turns (Figs. 8 and 9) and later in numerous spiral turns, the whorls of which lie close to one another and are turned to the left. The vascular canal extends through all passages with a significantly narrowed lumen (Fig. 8). A glance at Fig. 10 shows that there is at the same time a noticeable stretching of the whole system by lengthening the cnidoband and the pedicle. The fact that the four giant cells keep pace with the elongation of the cnidoband as they grow should be emphasized. Each of these is in all stages just half as long as the cnidoband.

While the terminal filament winds up like a rope, the dorsal and ventral ectoderm cells also begin to differentiate in a remarkable manner. As the cross-section through a young bud of the tentacle (Fig. 5) shows, numerous indifferent ectoderm cells lie dorsally and ventrally from the

²⁹ R. Leuckart, Zoolog. Unters. 1853 p. 20.

³⁰ Haeckel, Report p. 97.

giant cells. Due to the huge enlargement of the giant cells (Figs. 3 and 4), they are squeezed together in the median region. From the dorsally located cells, primarily the systems of the stinging ligament or the stinging battery emerge. The nematocysts, which differentiate the capsules of the battery (cn. t.), lie deep down directly on the vascular canal. First the middle capsules are positioned (Fig. 4), which are then joined by three capsules to the left and right, so that the cnidoband consists of numerous transverse rows of seven cells each following one another (Figs. 20 and 21). Those cells, on the other hand, which delimit the convex outer surface above them, develop into a glandular epithelium, while the "arched cells" to be described later and the cells of the "fenestrated lamella" come to lie between the latter and the **stinging band**.

The ventrally located ectoderm cells also provide important material for the construction of the final cnidoband. From them - and more specifically from those which lie directly on the framework cells - arise the formation cells for the characteristic long rod-shaped nematocysts (Fig. 10 cn. pa., Fig. 21 cn. pa.), which are later located on the side of the battery.

The nuclei of the other ventral ectodermal cells are peripheral. A support lamella, which cannot be detected even in the earliest stages (Fig. 5), is not created at all as a structureless, thin lamella surrounding the vascular canal. But its place is replaced by a gradually separating layer of gelatine, in which, as a continuation of the supporting lamella, which is well developed in the stem, the elastic strand (el) so characteristic of the kidney-shaped cnidobands is formed close to the vascular canal. The same can already be demonstrated in the stages shown in Figs. 9 and 10 and basically represents a long drawn out loop, the two halves of which run like the rope of a harpoon in numerous zigzag windings to the left and right of the vascular canal, and then exactly to the root of the terminal filament merge into each other. (Fig. 14). In the distal direction both halves of the elastic strand become stronger and stronger, while in the proximal direction they gradually decrease in strength and finally pass directly into the supporting lamella (lam.) of the pedicle (Fig. 17). From the start the right half of the loop (el. d.) is stronger, more refractive and rolled up in wider zigzag turns than the left (el. s.) (Figs. 17, 18).

The elastic strand was first described in detail by Leuckart³¹⁾ in *Abyla* and *Diphyes*; Vogt³²⁾ and Kölliker³³⁾ found it at the same time in *Praya (Lilyopsis) diphyses*. Leuckart and Vogt declared it to be a multi-fold muscle ligament, while Kölliker ascribed it to have both muscular and elastic properties. Later observers, such as Keferstein and Ehlers,³⁴⁾ mostly interpret it as an elastic apparatus. Leuckart was largely determined in his view, which also Claus³⁵⁾ agreed with some reserve, by the strange horizontal stripes of *Abyla*'s angle bands. After I showed, however,³⁶⁾ that this supposed transverse striation is caused by the strange, rope-like interweaving of two smooth and elastic bands, there is no reason to call the diphid elastic strand muscular. When describing the Canary Abylids, I will take the opportunity, the original one to show the interweaving of the two halves of the loop, as it appears directly as it leaves the supporting lamella, and which easily gives rise to the illusion that there is only a continuously thickening and striated muscular tissue. The evidence given here that the narrowed proximal ends of the loop going over directly into the supporting lamella of the style, undisputedly characterizes the eyelid as a part of the supporting lamella which has been remarkably modified in the cnidoband.

The other changes are essentially based on a stretching of the entire cnidoband and on the definitive formation of the capsules and the other histological elements. They are introduced by an extension of the pedicle, which remains distended on its proximal part (attached to the trunk), while

³¹ R. Leuckart. Zoolog. Unters. 1853 p. 21, und : Zur näheren Kenntn. d. Siph. v. Nizza, p. 17.

³² C. Vogt. Siphonophores de Nice, p. 103.

³³ Kölliker. Schwimmpolypen von Messina, p. 34.

³⁴ Keferstein und Ehlers. Zoolog. Beitr. 1861 p. 7—12.

³⁵ C. Claus. Ueber *Physophora hydrostatica*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1860 p. 821.

³⁶ C. Chun. Die Gewebe der Siphonophoren. Zool. Anz. 1882 Xo. 117.

the distal section tapers and at the same time, wound like a ball, leans against the proximal part of the cnidoband.

b. Second stage: the stretched cnidoband.
Plate IV.

In order to understand the most remarkable processes which lead to the formation of the definitive shape of the cnidobands, it is permissible to dwell somewhat more precisely on the description of the second stage of development of the cnidoband. It seems to me that this is all the more appropriate as none of the earlier observers has yet become aware of the original development processes to be explained later.

As the second stage of development I designate that which is characterized by the greatest longitudinal extension of the cnidoband with at the same time complete histological formation.

Fig. 1 on Plate IV shows the cnidoband at the stage mentioned at a length of one or one and a half millimetres. The distal part is curved upwards in an elegant curve, resembling an inverted question mark. Somewhat younger cnidobands are shaped like a post horn, insofar as the ventral side is curved inwards from the end of the stem.

The pedicle (p. t.) is drawn out and rests with its coiled distal end on the dorsal surface of the cnidoband. During contraction the ball becomes denser, during the stretching it is pulled out so far that all loops disappear. The vascular canal (c. t. n.) runs through the length of the cnidoband on the ventral side up to the insertion of the terminal filament. Its vividly shimmering lumen is only a little wider than that of the pedicle and is delimited by two rows of clearly contoured endoderm cells, as they are, incidentally, already clearly evident in the earlier stages (Plate V, Fig. 17-19).

The four giant cells (tect.) have stretched enormously; each of them is half as long as the cnidoband. Their clearly detectable nuclei (k & k') are located peripherally in the distal section of the cells. In giant cells which have been isolated by maceration (Plate V, Fig. 13), the irregularly contoured nuclei are made oval by swelling and equipped with a refractive body. If you consider the small size of all the other elements of the cnidoband, it must be surprising that in the four giant cells we encounter structures of almost huge dimensions. On the optical cross section through younger living batteries they are designed almost circular; in older stages their cross-section appears more wedge-shaped with a rounded dorsal surface and a somewhat pointed ventral side.

The cnidoband or the battery (t. u.) is fully formed. The slightly sickle-shaped curved nematocysts (equivalent to a comma) (Plate VI, Fig. 10) are each arranged in 7 transverse rows close together. I count 138 transverse rows on the cnidoband shown in Fig. 1; the battery on the same is therefore composed of 966 nematocysts.

The cnidoband is bounded on the ventral side by the vascular canal, on the left and right by the giant cells and on the dorsal side by the arched cells and gland cells (gl.), which will be described in more detail later. The nuclei of the nematocysts are all ventrally close to the vascular canal, opposite the broader discharge pole of the nematocyst.

Besides the comma-shaped nematocysts, it is well known that in all calycocephorids the large rod-shaped nematocysts (cn. pa.) are found on the proximal part of the cnidoband. Their first layout is already recognizable at that early stage, which is shown on Plate V, Fig. 10. They lie ventrally, tightly clinging to the inside of the proximal giant cells (Plate V, Fig. 21). *Stephanophyes superba* is distinguished by the unusually large number of these, in so far as there are no less than 22 large rod-shaped nematocysts on each side. Their number was seldom less; only once did I find 16 of them on each side. Häckel³⁷⁾ designates the latter as ensiform cnidocysts in contrast to the paliform cnidocysts, which make up the battery. The name is not chosen happily, because the reverse name would be more appropriate. Because with most calycocephorids they are straight and

³⁷ Haeckel. Report p. 97.

palisade-shaped, while the battery capsules always show a slight curvature. With *Stephanophyes*, too, the former are straight, pointed at both ends and shaped like a ship's torpedo. The discharge pole is at the dorsally end. From their first contact, they are inclined to the longitudinal axis of the cnidoband in such a way that the discharge pole is directed backwards.

As is well known, in addition to the aforementioned two groups of nectophores, pear-shaped capsules (cn. py.) (Cnidocystae pyriformes Haeckel) also occur on the distal end of the cnidoband. Here they form a dense cushion from which the proximally located capsules move away in groups only when the battery is formed.

The terminal filament (f. t.) is usually wound into a dense tangle on which the spiral curl, which was so clearly evident in earlier stages, no longer emerges. In the younger stages (Plate V, Fig. 10), the latter was caused by the fact that, to a certain extent, as an unpaired continuation of the elastic strand, a support lamella (lam.) thickened on one side runs through the terminal filament (Plate V, Fig. 11). This is attached to the elastic strand exactly where the left and right loop halves merge. Fig. 11, which shows a part of the spirally rolled-up terminal filament from which the ectodermal coating has been removed by maceration, shows on the outside of the circumferences the thickening of the supporting lamella, which is comma-shaped in optical cross-section. It gradually disappears and makes way for an evenly thick, structureless support lamella. This means that the terminal filament has the spinal winding missing in later stages. The lumen of the narrow vascular canal (n. t. f.) running through the terminal filament seems to shrink quite early; one only notices the oval nuclei of the endoderm cells, surrounded by the supporting ring, interspersed with granulated plasma. The terminal filament, which is densely covered with nematocysts of two kinds - small rod-shaped and pear-shaped ones - ends in a terminal button (n.f.d.), the base of which is lined with pear-shaped capsules, while the protruding dome remains free. This terminal button was first described by C. Vogt³⁸) and correctly illustrated by *Praya (Lilyopsis) diphyses*.

Finally, I would have to think of the elastic bands (el.), which essentially takes the course mentioned above to the left and right of the vascular canal. The right side half (Fig. 2) is more refractive and laid in wider zigzag turns than the left, extremely pale and easily overlooked, evidently the more pronounced traction of the right half of the loop causes that the distal part of the cnidoband is often turned to the right (Fig. 2).

While the cnidoband is completely transparent in the young stages, in the later stages a pale bluish tone gradually merging more into the violet begins to mark the cnidoband. At the point of insertion of the terminal filament, intense red pigment appears around the vessel, which soon begins to spread in a proximal direction. In these stages I constantly observed a black pigment spot which appears near the pedicle on the ventral side of the cnidoband. At first I thought it was a kind of light-sensitive device, but in the preserved material, where it has always disappeared, I cannot find anything to justify such a supposition.

c. Third stage: the invagination of the cnidoband. Plate IV.

Of all the development processes that transform the cnidoband into its definitive shape, hardly any one is more original and at the same time more serious for the nutrition of the battery than the one to be described here and previously mentioned by no observer.

The histological differentiation of the cells of the cnidoband is complete; new cells are no longer formed, there is no replenishment of nematocysts in any battery - and so it may be understandable that the circulation of the nutritional fluid in the vessel of the cnidoband is interrupted and definitely abolished in the shortest possible time. The sclerosing of the vessel in the

³⁸ C. Vogt. Siphonophores de Nice. p. 104 Tat'. 17 Fig. 3.

battery part of the cnidoband is initiated by turning the proximal part of the battery and the adjacent framework cells over towards the ventral side. The vessel lumen is initially narrowed at its transition into the pedicle canal (Fig. 2 at x) and finally it is completely reduced by the fact that the entire proximal part of the cnidoband: the two proximal framework cells, the large nematocysts and the battery with the adjacent gland cells rotate from 180° by pushing between the distal half of the cnidoband and the vessel with the elastic strand (Fig. 3). The stages shown in Fig. 3 are not found very often, since this invagination process of the proximal part evidently takes place fairly quickly. Only after the eversion has progressed so far that the former proximal section of the battery with the adjoining giant cells reached the vicinity of the insertion of the terminal filament do all development processes in the cnidoband stop.

The next consequence of this original intvagination comes to light: the vascular canal, once bulging, is expanded into a kind of endoderm lamella, which now only remains as a rudimentary structure. The loops of the angle bands pushed to the side step over to the side parts of the definitive cnidoband. The nuclei of the vascular cells are retained on the inner edge of the same for a long time (Figs. 4 and 6). Of course, the ectoderm area around the vessel is also stretched and flattened into a thin lamella.

The adjacent schematic drawing, in comparison with the cross-sections shown on Plate V, Figs. 20 and 21, may visualize the effect of the invagination.³⁹⁾

I cannot finish the description of this invagination without considering the question of what mechanical forces may cause the invagination. It must be some kind of pull or pressure that causes the complete reversal of such massaging tissue parts. One could first think that the pressure of the ball-like wound handle would cause it to turn inside out, especially since it would have to act at an angle from behind. Since, however, the ball is rolled up as the handle is stretched, this assumption is hardly justified.

So there is only one possibility left for us; that a pull exerted by the elastic strand would cause the proximal part to be turned inside out. This assumption is of course inconsistent with the idea which earlier observers had of the effect of the elastic strand. Most of them believed that it tends to expand like a compressed spiral spring and cause the battery to explode. If, on the contrary, I lean towards the view that it has a tendency to contract, that it therefore exerts a pulling effect and not a compressive effect, then I rely on the following facts. In the first place, assuming a pressure effect, it would be difficult to explain that the stinging head is curled in the shape of a post horn in young stages if the elastic stand, which is always located on the concave inside, strives to expand like a compressed spiral spring. Conversely, the elastic strand should come to rest on the convex outside. Secondly, the fact that the hinge has a tendency to draw closer together is indicated by the fact that the stretched battery is usually bent with the distal end to the right. As I pointed out above, this rotation can only take place if the right half of the loop, when it is more powerful, also exerts a correspondingly stronger pull. Finally, if the elastic strand exerted pressure in the manner of a compressed spiral spring, the inversion of the cnidoband would have to take place in the opposite direction to the dorsal side. If I add that on the living cnidoband, whose elastic strand can be easily lifted off, no loosening of the serpentine turns is observed, then I can probably consider it impossible that a pressure effect is exerted. But it is the constant pull exerted by elastic forces which gives rise to the intussusceptions of the cnidoband. How else can it be explained that when the cnidoband is reduced to half of its original length, the elastic strand is laid down in narrower serpentine turns and also traverses a correspondingly shorter path?

³⁹⁾ The designation of the figures is the same as on Plates IV-VI. x. Cavity between the dorsal and ventral part of the nettle button, ek. - | - enl. Vessel lain with overlying ectoderm. m. f. fenced membrane, arc. Arch cells. tect. s. d. and tect. d. d. Left and right dorsal scaffold cells.

d. Structure of the developed cnidoband.
Plates IV and VI.

The shape of the mature cnidoband of the diphyids can only be understood from its development history. The loop-shaped bend of the battery, the storage of the elastic strand, the lack of a canal lumen - these are all structural relationships that would remain incomprehensible if the just described invagination process did not provide an explanation. Therefore, in referring to the above description, I mention that the cnidobands (Plate IV, Fig. 4) are slightly curved in the shape of a kidney, with a convex dorsal surface and concave ventral surface. The curvature is now more, then less pronounced than in Fig. 4; occasionally the ventral side is stretched horizontally. The length of the cnidoband is on average 0.8 mm with a width of 0.28 mm.

The pedicle (p. t.) is curled at its distal end during the contraction and lies against the cnidoband or the battery at the point which originally formed the centre of the dorsal surface of the extended button. The supporting lamella (lam.) of the pedicle is quite strong and protrudes in numerous folds between the muscle leaves when it contracts. When stretching, the wrinkles smooth out; then it can also be proven that the longitudinal muscle fibres lie in very elongated spiral turn of the support lamella. If the pedicle is vigorously contracted, the ectoderm covering protrudes in numerous wrinkles.

The four giant cells (tect.) reach a length of 0.8 mm. In relation to all the other elements of the cnidoband, these are quite astonishing dimensions, which may well justify the designation "giant cells". With the exception of elongated muscle fibres and animal eggs, cells of almost a millimetre in length can only rarely be observed in the association of the other tissues. Incidentally, I will later take the opportunity to draw attention to giant cells of even more respectable dimensions in other species of siphonophores. The two ventral giant cells lie folded like the blades of a pocket knife between the two dorsal ones (Fig. 5). Their nuclear remains were difficult to detect, but I was always able to find them in the ventral cells on the inner margin at the level of the second to fourth large rod-shaped nematocyst.

The structure of the cnidoband (t. n.) or of the battery with the tissue elements on top is more complex than was previously assumed. As far as the nematocysts themselves are concerned, they are arranged in 7 longitudinal rows. The nematocysts alternate with those in the adjacent row (Plate VI, Fig. 8). They are shaped like a comma, on average 0.045 mm long and somewhat wider at the discharge pole (x) facing outwards than at the opposite one (Plate VI, Fig. 10). The elongated nuclei of the nematocysts (k.), which appear to be tailed off, always lie on the inwardly narrower pole. It is noteworthy that the nematocysts of the battery completely lack muscle stalks and cnidocils.

A hyaline, windowed lamella extends over the entire extent of the battery (m. f.). The same is folded in such a way that it hangs over the top of the discharge pole of each individual nematocyst like a hood (Figs. 10, 8) and sinks down between the individual capsules. Even in the young batteries it can be detected as a lattice-like perforated lamella, which consists of four hyaline longitudinal strips that are regularly connected by cross bridges. This creates transverse rows of five round, but not exactly the same size, openings (Plate V, Fig. 16). Since the circular openings of the outer edge are seldom closed, it appears serrated. In the window openings there are irregularly contoured pale and finely granulated nuclei (Fig. 15). Sometimes it is possible to lift off the hyaline intermediate substance during maceration in such a way that the five nuclei placed in cross rows remain on the swollen cnidoband. Apparently the lamella arises from five longitudinal rows of cells, the plasma of which fuses and becomes hyaline, while the nuclei remain intact.

The only observer who has seen a hint of the windowed membrane is Claus.⁴⁰⁾ He speaks of three zigzag-shaped curved longitudinal ligaments which run over the cnidoband of *Praya* and are connected to one another by cross bridges.

Across the windowed lamella lie strangely shaped cells, which no observer has noticed until now. I call them the arch cells (arc.) of the cnidoband (Plate VI, Figures 8 and 9). They are arched and regularly arranged like the rungs of a ladder perpendicular to the longitudinal direction of the outwardly convexly curved cnidoband. Their number corresponds to the number of nematocysts that are found in a longitudinal row. The contours are irregular; the whole cell seems almost gnawed. Usually their ends are widened in the manner of a stamp. The oval nuclei are usually in the middle, rarely on the side. The peculiar habit of the arched cells is evidently caused by the fact that they cling tightly to the hyaline lamella and fill the furrows which are caused by the folds of the latter.

I can only make assumptions about their function. Their regular arrangement in the manner of half-hoops suggests that they hold together the battery, which is apparently in a strong turgor, and prevent premature detonation.

The outside of the cnidoband is covered in its entire extent by a glandular epithelium (gl.). Korotneff⁴¹⁾ describes one of the cnidoband of the physophores (*Halistemma*), while he indicates for the calycocephorids (*Hippopodius*) a simple flickering squamous epithelium (I.c. P. 262, plate 17, fig. 71). Incidentally, Leuckart has already drawn attention to the flickering of the dorsal side of the cnidoband.⁴²⁾

As far as the glandular layer of the cnidobands of *Stephanophyes* is concerned, it represents a position which - laterally bounded by the giant cells - covers the entire extent of the dorsal surface of the cnidoband. The glandular secretion is developed in the form of numerous cube-shaped or irregularly delimited, light-refracting balls (Plate VI, Figs. 8 and 10). They are arranged quite clearly in transverse rows. I was unable to detect cell boundaries, but oval cell nuclei (k.) were detectable at regular intervals at the edges of the glandular layer (Fig. 8 k.). The glandular position is already formed on the young cnidobands, as shown on Plate V, Figs. 8 and 9. In the glandular position of the latter (Plate VI, Fig. 11), marginal cell nuclei are perceived and it is seen that the cell plasma radiating towards the median line differentiates the refractive glandular balls at an early stage. The latter were coloured brown-yellow on the preserved cnidobands.

The large rod-shaped nematocysts (cn. pa.), which lie on the inside of the two proximal giant cells, are on average 0.1 mm long. As pointed out above, they occur in *Stephanophyes* in unusually large numbers, namely 22 on each side. They are affected by the intussusception of the proximal part, so that the capsules originally located proximally at the end of the stem are later displaced distally to the insertion of the terminal filament. In doing so, they hug the giant cells so closely that their inside appears canalled. Again, one misses both the cnidocils and the muscle stalks on them - as well as on the comma-shaped battery capsules. The nuclei lie on the side of the capsules (Plate V, Fig. 21.) I have shown a stage of development of the same on Plate V, Fig. 12, which is the intensely coloured nematoblasts (nbl.) - the attachment of the stinging thread - which remain uncoloured hyaline secretion mass (se), which essentially forms the capsule wall, and shows the flat nucleus (k.). Since I shall take the opportunity later to describe the development of the nematocysts in more detail, I only point out that the erroneous statement by Jickeli⁴³⁾ and Nussbaum⁴⁴⁾ about an arrangement of the thread outside the capsule and about a subsequent invagination into it has been already rejected by Bedot,⁴⁵⁾ who correctly presented the process in its

⁴⁰⁾ Claus. About Physophora hydrostatica. Magazine f. scientific zool. Vol. 10. 1860. p. 320.

⁴¹⁾ Korotneff. On the histology of the siphonophores. Mitth. Zool. Stat. Naples vol. 5. 1884 p. 257.

⁴²⁾ R. Leuckart. Zool. Under 1853 p. 20.

⁴³⁾ C. Jickeli. The construction of the Hydroid Polypen. Morph. Jahrb. Vol: 8 p. 399.

⁴⁴⁾ M. Nussbaum. On the divisibility of living matter. II. Hydra. Arch. F. microscopic Anat. Vol. 29 p. .304.

⁴⁵⁾ M. Bedot. Recherches sur les cellules urticantes. Recueil Zool. Suisse Bd. 4 1888 p. 51 & 70.

essentials, and recently has been by C. Schneider⁴⁶). The arrangement of the nematoblast within the capsule is also clearly evident in the cross-sections through the battery cells (Plate V, Figs. 20 and 21). The evaginated stinging thread (Plate VI, Fig. 15) is broad at its lower part and framed by a spiral band of extremely fine hairs.

I have little to add to the detailed explanations given above about the elastic strand [Angelband]. As a result of the invagination process, it only has to travel halfway and so the serpentine windings are closer together. The right, strongly refractive half is coloured intensely with carmine, while the left half of the loop hardly accepts the dye and can therefore easily be overlooked. In addition, its turns are noticeably much narrower than those of the right half (Plate IV, Figs. 5 and 6). The transition from the elastic strand to the supporting ring of the stem is to be recognized with all sharpness; the nuclei of the empty vessel (eu) along the inside (especially the left half of the loop) can still be detected. The invagination completely pushes the elastic strand out of its original position down to the distal section where the two halves of the loop merge. As a result, it adheres very firmly to the distal end of the battery - a fact that we still have to sufficiently appreciate when discussing the discharge mechanism.

From the nature of things it is clear that the elastic strand cannot have any connection with the capsules of the battery. All older observers expressly state that no nematocysts are attached to it. I am all the more astonished that the only observer who has studied batteries with all the means of modern technology is of the opposite opinion. According to Korotneff⁴⁷) not only the large rod-shaped capsules but also the battery capsules are attached to the elastic strand by muscle stalks. On this observation he arrives at a conception of the whole cnidoband, which is in direct contradiction to all my statements. At first a close relationship between the elastic strand and a muscle fibril is established (1.c p. 268), furthermore the cnidoband, on which the obliterated vessel was, of course, overlooked, is described as consisting of a large vesicular tissue of endoderm cells (p. 262) and finally Korotneff inclines to the conclusion that even the nematocysts attached to the elastic strand are of an endodermal nature. There would then remain nothing more than the glandular epithelium and the terminal thread of ectodermal formations on definitive nectophore, as is actually assumed (p. 268)! Caramba!

The lack of muscle stalks and cnidocils was emphasized as a characteristic feature of the nematocysts of the battery and of the large rod-shaped capsules. The pear-shaped nematocysts (cn. py.) which appear on the distal part of the cnidoband are quite different in this respect. They separate themselves into several groups (Plate IV, Fig. 4), initially into a ventral group (cn. py.'), into a left and right part (cn. py."') and finally into the distal clusters grouped along the dorsal side of the cnidoband (cn. py. ""). On all of these pear-shaped capsules, cnidocils, curved like a bird's beak, and sometimes conspicuously long muscle stalks are developed. Fig. 18 on Plate VI shows a lateral group of the pear-shaped capsules with their almost monstrously long muscle stalks (mu.). The nuclei of the nematocysts lie tightly against the capsules; the contractile substance spreads around the nucleus and around the capsule like a cup. The stalks of adjacent capsules unite to form stronger ligaments of muscle which insert themselves into the hyaline fenestrated lamella which lies over the battery. The two longitudinal muscle ligaments of the terminal filament also come up to the distal end of the battery, and again especially to the last branches of the fenestrated lamella.

I must admit, however, that on the preserved kidney-shaped cnidobands the attachment of the muscle stalks to the fenestrated lamella is by far not as clearly indicated as on the acorn-shaped cnidobands to be described.

Since I published my observations on the transverse striations of the muscle stalks on the stinging cells of *Physalia*⁴⁸), the assumption has probably been fairly general that the stalk-shaped

⁴⁶ K. C. Schneider. Histologie von *Hydra fusca*. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. 35 p. 345

⁴⁷ Korotneff. Zur Histologie der Siphonophoren p. 263, Taf. 17 Fig. 72.

⁴⁸ C. Chun. Die Natur uml Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anz. 1881 No. 99. uud: Humboldt. Bd. 1 Heft 2.

processes of the nematocysts are not only contractile in nature but that they also appear to be important for the discharge of the capsule. It would be a mistake, however, to want to recognize muscular elements in every nematocyst: the above statements about the lack of such contractile offshoots on the other capsules of the battery and the cnidoband are a warning against generalizations.

Korotneff also shares my view of the nature of the stalks of the nettle cells. In that, as I like to emphasize, it depicts the long muscle stalks of the pear-shaped nematocysts in a *Praya* species quite accurately.⁴⁹⁾

Among all the histological statements of the observation mentioned, one was very plausible to me from the start: namely, the observation that a large ganglion cell was located near the pear-shaped nematocysts, which innervates the muscle stalks with its extensions. What is suspicious, however, is his statement that it is precisely the strongest branch of this ganglion cell that approaches the elastic strand, ends there with a slight swelling and accordingly subjects it to the same impulses as the muscle stalks.

Unfortunately, I have tried in vain to find such a ganglion cell in *Stephanophyes*, but I do not want to deny the occurrence of nervous elements - even if not exactly at the point described by Korotneff. All the less since I will later draw attention to the nerve cords on the cnidobands of physophorids. In addition to the latter, it is especially the juvenile cnidobands of *Agalma rubrum* Vogt which reveal a nerve cord on the dorsal side, which gives off strong side branches in the distal direction and ends in a large branched ganglion cell with several nuclei in front of the terminal button.

As for *Stephanophyes* in particular, I hardly need to emphasize how palpably the lack of fresh material made itself felt, which could have provided information about these relationships. On the preserved cnidobands I found a fibrous meshwork in the region of the pear-shaped cells (Plate VI, Fig. 13 right), but a nervous nature of the same was not to be thought of. These meshes seem to be formed by elastic fibres, but they should not be insignificant for the thin membrane between the muscle stalks, which is greatly stretched by intussusception. At the distal end of the battery, however, a not clearly defined complex of finely granulated protoplasm was discernible.

Finally, as far as the finer structure of the terminal filament (f. t.) is concerned, sufficient information can only be obtained from completely stretched out parts of the thread. There is no longer any trace of the vascular canal; on the other hand, two long muscle fibres clearly protrude, which run through it along its entire length (Plate VI, Fig. 14). On them there regularly alternate nematocysts of two different shapes: small rod-shaped capsules (en') and pear-shaped capsules (cn. py.). The latter are attached to long muscle stalks which arise alternately from the left and right muscle fibres. Between them, the rod-shaped capsules sit in pairs on short, cushion-like muscle stalks. The discharge pole is turned proximally (towards the battery), while its insertion on the muscle is distal (towards the end button). At the end button, the tip of which remains bare, only pear-shaped capsules arranged in two or three circles appear. The pear-shaped capsules are quite similar in size (they measure 0.02 mm on average) and shape to those which are located at the distal end of the cnidoband. The tip of the end button appears to be formed from a single large cell.

There are four types of nematocysts on the mature cnidoband: 1) the comma-shaped battery capsules 0.045 mm long; 2) the large lateral rod-shaped capsules 0.12 mm long; 3) the long-stemmed pear-shaped capsules averaging 0.02mm in length; 4) the small rod-shaped capsules of the end thread 0.022 mm long.

⁴⁹⁾ Korotneff. Zur Histologie der Siphonophoren p. 264 Taf. 1« Fig. 80

e. The discharge of the cnidoband.

A formidable number of projectiles are huddled together in a narrow space on the cnidobands of the siphonophores. In order to get an idea of their effect, the following numbers, borrowed from the kidney-shaped cnidoband of *Stephanophyes*, may be given here.

In the battery (the stinging band) an average of 1000 nematocysts are packed together. This number is neither too high nor too low; it corresponds almost exactly to the mean value. These are joined by 44 large rod-shaped and around 120 pear-shaped capsules. On the cnidoband in the narrower sense there are no less than 1164 projectiles huddled together. They are joined by the terminal filament capsules. The enumeration of these is extraordinarily difficult, because it is almost never possible to keep it stretched out in its entirety. Parts of it are always so tightly kneaded that there is a tangle of colourfully jumbled capsules. According to rough estimates, I am going too low when I put the number of its nematocysts at 500.

About 1,700 nematocysts of four different shapes, as they are united in a single stinging button, produce an effect which is fatal not only to small but also to medium-sized pelagic organisms. The only question is how the individual groups of nematocysts are brought into action and how it is made possible that the stunned prey is also safely fed into the stomach tube.

First of all, it should be emphasized that the most powerful nematocysts, namely the 44 rod-shaped and comma-shaped batteries, can only be discharged passively by external pressure. They lack the muscle stalks and contractile sheaths. On the other hand, the situation is different with the pear-shaped nettle capsules and with those which insert themselves on the terminal filament. They are equipped with contractile elements, which actively cause a discharge through pressure.

Although these facts are unknown to the earlier observers, they all tend to believe that only a rupture of the battery can discharge it. In proper appreciation of this fact they then ascribe to the elastic strand the function of either actively bringing about a tearing or passively maintaining the connection between the stunned prey and the tentacle. It is obvious that the assessment of the function of the elastic strands must turn out differently, depending on whether it is viewed as muscular or as elastic. Leuckart⁵⁰⁾ is the first researcher to give a more detailed account of the mechanism of discharge of the cnidobands of calycophorids in a manner that is entirely appropriate for the state of knowledge at the time.

"If the terminal filament of the cnidoband has attached itself somewhere, and it is well known that it happens so easily that one feels almost tempted to think the thread is sticky, the stem of the nettle button tears, be it through a movement of the tentacle or the captured prey. With the help of this muscle ligament, the cnidoband remains in contact with the colony even if the prisoner, in spite of its ties, should perhaps go a long way away. The muscle thread gradually unwinds like the rope of a harpoon; a circumstance which becomes all the more disastrous for the prey of our siphonophores as the stinging cell battery ruptures and its contents spread over the prisoner be fed."

Keferstein and Ehlers⁵¹⁾ comment on the discharge in a very similar way. If you rightly assess the elastic strand as an elastic device (Leuckart first discovered the apparent transverse stripes of the same in *Abyla* and thought it was a muscle), the useful effect remains the same: the clinging of the prey to the stalk of the torn cnidoband is preserved. The illustrations they give of the half-torn cnidobands are entirely accurate.

The later observers often tacitly agree with Leuckart's arguments; only Korotneff tries to give hints about the mechanism of discharge, which make it appear in a completely different light. By declaring the fishing rod to be "a reserve of kinetic force" (p. 265), he believes that as an "extensor" it causes the cnidoband to burst. Since, according to his statements, the cells of the battery and the large rod-shaped cells are attached to the elastic strand with muscle stalks, they must

⁵⁰ R. Leuckart. Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. 1854. p. 19

⁵¹ Keferstein und Ehlers: Zoologische Beiträge 1861. p. 8 und 12

be actively discharged by muscle contractions. I have emphasized above that Korotneff's statements are incompatible with actual behaviour, as the older researchers have already correctly shown. No nematocysts sit on the elastic strand; it never serves directly as an extensor to burst the battery.

The mechanism of discharge can only be fully understood after a detailed look into the histological structure of the cnidoband. Since I had to draw attention to a number of structural relationships which have hitherto been overlooked, I would like to give myself an idea of the effect of the cnidoband, which is closely related to the above representations.

In order for the battery to become active, the prey animal, as Leuckart correctly points out, must come into contact with the terminal filament. Given the astonishing elasticity of the same, this will in most cases easily be done directly; if not, a contraction of the stem of the cnidoband is sufficient to establish contact with the terminal filament. Hundreds of small nematocysts are unloaded onto the victim entangled in the terminal filament. If it is already stunned by the projectiles of the latter, it is delivered to the gastrozooid by a contraction of the stalk and the entire tentacle.

On the other hand, it is different if the projectiles of the terminal filament remain ineffective. It contracts, the prey comes into contact with the distal end of the battery and, as a second volley, the pear-shaped nettle capsules are discharged by contraction of their muscle stalks. Even these may not achieve the desired effect: the victim makes convulsive escape movements and thereby prepares the action of the battery. The tugging of the cnidoband initially produces an effect which one can easily visualize in living animals

The elastic strand tears away from the cnidoband and only remains in firm connection with its at its distal end, where the left and right halves of the loop merge. Since it passes into the supporting lamella of the stalk at its proximal beginning, it only mediates the connection between prey and cnidoband on the one hand and the stalk on the other. Even on preserved cnidobands, the bandage between the cnidoband and elastic strand can easily be loosened by pulling the terminal filament, as Keferstein & Ehlers have already correctly depicted. Such tearing off of the cnidoband can easily be explained by the strong stretching of the ectodermal covering as a result of the intussusception described above, by the obliteration of the vessel and the shift in position of the elastic strand. In terms of its elasticity, the elastic strand plays the role of an accumulator: a tearing off prey during energetic escape movements is prevented by loosening the loops, which on the other hand, when such attempts subside, come close to each other. The exposed proximal giant cells try to restore their previous position by virtue of their elasticity, by opening the section of the stinging ligament between them. (Compare with the adjacent woodcut Fig. 4.)

From now on, jerky escape movements are full of the prey. Wrapped by the end thread, caught in the nettle threads of the pear-shaped capsule, the victim must pull on the distal end of the windowed lamella covering the battery with every movement

exercise. The long muscles of the end thread and the muscle stalks of the pear-shaped nettle capsules approach these. A vigorous jerk and the lamella together with the arched cells and the glandular epithelium resist from the battery. The discharge poles of the thin-walled battery capsules, which are obviously in a strong turgor, are exposed and the victim is showered with bullets like a machine gun. It can be explained that when the windowed lamella is torn off without a strong pressure on the nettle capsules, which perhaps primarily leads to the unloading of the nettle threads. If the distal half of the battery has not yet taken effect, and the lamella on the proximal half also tears off, the most destructive projectiles await the sacrifice: the 44 large rod-shaped capsules are exposed and their long nettle threads shoot towards him. (Woodcut Fig. 5.)

It goes without saying that not only the individual nematocysts but also the entire cnidoband cannot function for the second time after discharge. The constant replacement of cnidobands on the tentacle root suggests an equally rapid consumption. Larger animals cannot be conquered by a single tentillum, but rather the contraction of the tentacle must bring the prey into contact with the terminal filaments of several tentilla before they are stunned.

The explanations given here about the discharge of the *Stephanophyes superba* batteries apply with minor modifications resulting from the construction of the cnidoband not only for the calycophorids, but also essentially for the physophorids. May the cnidobands be bare or with complicated involucrum the elastic strand always conveys the connection with the tentacle, the closing effect is always caused by the tearing off of the windowed lamella from the battery. Attention will be drawn later to the discharge of the aberrant-shaped stinging batteries of the rhizophysas and *Physalia*, which are known to be missing elastic strands and terminal filaments.

10. The mouthless polyp.
(see Plate Vi, fig. 1)

In the internodes between the cormidal groups, *Stephanophyes* has stem attachments that have not yet been observed in any calycophorid. If one stays with the earlier view that all polypoid appendages of the siphonophore stock which do not have a mouth opening are to be called palpons, then we have to ascribe such palpons to *Stephanophyes*. It can, however, be denied that the term "feeler" encompasses formations which neither morphologically nor physiologically coincide. Häckel has already taken this circumstance into account by referring to the palpons in the narrower sense "Anal bubbles or cystons" branched off with an excretion porus that is homologous to the mouth opening. It cannot be denied, however, that polypoid mouthless structures are still summarized under one name, which differ in structure and function: on the one hand, namely thin-walled tubes with strongly developed muscles, on the other hand, thick-walled polypoid structures with conspicuously poorly developed muscles. The former move constantly like a worm and check the quality of the surrounding medium with taste, the latter are almost immobile and definitely not entrusted with tactile functions. In contrast to that of the actual tactile polyps, their ectoderm is multilayered and mainly made up of a thick coating of undeveloped stinging cells. Such polypoid appendages are particularly typical of the *Physalia* in which they appear at the base of the small and large sinker threads; but they are also characteristic of *Stephanophyes superba* as the carrier of the tentacle with the heteromorphic acorn-shaped definitive cnidobands (Plate VI, Fig. 1 pa.). Whether it is justified to separate the thick-walled, mouthless polypoid appendages from the palpons in the narrower sense, must be shown by further investigation. Before it has been decided with certainty, whether there are intermediate forms between the thin-walled and thick-walled palpons, I use the indifferent expression "mouthless polypoids" for the latter and only use the name "feelers" for those polypoids which undoubtedly have sensory perceptions. If I may allow myself to make a judgment as to the function of the thick-walled, mouthless polypoids, it must first be taken into account that both in *Physalia* and *Stephanophyes* they are carriers of tentacles with batteries of nematocysts. As the tentacles are traversed by a vessel, the fluid circulating in the tentacle should be pressed into the polypoid during contraction. The latter would accordingly serve as a collection reservoir. Since it can also be closed off from the common gastrovascular space by valve devices, the fluid flows out of the severely swollen polypoid again into the former when the tentacle is stretched.

As far as the polypoid appendages of *Stephanophyes* are concerned, they represent egg-shaped, stalked and half a millimetre long structures, which sometimes sit individually, sometimes in twos, seldom in two on a common stalk (p. Pa.) united in the interiors. Their ectoderm coating, 0.1 mm thick, is formed by a cushion of small cells from which the peripheral nematoblasts secrete. Since this nettle cushion also covers the free pole, the polypoid should only be homologous to the basal stomach of the gastric tubes, which has a very similar structure. The vascular canal is closed blindly and is lined in the usual way by a single-layer endoderm, which does not protrude in folds against the lumen. At the border between the stem and the polypoid a stretchable tentacle from which arise the strange, heteromorphic cnidobands.

11. The primary acorn-shaped cnidoband.
 a. Construction of the cnidobands.
 Plate VI.

On the tentacles of juvenile gastrozooids and on the tentacles of the mouthless polypoids there are cnidobands (n. and pr.), which are quite different from the kidney-shaped cnidobands described above. I call them primary cnidobands because they later dwindle on the tentacles of the gastrozooids and are displaced by heteromorphic secondary ones. Such a change of cnidobands does not apply to the tentacles of the polypoids. Since no calycophorid is known in which heteromorphic cnidobands or a replacement of larval cnidobands by definitive heteromorphic ones takes place, it is probably worthwhile to devote a more detailed discussion to the primary cnidobands as well. In order to avoid repetition, however, I refer to the above explanations on secondary cnidobands with regard to some of the finer structural relationships.

The primary cnidobands are first placed on the thickened dorsal side of the tentacle base. They bulge out as short buds and reveal early on the four framework cells, which have already been sufficiently characterized above. The juvenile cnidoband is elongated by taking on the shape of a bean at the same time. In conspicuous contrast to the cnidobands of the calycophorids, a terminal filament is never developed, while at the same time the pedicle (p. t.) hardly seems to be indicated (Plate VI, Figs. 5 and 6). The separation of the ectoderm layers between the framework cells into the battery cells, into the fenestrated membrane, arch cells and gland cells takes place early; Also at the distal end, which curves towards the tentacle, the appendages of 24 pear-shaped nectophores appear, which are homologous to the pear-shaped capsules of the secondary cnidobands provided with muscle stalks (Plate VI, Fig. 5 cn. py.)

In the further development of the cnidoband, significant differences emerge compared to the formation of the secondary buttons. While the latter stretch in length, in the former there is an expansion in the dorsal direction. It is initiated by moving the proximal part of the battery away from the short branch of the canal, as already indicated in Fig. 5. The canal (c. t.) itself remains conspicuously short throughout its life and only touches the distal part of the battery. In the event of a lack of longitudinal extension and simultaneous increase in height in the dorsal direction, the characteristic acorn-shaped shape of the developed cnidoband, as shown on Plate IV, Figs. 7 and 8, is finally achieved.

In contrast to the secondary, the following features are typical of the developed primary cnidoband: the stretching in the dorso-ventral direction with simultaneous shortening of the longitudinal axis, the lack of a terminal filament, the noticeable shortness of the stem and the vessel and the lack of the elastic strand. You can see that there is a construction principle here, which in every respect causes differences from the construction of the previously known calycophorid-cnidobands.

In order to expand the previous specifications in more detail, it should be mentioned that the cnidoband rests on the short and stocky pedicle in an upright position (Plate IV, Fig. 7). The short, almost triangular shaped branch of the canal (Plate VI, Fig. 2-4 [c. t.]) Reaches just as far as the distal end of the battery; it does not become desolate on the developed cnidoband.

The stinging battery (t. u.) consists of 7 longitudinal rows of slightly sickle-shaped curved nematocysts at its distal section. At its proximal part it widens to form an oblong plate in that further longitudinal rows of nematocysts are added (Plate IV, Figs. 7 and 8, below).

The 24 pear-shaped nematocysts (cn. py.), which surround the distal section of the nettle cnidoband in a semicircle, are of particular interest. I have seen them on Plate VI from the front (Fig. 2), from the side (Fig. 3) and from below (Fig. 4). The nematocysts measure 0.018-0.02 mm and are narrowed at the discharge pole. They are produced by nematocysts, which terminate in strong muscle stalks. Usually only one stem arises from each cell, which, united with the stems of neighbouring cells, approaches the last branches of the windowed membrane bridging the battery.

Occasionally one encounters cells from which two or even three stalks branch off (Fig. 2 cnbl'). The fenestrated membrane gives off two large lateral bridges at its distal end (Fig. 2 and 3 pons), which are approached by the muscle stalks of the lateral and proximal nematocysts.

The beak-shaped, curved cnidocils (cn. c.) are almost monstrous in size in relation to the capsules. With their rough design, they certainly give the impression of barbs. The longest cnidocils are found on the lateral proximal stinging cells (Fig. 3 and 4 cn. C); they measure 0.032 mm and accordingly exceed the length of the stinging capsule by more than a third.

b. Discharge of the cnidobands and remarks on the nature of the nematocysts.

The unusually strong formation of the cnidocils on the primary cnidobands is definitely in correlation with the lack of a terminal filament. It is the latter that primarily traps the prey. I cannot help but get the impression that the strong barbs, with a simultaneous lack of a terminal filament, are projecting an analogous function.

The prey will get stuck in them and at the same time exert such an energetic stimulus on the underlying pear-shaped capsules through its flight movements that they are discharged by contraction of their muscle stalks. If it is not yet anesthetized, if it tugs at the barbs, the windowed membrane is torn off and the battery is discharged.

Of course, with such a view it has to be taken into account that it is only uttered on a special case and that it is by no means connected with the idea that all cnidocils have such a mechanical role. On the contrary, I still hold fast to the view I expressed earlier⁵²), that in the overwhelming majority of cases the cnidocils function as sensory hairs, which transmit a stimulus that hits them to the plasma of the nematocyst. The simple consequence is a contraction of the contractile substance enveloping the stinging capsule, which leads to the discharge of the nematocyst. If one now imagines the muscle stalks of the nematocysts connected by nervous apparatus - I notice that I have found splendidly ramified ganglion cells in both *Velella* and *Physalia* - so the notion cannot be dismissed that the touch of even one cnidocil can suffice in order to set off a whole nettle battery of nematocysts or groups of neighbouring nematocysts.

With such a view, of course, cnidocils are only conceivable if contractile substance is simultaneously excreted from the nematocyst. In fact, cnidocils are also absent in all those cases where the nematocysts are used as stinging pads or where the discharge is only brought about by an external pressure. It is such a thing which, according to the above explanations, gives rise to the discharge of the stinging battery cells and the large rod-shaped lateral nettle capsules. The lack of contractile substance in the nettle cells of the stinging ligament and in the large rod-shaped nematocysts stands in causal nexus with the absence of cnidocils in the same nematocysts. If the cnidocils were to act purely mechanically as strikers, which would unload the capsule by pressure exerted by the prey, it would still be difficult to understand that the most effective projectiles of the cnidoband should be lacking.

The appealing idea of F .E. Schulze,⁵³) to assume that the pressure exerted on the cnidocils was the first impetus for the discharge of the capsules underneath, was entirely justified as long as the muscle stalks of the nematocysts either remained unnoticed or were differently judged. At least one cannot deny that such unusually powerfully developed cnidocils as I just described from the primary cnidobands of *Stephanophyes* may have a mechanical function, insofar as pressure can directly contribute to the discharge of the capsule. On the other hand, their development as barbs suggests that they are also used to catch the prey. In both cases, however, a crude stimulus is exerted on the plasma of the cell, which will lead to the contraction not only of the muscle stalk

⁵² C. Chun. Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anz. Zööl Xo. 9y (Vergl. auch Humboldt Bd. I Heft 2)

⁵³ F. E. Schulze. Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. 1871 p. 2S u. 24.

belonging to the nematocyst, but also of the adjacent contractile processes that join with it in bundles.

In all those cases where the cnidocils are formed as fine pencils (*Physalia*), as delicate hair, or even as long bristles arranged in shaped tactile combs (embryonic cnidobands of the physophorids), they are to be judged as sensory hairs.

If, on the other hand, they are unusually powerfully developed and in the form of barbs, they cannot be denied a simultaneous mechanical function.

I am pleased that the views I expressed earlier about the discharge mechanism of the nematocysts, the interpretation of the stolon cells and the function of the cnidocils have recently been introduced. So especially in a recently published careful study by C. Schneider,⁵⁴⁾ who takes the stinging cells as sensory cells because sensory cells and with them the sensory hairs are absent in the entire ectoderm of the *Hydra*. It goes without saying that such a view cannot be applied to all of the nematocysts, just as little as my view, which has often been mistakenly conceived, as if all of the nematocysts represent epithelial muscle cells. Since it is undisputed that contractile elements are excreted from the nematocyst, which, on the other hand, stand in the causal nexus with the differentiation of a sensory hair called cnidocil, we should come closer to the truth if we accept the stinging cells in the Kleinenberg sense as neuromuscular cells, as cells which are able to take in impressions of the outside world by means of sensory hairs and to answer them through a contraction. It is not at all in contradiction to this view that branched ganglion cells appear deep in the ectoderm cells. On the contrary: if a stimulus striking the nettle cell by the cnidocil is not only to be dissipated by it by a contraction, but also if it is to stimulate action on the one hand, the other coronary cells, on the other, the epithelial cells, this can most effectively be done by a stimulus-conducting plexus of ganglion cells are brought about.

If, on the other hand, nematocysts, the cnidocils and the muscle stalks, are missing, there is of course no reason to claim them as sensory cells, as epithelial muscle cells or as neuromuscular cells. After all, we must not disregard the fact that in all stinging cells it is primarily a question of the formation of a secretion which, in the form of a cuticular part of the skeleton, is remarkably delicately fine. If the same remains in the interior of the cell and does not, as most cuticular skeletal pieces, assume a peripheral position, this behaviour is not isolated. Let us only remind you of the winding exit ducts in insect glandular cells, of crystal cones, and of rods and pens located inside the sensory cells, to cite analogous cases. In the absence of cnidocils and contractile differentiations, the nematocysts either dissolve almost entirely into the formation of the capsule, which is then surrounded by an extremely thin plasma coat that hides the nucleus (nematocysts of the battery), or it secretes only a small nematoblast (stinging cushion cells).

Precisely because of the incomplete division of labour, as it hardly recurs to a similar extent in cells that are in the tissue structure, the nematocysts claim a high theoretical interest. The fact that endodermal nutrient cells and ectodermal cover cells secrete muscle fibrils at their base and send out amoeboid runners on their free surface or differentiate ciliates - these are phenomena that are familiar to us with coelenterates. But that a cell excretes a weapon of quite unusual complexity, that on the other hand it is enabled by a sensory hair to absorb heat and to respond to it automatically by contraction of its sometimes striated muscle fibrils - that is certainly a combination of functions that otherwise only belong to free-living individual cells. Anyone who calls such a cell a matrix cell, a sensory cell or a muscle cell is of course only doing justice to one side of its performance.

⁵⁴ K. C. Schneider. Die Histologie der *Hydra fusca*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35 p. 371.

12. The gonophores.

Stephanophyes superba is a monoecious siphonophore colony. Male and female clusters of gonophores (go. d.), whose habitus has already been referred to above (p. 557 [5]), alternate on the same stem. However, they do not alternate so regularly that a male group is followed by a female group again a male follows, but mostly a limited number of female groups is formed behind a limited number (2-3) male groups. On a stem consisting of 11 groups I was able to detect the sequence of male and female gonophore clusters sketched below (the little grapes with ♂, the female numbered ♀):

♂ ♂ ♂ ♀ ♀ ♂ ♀ ♀ ♂ ♂

The gonophores, which are in various stages of development, sit distally in the direct vicinity of the peduncle of the gastrozooids (Plate III, Fig. 1) to the right of the special swimming bells, uniting five to seven with their short stalks. Clusters of gonophores rarely appear in the internodes next to the mouthless polypoids (Plate III, Fig. 8 and 9, p. 569 [17]). The developed gonophores are medusoids, which consist of a stalk (go. p.), a swimming bell coat (u.) and a large manubrium (ma.). The swimming bell is equipped with a velum and exerts pumping movements, but does not detach itself from the trunk. Your umbrella remains relatively thin-walled and is traversed by four subumbrella canals, which open into a ring channel. The lateral vessels are curved and send out blind-ending stolons (Plate III, Fig. 1 c. 1.'). The length of the umbrella (from the edge of the mouth to the insertion of the stem) is 1.6 mm in male gonophores; the velum is 0.22 mm wide.

The manubria attain an unusual length on male gonophores. Manubria 5 to 6 mm in length are not uncommon on preserved material; on the living animal the longest should measure a centimetre. Those filled with mature spermatozoa are faintly red in colour. The female manubria are shorter and contain three or four transparent eggs lying in one plane, which become two millimetres in size when fully ripe.

The development of the gonophores.

Plate VII.

a. The primitive bud.

After Weismann⁵⁵), in his masterful and fundamental investigations into the migrations of the germ cells in the hydromedusa, created a vivid picture of the varied and strange development and life processes of the sex cells, it would appear as if only a modest glimpse was reserved for later observers in such a complex field. With the sparse and valuable preserved material of *Stephanophyes superba* I have tried to form my own judgment about the migration of the germ cells - and that only on the assumption that I can provide further confirmation of his statements. I am also pleased to be able to agree with his observations on the origin and migration of the sexual cells in siphonophores, but I believe that I have noticed some strange circumstances which seem worthy of communication.

The first appearance of the sex cluster is represented by a bud in the young groups, which is located distally next to the gastrozoid and to the right of the bud for the special swimming bell (Plate III, Fig. 4 g. Pr.). The egg cells or sperm cells emerge from the endoderm of this bud, which I call the "Urknoppe". The primordial bud persists throughout life; the definitive gonophores bud successively on it (Plate VII, Figs. 1-3, Figs. 22 and 23). Accordingly, the primordial bud functions as the ovary for the female groups, and as the testicle for the male. Even in the oldest group appendages, the 0.2-0.25 mm measuring primitive bud at the base of the gonophore cluster can be

⁵⁵ . Weismann. The origin of the sexual cells in the hydromedas. 1883.

detected. Its ectoderm is thin and single-layered, its endoderm is multilayered and at the same time provides the topsoil for the developing sex cells. Weismann has demonstrated in detail the endodermal origin of the sex cells in siphonophores in calycophores and physophores.

The appearance of a bud filled with juvenile sex products, from which the later sexes pinch themselves off, is here demonstrated for the first time for the calycophores. Weismann⁵⁶⁾ discovered similar processes in the physophorids. In them, too, the formation of the sex cells precedes that of the sex individuals, insofar as in *Forskalia* an indented hermaphroditic gland is created, from which diverticula - the gonophores - are constricted. According to him the situation is similar with *Agalma*. A hermaphroditic system of the primary bud is, however, not found, since male and female gonophores sit on separate stalks. In the meantime, the definitive gonophores develop as diverticula both on the female primary bud filled with eggs and on the male filled with spermatoblasts.

An essential difference now seems to prevail between physophores and *Stephanophyes* insofar as in the physophores the primordial bud does not persist, but goes up early into the definitive gonophores. Weismann speaks most definitely in this regard about the male primary bud of *Agalma*: "The primary bud becomes the stem of the small cluster of gonophores, the side buds become the few gonophores" (l.c. p 210). Incidentally, the situation seems to be similar in the female primary bud of *Agalma*: The strongest new formation of egg cells occurs in the young of the sexual cluster, which unfolds more and more and with rapid cell multiplication is divided into more and more side shoots. - The differentiation of the young cells to egg cells ... but continues for a long time so that even in sex clusters that already contain many gonophores, young egg cells are still included." (Weismann, p. 209.) The situation is similar in *Forskalia*, whose hermaphroditic gland, according to Weismann, is totally involved in the formation of the male and female gonophores, without being preserved as such at the base of the stalk of the gonophore cluster.

After my examinations, which I carried out on rhizophysids and *Physalia*, I also have to deny the persistence of the primitive bud. In the genera mentioned, the latter has a multilayered endoderm, elongates and branches off as many lateral diverticula as later on lateral branches attach to the common stalk. Each lateral diverticulum now in turn buds a terminal "sexual probe" and proximal medusoids, one of which develops into a female swimming bell, the rest into male gonophores that remain sessile. The endodermal germinal material is gradually assigned to the male gonophores alone, which are thus of much the same age in the whole genital cluster. I have never been able to detect the establishment of the female germ cells in the medusa equipped with a velum; it evidently detaches itself from the stock and only later forms the germinal products, i.e. the medusa of the *Veabella* and *Porpita*. I shall come back to the finer processes of this development later - so much should be emphasized, however, that even with rhizophysids and *Physalia* the primitive bud is not preserved, but is completely absorbed in the formation of its diverticulum.

The evidence given here that a primary bud appears in *Stephanophyes*, which persists as the "primordial bud" at the bottom of the cluster of gonophores for life, opens up a new perspective for the investigation. Three possibilities are conceivable and actually seem to be realized:

- 1) Each gonophore buds independently at the base of an older one from the trunk (monophyids and diphyids?).
- 2) The gonophores bud on a primary "primordial bud" which persists throughout life on the stalk of the gonophore cluster (*Stephanophyes*).
- 3) The gonophores bud on a primordial bud, which goes completely into the formation of the former and does not remain at the base of the stalk of the gonophore cluster (*Agalma*, *Rhizophysa*, *Physalia*).

⁵⁶ A. Weismann l.c. p. 204—211.

b. The female primeval bud [Urknospe].

The female primeval bud is covered by a thin layer of ectoderm and is filled with a brood of young eggs. These are located in the endoderm, which delimits a vascular space communicating with the common body cavity of the trunk. The distal egg cells are of a relatively unusual size, while the proximal ones gradually decrease in size and finally pass into the basal donor cells so completely that their origin from them is not in doubt. Since Weismann has convincingly demonstrated the endodermal origin of the sex cells of siphonophores, I will forego the description and reproduction of images that merely confirm his findings. I only mention that the endoderm cells at the distal section of the primordial bud push themselves between the egg cells and in some cases even approach the supporting lamella. This is especially true of the free tip of the primordial bud, where in one case I was able to detect a well-developed "endoderm tip" (Fig. 2 cup.).

It has already been pointed out above that there are three or four egg cells (ov.) in each gonophore. They emerge collectively as a diverticulum above the primordial bud and form the first primordial of the female gonophore. It is obvious that only the oldest three or four eggs of a primitive bud are distinguished by their size from the rest. What is strange, however, is the fact that the other egg cells are now also very early on arranged into groups of 3 or 4 eggs. This creates follicular chambers or compartments of egg cells of the same age and of the same size, as I depict from a primordial bud, which is located at the base of a cluster of gonophores containing 3 eggs (Fig. 1_{ov'} ov" ov"'). Such a change in groups of groups of the same age, characterized by a fixed number ratio, has never been observed in coelenterates.

But another peculiarity distinguishes the egg germs of the primitive bud. Both in unstained specimens (Plate VII, Fig. 3) and in stained specimens dissected into sections (Figs. 1, 2, 4-9), a remarkable behaviour of the nuclei is noticeable. The youngest egg cells have only one round nucleus, while the medium-sized and larger egg cells, without exception, have two nuclei of different sizes and structures. One of these, which I call the large nucleus (ma. n.), is granulated, pale, poor in chromaticity, and equipped with a conspicuously large, but low-chromatin nucleus, while the second, significantly smaller, oval nucleus that is tightly nestled into it - the small nucleus - is fairly homogeneous and is already rich in chromatin on unstained eggs due to its refractive power (mi. n.). It is coloured intensely with stains and measures 0.04-0.05 mm in size on the younger eggs (Fig. 6), 0.01 mm, on the older (Figs. 4 and 5) with a longitudinal diameter of 0.02-0.03 mm. Only once (Fig. 8) did I find the small nucleus bent like sausages and of considerable length. Since the large nucleus is at least three times larger in size (it measures 0.08 mm on the larger egg cells of the primitive bud, but grows up to 0.2 mm on the fully developed egg) and at the same time appears pale due to the scarce chromatin substance, so the difference between the two nuclei is a very striking one.

In the older eggs, the small nucleus moves away from the large nucleus. It is still clearly detectable on the eggs of young gonophores that have just tied off the primordial bud, gradually migrates to the periphery of the egg cells (Fig. 9) and disappears completely on the older eggs that are over 0.2 mm "eating. Whether he dissolves or whether it is expelled, I am unable to decide. As far as the origin of the small nucleus is concerned, I suspect that it constricts itself from the large nucleus. However, I did not come across pictures that could directly prove a constriction. On the youngest egg cells, which were equipped with the small nucleus, it lay as a rounded structure next to the large nucleus (Figs. 6 and 8). However, once I came across a small nucleus which, irregularly shaped, seemed to be connected to the large nucleus by a transverse bridge (Fig. 5 mi. n'). I cannot, however, consider the preparation to be evidence of a constriction, since the small nucleus also shows irregular shape in rare cases and since a small nucleus of half the size appears independently next to the large nucleus in much younger eggs.

The appearance of two nuclei in the juvenile eggs of *Stephanophyes* corresponds to a perfectly normal behaviour. I cut four female primordial buds into sections and, without exception,

found the two nuclei in every medium-sized egg cell. They could easily be detected in the eggs of gonophores that had just been constricted. They were immediately noticeable even on unstained whole primitive buds due to their strong light refractive power. Fig. 3, which I drew before it became clear to me that the oval nuclei belong to the oocytes (I initially took them to be the nuclei of the endoderm), may testify to the fact that we are dealing here with a perfectly normal appearance. With the same consistency, there was also a lack of older eggs cut into slices.

It is obvious that the occurrence of two differently designed and different fates of opposite nuclei for the life processes of juvenile egg cells cannot be without significance. What kind of meaning this may be - I can only guess. At least I believe I can point to the analogy with the two nuclei of the Infusorians, one of which (the large nucleus) was interpreted by Bütschli as the metabolic nucleus, the other (the small nucleus) as the reproductive nucleus. Since the more recent, more careful investigations by Maupas⁵⁷⁾ and R. Hertwig⁵⁸⁾, the results of which are in good agreement, have confirmed the correctness of this interpretation, it may be assumed that analogous processes - if only temporarily - in the eggs of multicellular animals take place. I would almost like to be inclined to call the ephemeral small nucleus in the egg of the *Stephanophyes* the metabolic nucleus, the remaining large nucleus the reproductive nucleus. However, in such an assessment of the performance of both nuclei, in contrast to the Infusoria, the reproductive nucleus would result as the larger and poorer in chromatin, the metabolic nucleus as the more chromatin-rich and smaller one.

Since then the more recent experimental investigations by Balbiani⁵⁹⁾, Klebs⁶⁰⁾, Haberlandt⁶¹⁾, Hofer⁶²⁾ and the comparative studies by Korschelt⁶³⁾ and others have shown that the ability to move and almost all of the vegetative devices under the influence of the nucleus is a promising perspective for the interpretation of various life processes in the cell. I⁶⁴⁾ have already attempted an explanation of the meaning of the direct, following structural relationships of the siphonophores, which will be made clear in the next issue of these studies and on the other hand I believe that structural relationships, as they have just been explained by the eggs of the *Stephanophyes*, should not appear isolated.

Most of the ripening phenomena described here are similar to those observed by Weismann and Ischikawa⁶⁵⁾ in furrowing Daphniid eggs and originally as "partial fertilization" later interpreted as paracopulation. It remains to be seen whether here the small nucleus is actually to be understood as the centre of a separate cell, the plasma of which is sharply contrasted with that of the egg cell. Before the fate of the cell in which a small nucleus occurs is not clearly recognized, theoretical speculations are idle.

The scattered observations of Leydig⁶⁶⁾, Balbiani⁶⁷⁾, Stuhlmann⁶⁸⁾, and Blochmann⁶⁹⁾, about secondary nuclei or maturation balls on juvenile eggs, show that peculiar processes take place

⁵⁷ E. Maupas. Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expériment. II. Sör. Bd. 7. 1889.

⁵⁸ E. Hertwig. Ueber die Conjugation der Infusorien. Abb. d. K. Bayr. Akad. d. Wissenscb. II. Cl. Bd. 17 I. Abth. 1889.

⁵⁹ E. G. Balbiani. Recherches expérimentales sur la möiotomie des Infusoires ciliés. Recueil Zool-Suisse T. V. 1888.

⁶⁰ G. Klebs. Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle. Biolog. Centralblatt. Bd. 7. 1887.

⁶¹ G. Haberland t. Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. 1887.

⁶² B. Hofer. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kernes auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 24 N. F. 17. 1889.

⁶³ . Korschelt. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zoolog. Jahrbücher. Bd. 4. 1889.

⁶⁴ C. Chnn. Ueber die Bedeutung der direkten Kerntheilung. Schriften d. Physik. Ökonom. Ges. Königsberg. Bd. 31. 1890.

⁶⁵ A. Weismann und C. Ischikawa. Ueber die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung und Befruchtung derselben. Zool. Jahrbücher Bd. 4. 1889.

⁶⁶ F. Leydig Beitr. z. Kenntn. d. thier. Eies im unbefruchteten Zustand. Zool. Jahrb. Bd. 3. 1888.

⁶⁷ E. Gr. Balbiani. Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophil3s. Zool. Anz. 1883. No. 155 und 156.

⁶⁸ J. F. Stuhlmann, Die Reifung des Arthropodenies. Ber. Naturf. Ges. Freiburg Bd. I. 1886.

during the maturation of the eggs long before the core spindles are formed and directional bodies are pinched off Arthropods and vertebrates.

c. The development of the female gonophore.

When the egg cells of the oldest group have reached an average length of 0.15 mm, all three or four start to rise above the primitive bud at the same time. The free pole of the young gonophore bud is marked by the endoderm cup (cup.); its endodermal cavity communicates with that of the primordial bud. The "bell core", which is so important for the formation of the medusa, forms an ectoderm invagination directly above the endoderm (Plate. Val Fig. 3 and 4 camp.). I have only once observed a young gonophore system which protrudes just above the primordial bud and show it in Figs. 3 and 4. Its bell core could already be recognized by the crescent-shaped bell cave (c. Camp.) in longitudinal section. The inner (lower) lamella of the bell-shaped core resting on the endoderm and flattening it was significantly thicker than the outer, gradually narrowing towards the free pole of the gonophore.

Since the stages depicted here are obviously rare, I cannot state in what way the immigration of the relatively huge egg cells into the ectoderm of the bell nucleus, which was partly directly observed by Weismann, partly inferred, - more precisely between the endoderm tip and the inner lamella of the bell nucleus - follows. But that such a breach of the endoderm must actually take place is evident from the positional relationships of the eggs in the youngest gonophores. This is because, as Fig. 10 indicates by a constricted, short-stalked gonophore (another young gonophore at the same stage is shown from the side in Fig. 20A), they lie between the endodermic tip, which has been transformed into a spadix, and that caused by the size of the eggs to an extremely fine ectodermal cell elongated inner lamella of the bell nucleus (ek"). I hope to be able to fill the gap that my observations show here, at least in part, by developmental processes in male gonophores (Figs. 24 and 25).

In the meantime, the outer lamella of the bell core has nestled itself in a well-known manner in the deepening of the bell cavity of the gonophore wall. The bell shell (u. Fig. 10 and 11) is therefore composed of three thin layers: the outer (exumbrial) ectoderm (Fig. 17 ek.), the endodermal vascular lamella (enl.) and the inner (subumbrial) ectoderm (ek'). In the vascular lamella the four radial vessels (Figs. 10 and 11 c¹ c² c³ c⁴) hollow out early and open into a ring canal (Fig. 16c. c.).

While the eggs now increase considerably in size, at the same time the spadix (sp.) begins to grow around them, and in part to transform itself into a formal egg follicle. I have shown the individual stages of the growth in Fig. 10-12 in three gonophores of different ages seen from above (the distal pole). Figures 10 and 11 relate to gonophores which contain three egg cells. By pressing the same, the spadix is compressed into an equilateral triangle with concave sides (Fig. 10). The corners of the triangle push against the fine ectoderm covering of the manubrium flatten out and reach over to the outside of the eggs. In cross-section, the spadix is shaped like an order star at these stages (Fig. 11). The growth on the outside of the eggs continues to progress (Fig. 12) of a gonophore containing 4 eggs and, secondarily, almost the entire egg except for a circular section of 0.15-0.2 mm in diameter is enclosed into a follicle reshaped spadix. During this, the germinal spot (ov") of the egg condenses into a strongly refractive, spherical or oval nucleus that is more intensely stained with dyes and measures 0.05 mm on fully ripe eggs of 2 mm in size. At the same time, the nucleus moves closer to them the periphery of the egg, precisely at the point that remains free from the growth around the spadix (Fig. 13, 14, 18 and 20). It is covered on the outside by a protoplasmic envelope and the fine ectoderm layer of the manubrium (Fig. 13) The entire part of the egg

⁶⁹ F. Böchmann. Ueber d. Metaraorph. d. Kerne in d. Ovarialeiern d. Ameisen. Verb. Naturh. Ver. Heidelberg N. F. Bd. 3. 1884. id. Ueber die Reifung d. Eier b. Ameisen und Wespen. Festschr. Naturh. Ver. Heidelberg. 1886.

periphery that remains free from the follicular epithelium of the spadix bulges outwards, together with the nucleus, like a wart (Fig. 13, 18. Plate III, Fig. 8).

The part of the spadix (sp. f.) transformed into the follicular epithelium consists of polyhedral or cubic cells, each of which has two nuclei (Fig. 21). The width and height diameters of the cells are approximately the same. That part of the spadix which clings to the ectoderm of the manubrium is significantly thinner (see Figs. 12, 13, 17 and 18).

When discussing the Spadix, I would like to point out two structural relationships, of which no observer has yet thought. The first concerns the appearance of a circular duplication of the endoderm, open in the middle, at the border of the gonophore stalk and manubrium (Figs. 16 and 18 v. g.). They separate the lumen of the manubrium from that of the pedicle cavity. I call this circular valve the "genital valve" (v. g.) and the narrow post that it delimits as the "genital opening" (p. g.).

A second peculiarity relates to the occurrence of a ring canal in the vicinity of the egg periphery, which remains free from the growth of the spadix (Figs. 14 and 20). As fine longitudinal sections through the region in question teach us (Fig. 15), we are dealing with a ring sinus which occurs precisely at the point where the follicular part of the spadix (sp. f.) bends into the endodermal part of the manubrium. Here the endoderm does not lie close to the ectoderm, but rather by retreating it gives rise to the formation of an annular cavity (circ) delimited by the support lamella (st.). The support lamella (lam.) is extremely delicate as a result of the enormous stretch, but it can be found between the egg on the one hand, the follicle wall and the ectoderm of the manubrium on the other. Only in the genus *Lilyopsis* does it take place in a similarly drastic way. The young gonophore (Fig. 16) is encased in a closed bell casing (u), which, as I expressly emphasize, also has no opening at the distal pole (that is, at the point where the ectodermal bell core turned inside). Eggs that grow quickly to considerable size exert a strong pressure on their shells, to which the bell jacket finally yields by tearing at the distal pole and curling into a loop at the junction between the stem and the manubrium (Figs. 18, 19 and 20).

The manubrium is exposed and the gonophore enters its second stage of development. While the layers of the bell mantle were so thin before tearing (Fig. 17) close observation is required to clearly detect them on sections, they form thick, sometimes even multilayered layers after being overlying each other. The latter applies in particular to the inner ectoderm layer of the bell mantle, which develops into the subumbrellar epithelium (Fig. 19). At the point where the subumbrial ectoderm (ek. ') merges into the exumbrial (ek.), an edge bulge of cells is formed, which gives off the appendix of the velum (ve.). The vessels, too, which were thin and elongated before they were torn, widen considerably, as the cross-section of the annular canal (c. c.) and that of a longitudinal section shows the vessel (c.).

For a long time the bell shell remains in the loop-shaped curvature assumed after the tearing (Plate III, Figs. 8 and 9). Only after the eggs have almost reached their final size does it gradually begin to grow over the upper quarter of the enormously stretched manubrium, while at the same time the ectoderm cells of the subumbrella arrange themselves into a single-layered muscle epithelium, a thin layer of gelatinous layer between the endoderm lamella and the exumbrial epithelium is excreted and the velum receives its definitive development.

The mature eggs of the large *Stephanophyes superba* measure no less than 2 mm; in the younger colonies they are considerably smaller. On the living egg there was a finely granulated ectoplasm layer, which also surrounded the nucleus, and could be distinguished from the sap-rich endoplasm; the difference was less evident with preserved eggs. On the other hand, the bright, large vacuoles of the endoplasm can be clearly demonstrated in the latter.

I have not observed the escape of the eggs from the manubrium. The same should happen with all calyphorids in the same manner as I⁷⁰) have indicated for *Muggiaeae Kochii*. Since the

⁷⁰ C. Chun. Ueber die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitzungsber. Berl. Akad. Wissensch. 52. 1882 p. 1160.

observations I made there have been ignored (but Weismann does not think of them), I allow myself to include them here. "The nucleus with the surrounding plasma is usually covered by the adjoining ectoplasm, so that it is located at the bottom of a pit-shaped depression. If one now observes the completely ripe eggs, one observes that the nucleus gradually bulges out and the depression disappears, until it is finally enveloped by the adjacent egg plasma, protruding as a lenticular elevation over the egg periphery. The delicate ectoderm cover is also pushed forward and stretched a little. After a short time, the bulge disappears quickly and the core withdraws so far that a pit-shaped depression is created again. Thus pumping movements are now practiced fairly regularly, about twice a minute, by part of the surface of the egg, which apparently have the purpose of breaking the thin ectoderm membrane and allowing the egg to emerge and fertilize."

At the same point I pointed out that the ripe eggs stand out somewhat from the fine ectoderm membrane which covers the area left free by the follicular epithelium, and that the bodies of direction are perceived in the clear fluid that has accumulated there. Müller⁷¹⁾ was the first to notice these conditions. However, as I have shown, he interpreted them incorrectly, in that he took the whole device for a micropyl apparatus and the directional bodies for invading spermatozoa. Weismann too (l.c. p. 197), who missed my communications, rejects Müller's views for the same reasons.

d. The male primordial bud and the development of the male gonophores.

After the detailed description which has been given of the development of the female gonophores, I can be brief about the developmental processes of the male, since they take place in an analogous way.

The male primordial bud persists for life and is always detectable at the base of the male cluster of gonophores (Plate VII, Fig. 22 g. pr. s). It is covered by a thin ectodermal squamous epithelium and is filled with a multilayered endoderm, which only later separates into the spermatoblasts and into the definitive endoderm cells. Their cavity is related to the body cavity of the trunk.

The male gonophores gradually separate off from it. Fig. 23 shows an early stage where a young gonophore bud is just sprouting from the primitive bud. Its cavity is still connected with that of the primordial bud; it is bordered by cells whose nuclei are elongated oval. As a result, they differ indistinctly from the spermatoblasts (spbl.) as definitive endoderm cells. The bell core with a bell cavity is attached to the top; its inner lamella (ek.") is thicker than the outer (ek'). The bell cavity (c. camp.) quickly begins to expand in the proximal direction (Fig. 22), while at the same time the gonophore assumes a pear shape. On longitudinal sections through these stages (Fig. 24) the separation between elongated endoderm cells (s) and the polyhedral spermatoblasts (spbl.) begins. The ectoderm core (fcup.), located under the inner leaf of the bell nucleus, appears multilayered because the spermatoblasts is straight. The migration of the latter from the endoderm between the two cotyledons takes place very quickly, insofar as even in the case of a little older gonophores (Fig. 25) the entire spermatoblasts between the endoderm tip, which has been transformed into a spadix (sp.), and the inner leaf of the bell core (ek.") are located. The bell jacket has also developed completely and consists of the endodermal vascular lamella (enl), the exumbrial (ek.) and subumbrial (ek') ectoderm. The four radial canals with the ring canal hollow out early in the endoderm lamella (Fig. 22).

The gonophores grow rapidly in length, completely enveloped by the bell mantle. As a result of the pressure of the intensely multiplying spermatoblasts, as is the case with the female gonophores), the bell jacket tears at the free (distal) pole of the gonophore, exposes the manubrium and bends it in exactly the same way in a loop at the border between Stem and manubrium

⁷¹ P. E. Müller. Jagtagelser over nogle Siplionopborer. Kopenhagen 1S71.

constricts (Fig. 26). Only on the gonophores filled with almost ripe spermatozoa does the bell grow secondarily over the initial part of the manubrium, stretching into the small medusa umbrella described above.

In cross-sections through older manubrium one finds the spermatoblasts arranged in rows radiating from the spadix to the periphery. The supporting lamella is supported by tender muscle fibres that cause the slight curvature of the manubrium. The spermatoblasts do not come directly up to the supporting lamella, but they leave a small space free, which is penetrated by numerous radial fibres emanating from the supporting lamella. These can be traced a long way into the mass of the spermatoblasts and seem to be the outgrowths of supporting cells with elongated nuclei.

e. On the relations between gonophores and medusa in siphonophores.

With accustomed acumen, with careful use of the facts offered by the abundant material, Weismann seeks, in agreement with the views of other researchers, to prove that the gonophores with a medusoid structure are to be understood as regressions of medusas and cannot be viewed as ascending series at all. He finds evidence of regressive formation in the structure of the gonophores, in their developmental phenomena and in the migration of the germ cells. He emphasizes that, assuming progressive development, the fact remains unmanageable that wherever the germinal site lies in the endoderm, the sex cells later migrate into the ectoderm after they have moved into the gonophore (1. c. P. 256).

However, Weismann does not hide the fact that the ontogeny of the medusa bud, as it is especially also present in the siphonophores, does not repeat the phyletic development process. In *Hippopodius* and *Galeolaria*, according to his investigations, a "sporophore" sprouts first, filled with endodermal sexual products; by the addition of a distal and proximally advancing bell core, it is transformed into a closed gonophore provided with radial vessels and a ring canal; through the appearance of the "bell mouth" Finally, from the structure of the velum emerges from the bell mantle the umbrella of the medusa, albeit without a mouth or tentacle, which can detach itself from the trunk and swim through pumping movements. "Starting from the basic biogenetic law, says Weismann (p. 258), I see in today's ontogenesis of the medusa bud the reverse sequence of the phyletic stages that were passed through, albeit of course with changes and contractions." Truly, a drastic warning for those who, with exaggerated appreciation of the "basic biogenetic law", demand everywhere the recapitulation of phylogenetic processes in ontogenesis! However, there are seldom cases where the premature overpowering development of the sexual products is as evident as in *Stephanophyes* the further development of the closed gonophore into the medusa.

Weismann then transfers the views gained from the fixed hydroids to the free-floating siphonophores. "The structure of the gonophores, the development of the same by means of a bell core, as it could be demonstrated for all examined forms of siphonophores, leave no doubt that they too are to be understood as regressed medusae. We shall therefore be able to imagine that the ancestral forms of today's siphonophores, as sex carriers, produced freely swimming medusas that detach themselves from the stock, as the genera *Velella* and *Porpita*, perhaps also *Physalia*, still do today" (p. 265) The regression of the medusae to gonophores he mainly uses to equip the siphonophores with formidable weapons in the form of cnidobands. "The sexual animals will undoubtedly be under the protection of the colony more safely than detached from it."

As captivating as Weismann's remarks sound, as convincingly as he shows that the medusae form gonophores in the hydroids, I must accept the possibility of a different view for the siphonophores. I consider it probable that some siphonophores developed progressively from sessile gonophore-free medusas. I have to deny that especially for those families who still produce medusas that can be released from the stem, namely for *Velella* and *Porpita*, represent that they have preserved our original conditions. Such a view would not be in accordance with the previous investigations about the organism and the systematic position of the forms mentioned:

Siphonophores, which give up all active local movement and pass through passive movement in the most obvious way adapting the wind to the surface of the sea are certainly not original forms. Almost all researchers agree that they represent the most complexly built siphonophores - so different and complex that, as is well known, Häckel establishes a diphyletic origin for the siphonophores and the "disconanthen" as he calls the velellids, derived from trachymedusan (pectyllids), while the other siphonophores, the "siphonanths", are said to be derived from anthomedusans (codonids).

I have already referred several times to the adaptations which were caused by the flotation on the surface of the sea for the Velellids. A colony of voracious individuals, which are unable to exercise active swimming movements to obtain food, must be driven quickly over the surface by the wind, even in the slightest breeze, if their existence is not to be endangered. The basic clinoradial shape of the *Velella* body⁷²); the boat-shaped shape of the mantle; the shortening of the long trailing trapping fields to button-like appendages covered with nettle strips; the copious secretion of mucus at the edge of the coat, which complements the action of the tentacles and causes the prey to stick together; the relatively enormous development of the pneumatophores into a chitinous, chambered boat with an inclined sail; the appearance of stigmata on the upper side of the air chambers, which not only allow the air, which has been strongly warmed by the sun, to escape, but at the same time also enable the air in the fine trachea, which surrounds all the polyps, to change through breathing movements of the entire colony⁷³); the formation of a ramified vascular network, which prevents all soft parts exposed to the air from drying out: these are all moments which can only be explained by the perfect adaptation to the stay on the surface of the sea and to a fast sailing over it!

It is also ensured that when there is no wind, which forces the colonies to cherish in the same place for days, unable to acquire plentiful prey by means of elastic strands, the food does not run out: nests of yellow cells (Zooxanthellae), which accumulate in the vessels, convey through their symbiosis, nutrition from the parasites.

Step by step we are able to demonstrate the adaptations and transformations in the organism of the Velellidae and to make them understandable, without having to assume with Häckel a diphyletic origin to explain the aberrant form.⁷⁴) As a further link in the chain of remarkable transformations I also understand the production of free medusae, which develop a tentacle and the genital organs only after separation, as Metschnikoff⁷⁵) has shown. As is well known, they bud on the small gastric tubes, which morphologically correspond perhaps to "genital probes", the terminal opening of which (such an opening on the probes belongs to the "cystons") was used as an opening in the mouth.

It is obvious that a production of gonophore clusters, the manubria of which are swollen by spermatozoa and eggs, would cause considerable stress on the body and impair rapid sailing. In

⁷² Zur Erläuterung dieser Bezeichnung sei auf den Nachtrag von: C. Chun, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel, 1880 p. 312 verwiesen.

⁷³ C. Chun. Die Siphonophoren der Canarischen Inseln. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin. 1888. 44. p. 1145 (5).

⁷⁴ If Häckel had taken into account Metschnikoff's publication on the sexually mature *Velella* medusa (no mention of the same is made at any point in the "Report"), at first glance he had to convince himself of the untenability of his diphyletic derivation of the siphonophores. Everything that Häckel puts forward in support of his view that the "disconanthe" are modified trachomedusas is based on an overestimation of external similarities between the trachomedusa, on the other hand, and need hardly point out that the comparison of the vascular system of the Velellidae with that of the trachomedusas given in the report (p. 35) is again based on vague external similarities. The sexually mature *Velella* medusa has nothing in common with trachomeduses; it is an anthomedusa, the gonads of which mature in the stomach wall. The male medusa has four testes in the stomach wall, the female four gonads, of which only one develops further and produces a single egg. Metschnikoff leaves the sexual products in the ectoderm arise; from his illustrations It seems, however, that they arise in the endoderm and later migrate between the two cotyledons. The egg, like most of the eggs of the siphonophores, is then later surrounded by an endodermal follicular epithelium.

⁷⁵ E. Metschnikoff, Medusologische Mittheilungen. Arb, Zool, Inst. Wien 1886,

addition, as Weismann rightly emphasizes, "with the same effort on the part of the mother stock the self-nourishing medusa, which lives for a long time, produce a greater mass of germ cells than the gonophore, which only fills and empties once." Accordingly, it is of twofold advantage for the organism of the *Veellidae* if free medusas are budded by them.

Now, I ask, is it likely that siphonophores, which breathe through trachea and their overall organization down to the smallest detail, have undergone substantial changes through the abandonment of a free-swimming way of life, preserve our original conditions with regard to the production of medusa? Is the assumption actually absurd and unjustified that precisely in favour of a passive movement of place, to which all the appendages of the colony so obviously adapted, the burden of the manubrium with genital corpos was suppressed and a further development of the gonophore to the medusa took place, which only took place in free life Generative substances produced?⁷⁶⁾

What has been stated here for *Veella* and porpitids also applies in a certain sense to the rhizophysids and *Physalia*. Since I⁷⁷⁾ demonstrated that on the one hand the medusae of *Physalia* detach themselves and that the eggs can only be located in free life, and that on the other hand the same processes apply to the Rhizophysids, I have only been strengthened in my opinion expressed at the time that budding is more free medusa is in correlation with the abandonment of an active swimming movement of the colony. When Weismann sees the motives for the regression of the medusas to gonophores in the equipment of the siphonophores with terrible weapons, I counter that it is precisely the siphonophore equipped with the most formidable weapons, namely the *Physalia*, that shows a production of free medusa. I cannot help but admit the possibility of a progressive development from gonophores for the female medusa of the rhizophysids and *Physalia* that are becoming free.

⁷⁶ If Weismann sees a phyletic reminiscence in the migration of the germ cells from the endoderm into the ectoderm, I allow such a view to apply to those cases where migration between the ectoderm cells actually takes place. In my opinion, the proportions of the siphonophores are such that there is only one immigration between the two cotyledons. In those places where the supporting lamella is clearly detectable due to favorable positional relationships (see Fig. 15, Plate VII), the egg appears to be in the middle of the supporting lamella, insofar as it faces both the follicular epithelium of the endoderm and the ectoderm by a delicate supporting lamella is delimited. It is obvious that this storage of the sexual products is most favourable to the services of the endoderm that delimits the body cavity, such as the need for nutrition and protection of the sexual products. We are, of course, still far from being able to give physiological motives for the complex migrations of the germ cells, and this explains the tendency to see "phylogenetic reminiscences" where otherwise, according to Weismann (in the ontogenesis of the Medusa bud), they are not observed are.

⁷⁷ C. Chun. Ueber die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin. 1882. 5-2 p. 1169 (15).