

Collected

G. Schwalbe

Überreicht vom Verfasser.

SITZUNGSBERICHTE 1886.
XXXVIII.
DER
KÖNIGLICH PREUSSISCHEN
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
ZU BERLIN.

Sitzung der physikalisch-mathematischen Classe vom 22. Juli.

Über Bau und Entwicklung der Siphonophoren.

Von Prof. CARL CHUN
in Königsberg i. Pr.

Über Bau und Entwicklung der Siphonophoren.

Von Prof. CARL CHUN
in Königsberg i. Pr.

Dritte Mittheilung.

(Vorgelegt von Hrn. Fr. E. SCHULZE am 8. Juli [s. oben S. 559].)

1. Über *Diphyes subtilis* n. sp. und deren Endoxiengruppen.

Es mag auf den ersten Blick sehr auffällig scheinen, dass die gemeinste aller Siphonophoren des Mittelmeeres bis jetzt gänzlich unbekannt geblieben ist. Die Zahl der im Mittelmeer vorkommenden Siphonophoren ist ja eine beschränkte und spätere Forscher haben den durch LEUCKART, VOGT, GEGENBAUR, KÖLLIKER, KEFERSTEIN und EHRLERS beschriebenen Arten nur wenig neue Formen hinzugesellt.¹

Ich will im Folgenden versuchen, die Gründe anzuführen, weshalb eine Diphyide, deren Glocken man zu jeder Jahreszeit ebenso häufig, wie die gemeinsten Medusen in dem mit dem Schwebnetz gefischten Auftrieb antrifft, unbeachtet blieb und mich selbst früherhin zu irrthümlichen Deutungen veranlasste.

Nachdem ich nachgewiesen hatte, dass der fünfkantigen Schwimmglocke von *Muggiava Kochii* eine heteromorph gebildete nützenförmige vorausgeht,² so lag die Vermuthung nahe, dass überhaupt für die gesammten Calycophoriden ein solcher Wechsel heteromorpher Glocken charakteristisch sei. Ich versuchte zunächst, es wahrscheinlich zu machen, dass den bisher bekannten Monophyiden, nämlich *Monophyes gracilis* und *M. irregularis* heteromorphe primäre Glocken zukommen.³ Gleichzeitig mit den durch ihre medusenförmigen Glocken ausgezeich-

¹ Von neuen Arten aus dem Mittelmeere wurden späterhin durch METSCHNIKOFF *Praga medusa* und *Stephanomia picta* (= *Halistemma Tergestinum* CLAUS) beschrieben. CLAUS schilderte dann genauer die von HUXLEY und PAGENSTECHER beobachtete *Monophyes gracilis* (*Sphaeronecles* HUXL.) und unterschied sie von *M. irregularis* n. sp. Neuerdings entdeckte er noch eine kleine interessante Physophoride, nämlich die *Agalmopsis utricularia*. Ich habe inzwischen vier neue Siphonophoren aufgefunden, nämlich *Diphyes subtilis*, zwei Arten der Gattung *Lilyopsis* n. g. und eine sehr ansehnliche *Forskalia*. Die ausführliche Beschreibung und Abbildung derselben wird in einer Monographie der Siphonophoren gegeben werden.

² Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften. 1882. I. II. S. 1155.

³ A. a. O. 1885. XXVI. S. 511.

neten beiden Monophyiden trifft man nämlich in dem Auftriebe isolirte Siphonophorenglocken an, die ein winziges Stämmchen mit Anhangsgruppen tragen. Die genauere Beobachtung des Stämmchens zeigte eine mit *Monophyes irregularis* identische Anordnung der Anhangsgruppen. Das Stämmchen sitzt neben der Öffnung des Schwimmsackes an der Basis eines langen Saft- oder Ölbehälters, dessen oberes Ende aufgetrieben ist und den charakteristischen Öltropfen birgt. Die Glocke selbst ist schwach fünfkantig und ähnelt einer oberen Diphyidenglocke. Durch die Identität in der Ausbildung der noch wenig entwickelten Knospengruppen glaubte ich mich zu dem Schlusse berechtigt, dass der medusenförmigen Schwimglocke von *M. irregularis* eine heteromorph gebildete primäre Glocke vorausgehe, welche abgeworfen wird, nachdem die am Anfangstheil des Stämmchens nachweisbare Reserveglocke sich zu dem definitiven Schwimmstück ausgebildet hat.

Gleichzeitig mit der genannten Glocke trifft man kleine Siphonophoren an, welche durch eine mit zwei seitlichen Flügeln ausgestattete Glocke und ein winziges Stämmchen charakterisirt sind, das zwischen den Flügeln über der Subumbrella sich inserirt. Ein Ölbälter fehlt diesen Schwimglocken. Wenn auch die beobachteten Stämmchen noch wenig entwickelte Knospenanhänge aufwiesen, so vermuthete ich doch, dass sie zu den Anhangsgruppen der zweiten Art von *Monophyes*, nämlich *M. gracilis*, sich ausbilden möchten. Da die Stämmchen sich ungemein leicht, meist noch während der Beobachtung, von den genannten Glocken lösten und, da überhaupt diese zarten Siphonophoren kaum einen Tag lang am Leben zu erhalten waren, so gelang es mir leider nicht, die vermuthete Ausbildung der Reserveglocken zu den definitiven Monophyidenglocken zu beobachten.

Als ich im vergangenen Frühjahr zum Zwecke weiterer Studien über die Siphonophoren durch die Munificenz der Königlichen Akademie der Wissenschaften in den Stand gesetzt wurde mich in der Neapler Zoologischen Station aufzuhalten, suchte ich die Lücken in den genannten Beobachtungen zu ergänzen. Wenn auch die abnorme Witterung dem Erscheinen der Siphonophoren wenig günstig war, so traf ich doch regelmässig in dem Auftriebe die beiden in Rede stehenden Glocken mit den kleinen Stämmchen an. Selbst in dem Golfe von Alghero auf Sardinien, der an pelagischen Thieren ausserordentlich arm war, beobachtete ich von pelagischen Colenteraten ausser einer eigenthümlichen Sarsie, deren Beschreibung ich an einer anderen Stelle geben werde, lediglich die genannten Siphonophoren. Es gelang mir bald Stämmchen zu fischen, an denen zahlreichere und weiter entwickelte Knospengruppen auftraten. Die untersten derselben hatten einen Fangfaden differenzirt, dessen Nesselbatterien sowohl bezüg-

lich der Grösse als auch der citronengelben Färbung mit den Batterien der *Monophyes irregularis* übereinstimmen. Ich glaubte hiermit die Beziehungen zu *Monophyes* um so mehr gesichert, als auch CLAUS bei seiner Ableitung der Diphyysen als Anhangsgruppen der Monophyiden sich durch die Identität der Polypen und Nesselbatterien bestimmen liess.

Um so überraschender war die Wahrnehmung, dass solche weiter entwickelte Stämmchen mit den gelben Nesselknöpfen in durchaus identischer Ausbildung an beiden gänzlich verschiedenen Glocken auftraten. War somit die Vermuthung nahe gelegt, dass beide Glocken demselben Thiere angehören möchten, so machten weitere Beobachtungen es trotz der auffälligen Beziehungen zur *M. irregularis* immer unwahrscheinlicher, dass in der That solche obwalten möchten. An der mit zwei flügelartigen Anhängen ausgestatteten und eines Ölbehälters entbehrenden Glocke zeigte nämlich die an dem Anfangstheil des Stämmchens sitzende weiter entwickelte Reserveglocke einen Gefässverlauf, der jedenfalls der definitiven Monophyes-Glocke nicht zukommt, wohl aber für die oberen Schwimmglocken der meisten Diphyiden charakteristisch ist. Da wiederum alle Versuche, die zarten Siphonophoren länger als einen Tag am Leben zu erhalten und dadurch die definitive Form der Reserveglocke zu beobachten, fehlschlagen, so gab ich den Fang mit dem MÜLLER'schen Netze auf (auch die Befestigung eines Glases am Ende des Netzes lieferte, trotz der schonenderen Fangmethode stets nur isolirte Glocken) und versuchte mir durch Schöpfen an der Oberfläche Material zu verschaffen. Ich erhielt auf diese Weise im Ganzen sechs Siphonophorenstämmchen, die alle Zweifel beseitigten.

Beide, bisher nur isolirt beobachtete Glocken, gehören einer neuen Diphyide an und zwar repräsentirt die mit dem Ölbehälter ausgestattete fünfkantige Glocke die obere und die mit vier Kanten versehene, eines Ölbehälters entbehrende, die untere Diphyiden-glocke. Zwei dieser Kanten sind flügelartig ausgezogen und der Öffnung des Schwimmsackes der oberen Glocke zugekehrt.

Beide Glocken hängen an der Insertionsstelle des Stammes zusammen. Sie messen 1 bis 1^m/₄ und schweben in der Ruhelage horizontal mit nach oben gekehrtem Ölbehälter. Zwischen ihnen pendelt der Stamm herab, den ich nur an einem Exemplar von anschaulicher Länge und mit 24 Knospengruppen ausgestattet antraf. Ausserordentlich leicht trennen sich die Glocken; meist geschah dies noch während der Beobachtung oder bereits nach ein bis zwei Stunden. Dann haftet das Stämmchen, wie das früher bereits angedeutet wurde, entweder am unteren Rande der oberen oder zwischen den beiden Flügeln der unteren Glocke. An allen intakten Exemplaren war zwischen beiden

Glocken eine Reserveglocke zu beobachten, die offenbar die leichte Trennung begünstigt; das grösste Exemplar liess neben der bereits weit entwickelten Reserveglocke die Knospe für eine zweite solche erkennen.

Wenn auch die Knospengruppen des Stammes jenen von *M. irregularis* gleichen und auch darin eine Übereinstimmung aufweisen, dass gelegentlich nur Deckschuppe und Genitalglocke angelegt werden, so tritt doch an den am weitesten ausgebildeten Gruppen ein charakteristischer Unterschied in der Ausbildung der Deckschuppe hervor. Sie verliert nämlich ihre kuglige Form, plattet sich nierenförmig ab und beginnt in der für die Diphyiden charakteristischen Weise den Stamm und die übrigen Gehänge mit zwei seitlichen übereinander greifenden Flügeln zu umfassen. Bei beiden Arten von *Monophyes* behält dagegen, wie ich den Beobachtungen von CLAVS ergänzend hinzufüge, die Deckschuppe ihre kuglige Form bis zur definitiven Ausbildung bei. Die letzten Anhangsgruppen des grössten Stämmchens zeigten nun folgenden Bau. Der contractile Magenpolyp besitzt an der Basis den charakteristischen Ektodermwulst und lässt eine zarte, nach der Mundöffnung gerichtete ektodermale Flimmerung erkennen. Der dem Magenpolypen an der Basis ansitzende Fangfaden zeigt an seiner Ursprungsstelle zahlreiche unentwickelte durchsichtige und 18 bis 20 ausgebildete, kurzgestielte und hochgelb gefärbte Nesselknöpfe. Nahezu rechtwinklig zu der Insertionsstelle des Fangfadens liegt etwas oberhalb des letzteren die Genitalknospe mit vier Gefässen und einem Ringkanal. Eine Differenzirung der Geschlechtsproducte in dem Genitalklöppel war nicht deutlich nachzuweisen, wohl aber eine Reserveknospe an der Basis. Ihr gegenüber sitzt seitlich am Stamme die Deckschuppe, welche mit ihren beiden Flügeln das obere Drittel des Magenpolypen bedeckt; der Gefässkanal zieht sich deutlich zu der Anlage des Ölbehälters aus.

Die wenig vorgeschrittene Differenzirung der Geschlechtsproducte liess vermuthen, dass die Anhangsgruppen als Endoxien sich lösen und eine freie Existenz führen würden. Bei der Zartheit der *Diphyes subtilis*, wie ich die neue Art nenne, schien es freilich wenig wahrscheinlich, dass die Endoxienbildung direct constatirt werden könne. Trotzdem gelang ich rascher zum Ziele, als ich vermuthete. Das grösste Stämmchen war nämlich gegen Abend, obwohl es beide Schwimmglocken schon kurz nach dem Einfangen verloren hatte und auf dem Boden des Gefässes lag, noch so kräftig, dass es energisch sich contrahirte und ausdehnte. Ich versetzte es in ein Gefäss mit frischem Seewasser und konnte am nächsten Morgen bereits sechs ausgebildete Endoxiengruppen lebhaft umherschwimmend bemerken. Sie unterscheiden sich von den bisher bekannten Endoxien ziemlich leicht, ähneln aber wiederum in einer Hinsicht auffällig den Diplophysen

der *Monophyes irregularis*. Die Deckschuppe nämlich bildet sich durch ansehnliche und rasche Verdickung der Gallerte zu einem annähernd kugligen Deckstück aus, das fast mit dem gleichen der *Diplophysa* zu verwechseln ist. Von der Seite gesehen besitzt es helmförmige Gestalt und weist in der Mitte einen kurzen, schräg aufsteigenden und relativ weiten Ölbehälter mit den charakteristischen polyedrischen Zellen und einem Öltropfen auf. Scharfe Firsten als letzte Andeutungen der flügel förmigen Ränder, wie sie an den Eudoxiendeckstücken der *Muggiava* und *Diphyes acuminata* vorkommen, fehlen völlig. Während Magenpolyp und Fangfäden keine Veränderung erkennen lassen, so ist hingegen die Genitalglocke rasch herangewachsen. Die Exumbrella ist in vier Kanten ausgezogen, von denen zwei etwas stärkere Ausbildung nehmen. Der Schirmrand springt zwischen letzteren weit vor. Die Gefäßverbindung zwischen Ölbehälter und dem noch ziemlich unansehnlichen Genitalklöppel ist kurz und breit. Oberhalb letzterem entspringen vier Gefässe, welche insofern einen abweichenden Verlauf nehmen, als sie in dem unteren Drittel der Glocke sich gabeln und durch bogenförmige Commissuren in Verbindung setzen. Von der Mitte jeder Commissur geht dann ein kurzer radialer Stamm zu dem Ringkanal ab.

Nachdem ich auf die Eudoxiengruppen der *Diphyes subtilis* aufmerksam geworden war, so gelang es mir bald, dieselben in grosser Zahl und ziemlich constant in dem Auftriebe aufzufinden. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den älteren und jungen Eudoxien beruht, abgesehen von der ansehnlichen Entwicklung des mit reifen Eiern oder Sperma erfüllten Genitalklöppels auf dem abweichenden Gefässverlauf der Genitalglocken. Späterhin lassen sich nämlich nur noch vier Radialgefässe nachweisen, während die interradianalen Stämme mit ihren bogenförmigen Verbindungen rückgebildet werden und nur als feine Linien auf der Subumbrella erkennbar sind. Neben der Genitalglocke treten stets eine oder zwei Ersatzknospen für die späteren Glocken auf.

Die von mir soeben geschilderten Eudoxiengruppen sind, wie ich mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen darf, bereits vor langer Zeit von WILL in seinen *Horae Tergestinae* p. 82, Taf. II Fig. 30 beschrieben und abgebildet worden. WILL fasst nach dem Vorgange von ESCHSCHOLTZ die sogenannten monogastrischen Diphyiden unter dem Gattungsnamen *Ersaea* zusammen und erwähnt dreier adriatischer Formen, nämlich *Ersaea pyramidalis*, *truncata* und *elongata*. Dass seine *Ersaea truncata* mit der von GEGENBAUER beschriebenen *Diplophysa inermis* identisch sein dürfte, heben sowohl GEGENBAUER¹ wie CLAUD²,

¹ Beiträge zur Kenntniss der Schwimmpolypen 1854 S. 10.

² Schriften zoologischen Inhalts II die Gattung *Monophyes* und ihren Abkömmling *Diplophysa*. 1871.

der ihre Zugehörigkeit zu *Monophyes gracilis* erkannte, hervor. Ich selbst wies nach, dass die *Ersaea pyramidalis* identisch ist mit der von Busch beschriebenen *Eudoxia Eschscholtzii*, und dass sie die frei gewordenen Anhangsgruppen der *Muggiaca Kochii* repräsentirt. So bliebe dann noch als einzige bisher in ihren Beziehungen zu Monophyiden bez. Diphyiden noch nicht aufgeklärte Eudoxia des Mittelmeeres die *Ersaea elongata* übrig. Ein Blick auf die allerdings ungenügende Beschreibung und Abbildung lässt indessen kaum daran zweifeln, dass die *Ersaea elongata* Will's identisch ist mit den soeben geschilderten Eudoxiengruppen und demgemäss dem Entwicklungscyklus von *Diphyes subtilis* zugehört.

Mit dem Nachweis, dass die *Diphyes subtilis* eine selbständige und wohl charakterisirte Art repräsentirt, welche allerdings so viele Ähnlichkeiten an ihren Anhangsgruppen mit den Monophyiden darbietet, dass eine Täuschung erklärlich war, bevor der Zusammenhang beider Glocken beobachtet wurde, dürfte es doppelt von Interesse sein den Entwicklungsgang der Monophyiden zu beobachten. Mir ist es bis jetzt nicht geglückt, gleichzeitig völlig reife männliche und weibliche Diplophysen zu erhalten und eine künstliche Befruchtung vorzunehmen. Es bleibt somit noch der Nachweis zu führen, ob denselben nach Analogie der Entwicklung von *Muggiaca Kochii* eine heteromorphe primäre Glocke zukommt, die abgestossen wird, oder ob die definitive Glocke gleich von vornherein am Embryo angelegt wird und eine primaere repräsentirt.

Dass die gemeinste aller Diphyiden und im Mittelmeer offenbar am weitesten verbreitete bisher unbeachtet blieb, wird aus der obigen Darstellung einigermaassen erklärlich sein. Ihre Glocken wurden nie im Zusammenhang beobachtet, die gelegentlich vorkommenden kleinen Stämmchen wurden übersehen und bei der Fülle im Auftriebe sich umhertreibender isolirter Siphonophoren-Glocken schenkte man jenen keine Aufmerksamkeit, deren Herkunft zweifelhaft war.

II. Über die Eudoxiengruppen der Calycophoriden.

»Unsere Kenntnisse über Eudoxien und Diphyiden sind im Augenblick noch so unvollständig, dass wir es nicht einmal wagen können, die einzelnen bis jetzt beschriebenen Eudoxien auf ihre Diphyidenformen zurückzuführen«: so schreibt LEUCKART in seinen trefflichen Untersuchungen über Siphonophoren (1853 S. 69), in denen er überzeugend die Abstammung der *Eudoxia cuboides* von *Abyla pentagona* darthut. Inzwischen sind unsere Kenntnisse wesentlich vollständiger geworden, und wir vermögen jetzt von sämmtlichen aus dem

Mittelmeer beschriebenen Eudoxiengruppen die Zugehörigkeit zu Monophyiden und Diphyiden mit Sicherheit anzugeben. Ebenso sicher ist es andererseits, dass eine grosse Zahl von Diphyiden keine Eudoxien producirt.

Der Erste, welcher einen Zusammenhang zwischen den Eudoxien und den Anhangsgruppen der Diphyiden vermuthete, war Sars. In seiner ausgezeichneten Fauna littoralis Norvegiae 1846 gelangt er bei der Darstellung der *Diphyes truncata* zu der Ansicht, dass die Eschscholtz'schen Gattungen *Ersaea* und *Eudoxia* aus dem Systeme gestrichen werden müssten, weil sie abgerissene Anhangsgruppen von Diphyiden repräsentirten. LEUCKART, GEGENBAUR und VOGT wiesen dann unabhängig von einander nach, dass die *Eudoxia cuboides* mit ihren charakteristischen würfelförmigen Deckstücken der *Abyla pentagona* zugehört und alle drei Forscher gelangen zu der Ansicht, dass die »monogastrischen Diphyiden« als selbständige Arten nicht aufrecht zu erhalten seien. LEUCKART bezog weiterhin mit Recht die allgemein verbreitete *Eudoxia campanula* auf *Diphyes acuminata*. Späterhin wies dann CLAUS (a. a. O.) nach, dass die *Diplophysa inermis* die freischwimmenden Anhangsgruppen von *Monophyes gracilis* repräsentirt, und dass eine mit einem kleineren Deckstück ausgestattete *Diplophysa* zu *M. irregularis* gehört. Mir selbst gelang es dann die *Eudoxia Eschscholtzii* als Abkömmling der *Muggiaca Kochii* nachzuweisen und, wie ich soeben darlegte, die *Ersaea elongata* auf *Diphyes subtilis* zurückzuführen. Ich stelle in folgender Tabelle die Eudoxien des Mittelmeeres und die zugehörigen Monophyiden und Diphyiden zusammen:

1. <i>Cuboides citreus</i> (?) QUOY u. GAIMARD	{ <i>Abyla pentagona</i> ESCHSCHOLTZ (LEUCKART, GEGENBAUR, VOGT 1853),
<i>Eudoxia cuboides</i> LEUCKART	
2. <i>Eudoxia Messanensis</i> GEGENBAUR	{ <i>Diphyes acuminata</i> LEUCKART (LEUCKART 1853),
<i>Eudoxia campanula</i> LEUCKART	
3. <i>Ersaea truncata</i> WILL	{ <i>Monophyes gracilis</i> CLAUS (CLAUS 1874),
<i>Diplophysa inermis</i> GEGENBAUR	
4. <i>Ersaea pyramidalis</i> WILL	{ <i>Muggiaca Kochii</i> CHUN (CHUN 1882),
<i>Eudoxia Eschscholtzii</i> BUSCH	
5. <i>Ersaea elongata</i> WILL	<i>Diphyes subtilis</i> CHUN.

Die fünf hier angeführten Eudoxienformen sind im Mittelmeer weit verbreitet und gemein. Es ist nicht zu leugnen, dass überhaupt die Loslösung der Anhangsgruppen von dem Stamme die geographische Ausbreitung begünstigt. Was die Geschlechtsverhältnisse derselben und den ständigen Ersatz der Genital-Schwimglocken anbelangt, so verweise ich auf meine früheren Bemerkungen.¹

¹ Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Berlin 1885 S. 14.

Für alle übrigen Diphyiden des Mittelmeeres (von einigen noch wenig bekannten Arten abgesehen) muss ich eine Production von Eudoxien in Abrede stellen. So reifen, wie das die früheren Beobachter übereinstimmend darstellen, bei *Galeolaria (Epibulia) aurantiaca* die Geschlechtsproducte am Stamme, bevor eine Loslösung der Gruppen stattfindet. Dasselbe gilt, wie GEGENBAUR¹ bereits constatirte und wie ich mehrfach zu bestätigen Gelegenheit fand, für *Diphyes turgida*. Auch *Praya maxima* bildet keine Eudoxiengruppen. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, dass die vollkommen geschlechtsreifen Exemplare derselben an fast sämmtlichen Anhangsgruppen des Stammes gleichzeitig reife Eier und Samenfäden erkennen lassen; eine Wahrnehmung, die ich durch Untersuchung zweier grosser *Praya* in diesem Frühjahr bestätigen konnte. So blieben denn von Diphyiden schliesslich nur noch jene Formen übrig, welche ich wegen des Besitzes von »Special-Schwimmglocken« zu der Gattung *Lilyopsis* vereinigte. Zu ihnen gehört die von Vogt entdeckte *L. (Praya) diphyes*, *L. (Praya) medusa* METSCHNIKOFF und zwei von mir neu aufgefundene Arten, deren eine ich bereits als *L. rosea* beschrieb. Wenn ich auch die beiden ersteren Arten nicht selbst zu untersuchen Gelegenheit fand, so muss ich doch für sie ebensowohl wie für die letzteren eine Eudoxienbildung in Abrede stellen. Nicht nur sind nie die isolirten Anhangsgruppen derselben beobachtet worden, sondern bei ihnen allen reifen die Geschlechtsproducte in Gonophorentrübchen am Stamme. Es scheint mir demgemäss der Satz berechtigt zu sein, dass allen jenen Diphyiden eine Bildung von Eudoxien abgeht, deren Geschlechtsproducte, sei es nur an den letzten Anhangsgruppen, sei es in grösserer Ausdehnung am Stamme reifen. Im Gegensatz zu den eben erwähnten Arten sind die oben angeführten Monophyiden und Diphyiden dadurch charakterisirt, dass die Geschlechtsproducte erst nach Loslösung der Eudoxiengruppen zur Reife gelangen.

¹ Über *Diphyes turgida*, Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854 Bd. 5 S. 447. GEGENBAUR erwähnt keinen Olbehälter an der oberen Schwimmglocke, auch KEFERSTEIN und EHLERS stellen ausdrücklich die Existenz eines solchen in Abrede. Ein solches Verhalten würde unter allen Diphyiden allein für *D. turgida* charakteristisch sein. Ich habe mich jedoch überzeugt, dass ein solcher, wenn auch von geringer Grösse (er misst kaum einen Millimeter), oberhalb der Insertion des Stammes vorhanden ist.

Chun 1886

[Google Translation with a few amendments]

I. On *Diphyes subtilis* n. sp. and its eudoxid group.

It may seem very remarkable at first sight that commonest of all siphonophores in the Mediterranean up to now has remained completely unknown. The number of described species of siphonophores occurring in the Mediterranean is limited and later researcher such as LEUCKART, VOGT, GEGENBAUR, KÖLLIKER, KEFERSTEIN and EHLERS have added only a few new ones.

I want to try in the following, to state the reasons why a diphyid, whose bells one finds in the plankton fished with a buoyant net during each season just as frequently as the commonest medusa, remained unconsidered and caused me earlier to make erroneous interpretations about it.

After I had proven that cap-shaped nectophore formed by *Muggiaea kochi* precedes the five ridged heteromorphic swimming bell, and thus the assumption was clear that for all calycophorids such a change to heteromorphic bells was characteristic. I tried firstly, to make it plausible, that some known monophyids, namely *Monophyes gracilis* and *M. irregularis*, also develop primary heteromorphic bells. At the same time along with the medusa-like bells that distinguish both monophyids one finds isolated siphonophoran bells in the plankton, bearing some minute stems with groups of appendages. A more detailed examination of the stems showed them to have an identical arrangement of the groups of appendages as *Monophyes irregularis*. The stem sits beside the opening of the nectosac at the base of a long juice or oil reservoir [somatocyst], its upper end being inflated and containing the characteristic oil droplets. The bell is weakly five ridged and resembles an upper [anterior] diphyid bell. Through the identification during culture of the still slightly developed groups of buds I believed myself ultimately entitled to state that the medusa-like swimming bell of *M. irregularis* is preceded by a primary heteromorph bell, which is then detached, after the reserve bell found on the initial part of the stem had developed into the definitive swimming piece.

At the same time along with these aforementioned bells one finds small Siphonophora, which are characterised by a bell equipped with two lateral wings and a tiny characteristic stem that is inserted between the wings of the subumbrella. An oil reservoir is absent in these swimming bells. Even if the observed small stems showed only the slightly developed bud appendages, nevertheless I assumed that they would develop into the groups of appendages of the second species of Monophyes, i.e. *M. gracilis*. The stem itself uncommonly easily, usually whilst under observation, detached itself from the bells and, since this tender siphonophore could hardly be kept alive for longer than a day, then unfortunately it was impossible for me to observe the assumed development of the reserve bells into the definite monophyid bells.

As I in past springs for the purpose of further studies on siphonophores, through the munificence of the Royal Academy of Sciences, the conditions were appropriate for me to visit the Naples Zoological Station, I sought to supplement the gaps in the observations mentioned. Even if the abnormal weather little favouring the appearance of siphonophores, nevertheless I regularly found in the plankton the two bells with the small stems. Even in the Gulf, from Alghero or Sardinia, which was extraordinarily poor in pelagic animals, I observed amongst the pelagic coelenterates, apart from the characteristic *Sarsia*, the siphonophores mentioned, whose description I gave in another place. I succeeded in netting some stems on which more numerous and further developed groups of buds arose. For the lowest of these a catch thread had differentiated, its cnidoband, with regard to both its size and the yellow-gold colouring of its batteries,

agreed with those of *Monophyes irregularis*. I believed thereby that the relationship with *Monophyes* was all the more secure as CLAUS, during his demonstration that the *Diplophysa* were groups of appendages of the monophyids, determined this by the identity of the polyps and cnidobands.

All the more surprisingly was the perception that such well-developed stems with yellow cnidobands arose through the course of identical development for both completely different bells. If the supposition, therefore, was suggested that both bells might belong to the same animal, so other observations made it, in spite of the remarkable relations with the *M. irregularis*, less likely and less likely that, indeed, those might prevail. In a bell equipped with two wing-shaped appendages and being without a somatocyst, if in addition situated on the beginning part of the little stem is a developing reserve bell a canal course, in any case, does not belong to the definitive *Monophyes* bell, but is probably typical, however, of the upper swimming bell of a diphyid. There again all attempts to maintain alive the fragile siphonophore for longer than a day and to observe thereby the definitive form of the reserve bell failed, so I gave attention to the catch from the Müller's nets (also the attachment of a glass flask at the end of the net supplied, despite the more careful catch method, only isolated bells) and by trying to provide drawings of the surface material. I usually received in this way six siphonophoran stems, so all doubts were eliminated.

Both bells, so far only observed in isolation, belonged to a new diphyid characterised by the five ridged upper bell equipped with the oil reservoir and with the four ridged lower diphyid bell, without an oil reservoir. Two of these edges are wing-shaped and turned toward the opening of the nectosac of the upper bell.

Both bells are connected at the insertion point of the stem. They measure 1 to 1.4 cm and at rest float in a horizontal position with oil reservoir turned upward. Between them the stem hangs down, which I noted only for a specimen of substantial length and equipped with 24 groups of buds. It is extraordinarily easily to separate the bells; usually this happened during observation or after a couple of hours. Then the stem, as had already been suggested above, remained attached to either the lower facet of the upper or between the two wings of the lower bell. On all intact specimens a reserve bell was to be observed between both bells, thus obviously favouring the easy separation; the largest specimen showed the bud for a second beside the already well-developed reserve bell.

Even if the bud groups of the trunk resemble those of *M. irregularis* and also show in it a correspondence that now and then only bract and sexual bell are present, a typical difference appears, nevertheless, in the most developed groups in the construction of the bract. It loses its spherical shape, becoming flattened and kidney-shaped and begins to cover the stem and the other appendages with two laterally attached wings one above the other, in a way characteristic of the diphyids. With both species of *Monophyes* in contrast, supplementing the observations of Claus, the bracts retain their spherical shape even for the most well-developed. The last groups of appendages of the largest stem showed now the following construction. The contractile gastrozoid possesses the characteristic ectodermal swelling at its basis and reveals a fine ciliation directed toward the mouth opening. At the base of the oldest gastrozoids is attached the tentacle, which shows at its base numerous undeveloped transparent cnidobands and 18 to 20 well-developed ones with short pedicles and bright yellow in colour. Almost at a right-angle to the point of insertion of the tentacle and slightly above the latter lies the genital bud with four canals and a ring canal. A differentiation of the sexual products in the manubrium was not clearly proven, but probably a reserve bud develops at its base. On the opposite side of the stem sits the bract, whose two wings cover the upper third of the gastrozoid;

its phyllocyst resembles the somatocyst of the nectophore. [Note: No figures at all in this paper].

The little advanced differentiation of the sex products suggested that the cormidial groups would break away as eudoxids and lead a free existence. Given the delicacy of the *Diphyes subtilis*, as I call the new species, it certainly seemed improbable that the formation of eudoxids could be directly established. Still, I got there faster than I thought. The largest stem was so strong towards evening, although it had lost both swimming bells shortly after being caught and was lying on the bottom of the vessel, still so strong that it vigorously contracted and expanded. I put it in a vessel with fresh seawater and the next morning I could already see six developed eudoxid groups swimming around lively. They differ quite slightly from previously known eudoxid, but again in one respect strikingly resemble the *Diplophysas* of *Monophyes irregularis*. The bract is formed by the considerable and rapid thickening of the mesogloea into an approximately spherical bract, which can almost be confused with that of the *Diplophysa*. Seen from the side, it has a helmet-shape and in the middle has a short, sloping and relatively wide phyllocyst with the characteristic polyhedral cells and an oil drop. Sharp ridges as the last hints of the wing-shaped edges, as they occur on the eudoxid bracts of the *Muggiaea* and *Diphyes acuminata*, are completely absent. While the gastrozoid and tentacle show no change, the genital bell, on the other hand, has grown rapidly. The exumbrella is drawn out in four ridges, two of which are somewhat stronger. The edge of the mouth protrudes between the latter. The vascular connection between the phyllocyst and the rather unsightly genital manubrium is short and wide. Above the latter, four vessels arise, which take a different course insofar as they fork in the lower third of the bell and connect through arched commissures. From the centre of each commissure, a short radial stem branches off to the ring canal.

After I became aware of the eudoxid groups of the *Diphyes subtilis*, I soon managed to find them in large numbers and quite constant at the surface. A major difference between the older and young eudoxids, apart from the considerable development of the genital manubrium filled with ripe eggs or sperm, is due to the different course of the canals of the genital bells. Later, only four radial vessels can be identified, while the interradial stems with their arched connections are re-formed and can only be recognized as fine lines on the subumbrella. In addition to the genital bell, there are always one or two replacement buds for the later bells.

The eudoxid groups I have just described are, as I can very probably assume, long ago by Will in his *Horae Tergestinae* p. 82. Plate II Fig. 30 has been described and illustrated. According to Eschscholtz, Will summarizes the so-called monogastric diphyids under the generic name *Ersaea* and mentions three Adriatic forms, namely *Ersaea pyramidalis*, *truncata* and *elongata*. Both Gegenbaur and Claus, who recognized their affiliation with *Monophyes gracilis*, emphasize that his *Ersaea truncata* should be identical to the *Diplophysa inermis* described by Gegenbaur. I myself demonstrated that the *Ersaea pyramidalis* is identical to the *Eudoxia Eschscholtzii* described by Busch and that it represents the attachment groups of the *Muggiaea Kochii* that have become free. So it would remain only one *Eudoxia* of the Mediterranean in whose relationship with monophyids or diphyids has not yet been elucidated left, namely *Ersaea elongata*. However, a look at the inadequate description and illustration leaves little doubt that the *Ersaea elongata* Will's is identical to the eudoxid groups just described and, accordingly, belongs to the development cycle of *Diphyes subtilis*.

With the proof that the *Diphyes subtilis* represents an independent and probably characteristic species, which however shows so many similarities with the monophyids in its groups of appendages, that a deception was explicable before the connection of both

bells was observed, it might be doubly of interest to observe the course of development of the monophyids. Up to now I have been unsuccessful at obtaining at the same time completely ripe male and female *Diplophysas* and enabling artificial fertilization. Thus the proof is still lacking as to whether, after analogous situation for *Muggiaea kochi*, a heteromorphic primary bell comes to be developed, and is lost or whether the definitive bell is retained on the embryo from the beginning and is a primary representative.

The fact that the most common of all diphyids and apparently the most widespread in the Mediterranean has so far been ignored, can be somewhat explained from the above illustration. Their bells were never observed in context, the occasional small stems were overlooked, and with the abundance of isolated siphonophore bells floating around at the surface, no attention was paid to those whose origin was doubtful.

II. About the eudoxid groups of the calycophorids.

"Our knowledge of eudoxids and diphyids is so incomplete at the moment that we cannot even dare to trace the individual eudoxid described so far to their diphyid forms"; This is what Leuckart wrote in his excellent studies on siphonophores (1853 p. 69), in which he convincingly describes the lineage of the *Eudoxia cuboides* from *Abyla pentagona*. In the meantime, our knowledge has become considerably more complete, and we are now able to state with certainty that all eudoxid groups described in the Mediterranean belong to monophyids and diphyids. On the other hand, it is equally certain that a large number of diphyids do not produce eudoxids.

The first to suspect a link between the eudoxid and the diphyid cormidial groups was Sars. In his excellent *Fauna Littoralis Norvegiae* 1846, when depicting *Diphyes truncata*, he came to the view that the Eschscholtz genera *Ersaea* and *Eudoxia* had to be deleted from the system because they represented torn off groups of diphyids. Leuckart, Gegenbaur and Vogt then independently demonstrated that the *Eudoxia cuboides* with their characteristic cube-shaped bracts belonged to *Abyla pentagona*, and all three researchers came to the view that the "monogastric diphyids" could not be maintained as independent species. Leuckart continued to rightly refer to the common *Eudoxia campanula* as *Diphyes acuminata*. Later Claus (as cited above) then proved that the *Diplophysa inermis* represents the free-swimming attachment groups of *Monophyes gracilis*, and that a *Diplophysa* with a smaller bract belongs to *M. irregularis*. I then succeeded in proving *Eudoxia Eschscholtzii* as a descendant of *Muggiaea Kochii* and, as I have just explained, attributed *Ersaea elongata* to *Diphyes subtilis*. In the following table I compile the eudoxids of the Mediterranean and the associated monophyids and diphyids:

- | | |
|---|---|
| 1. <i>Cuboides citreus</i> (?) Quoy u. Gaimard) | = <i>Abyla pentagona</i> Eschscholtz (Leuckart, |
| <i>Eudoxia cuboides</i> Leuckart | Gegenbaur, Vogt, 1853) |
| 2. <i>Eudoxia Messanensis</i> Gegenbaur) | = <i>Diphyes acuminata</i> Leuckart |
| <i>Eudoxia campanula</i> Leuckart | (Leuckart 1853), |
| 3. <i>Ersaea truncata</i> Will) | = <i>Monophyes gracilis</i> Claus |
| <i>Diplophysa inermis</i> Gegenbaur | (Claus 1874), |
| 4. <i>Ersaea pyramidalis</i> Will) | = <i>Muggiaea Kochii</i> Chun (Chun |
| <i>Eudoxia Eschscholtzii</i> Busch | 1882), |
| 5. <i>Ersaea elongata</i> Will | = <i>Diphyes subtilis</i> Chun. |

The five forms of eudoxid listed here are widespread and common in the Mediterranean. It cannot be denied that the detachment of the groups from the stem at all

favours their geographical spreading. Regarding their gender relations and the constant replacement of the genital floating bells, I refer to my earlier remarks.

For all the other diphyids of the Mediterranean Sea (apart from a few little-known species) I have to deny the production of eudoxids. As earlier observers unanimously show, in *Galeolaria (Epibulia) aurantiaca*, the sex products mature on the stem, as the previous observers agree, before the groups become detached. The same is true, as Gegenbaur has already stated and as I have had several occasions to confirm, for *Diphyes turgida*. *Praya maxima* also does not form any eudoxid groups. I have pointed out earlier that the fully sexually mature specimens of the same can be seen in almost all the ancillary groups of the stem at the same time as ripe eggs and sperm; a perception that I was able to confirm by examining two large *Praya* this spring. So all that remained of diphyids were those forms that I combined to form the genus *Lilyopsis* because of the possession of "special floating bells". Among them are the *L. (Praya) diphyes*, *L. (Praya) medusa* Metschnikoff discovered by Vogt and two new species that I have just discovered, one of which I have already described as *L. rosea*. Even if I did not find the opportunity to examine the first two types myself, I have to deny the formation of eudoxids for them as well as the latter. Not only have isolated cormidial groups never been observed, but in all of them the sex products in the gonophore manubria ripen on the trunk. It seems to me, therefore, justified in the proposition that all those diphyids derive the formation of eudoxids, whose sex products mature, whether only the terminal groups of appendages, or to a greater extent on the stem. In contrast to the species just mentioned, the monophyids and diphyids listed above are characterized in that the sex products reach mature only after the eudoxid groups have been released.