

Die larvalen Verhältnisse der Siphonophoren in neuer Beleuchtung

Von

Fanny Moser

Mit Taf. I—III und 35 Figuren im Text und
auf Taf. IV, V (Fig. 10, 11, 15—22, 24, 29)



STUTTGART 1924
E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung
(Erwin Nägele) G. m. b. H.

Noch heute gilt, was Gegenbaur und Claus vor mehr wie einem halben Jahrhundert feststellten, daß die Entwicklungsgeschichte der wenigst erforschte und dunkelste Teil unseres Wissens von den Siphonophoren ist. Noch heute wie damals sind „einzelne bestrebt, diese Lücke durch Vermutungen auszufüllen“. An dieser Tatsache hat die Zeit wenig geändert. Unsere Kenntnisse namentlich der larvalen Verhältnisse sind mehr wie dürftig geblieben, und trotzdem stützt sich hauptsächlich auf sie die ganze jetzige Auffassung des morphologischen Aufbaues und der Organisation der Siphonophoren. Und sie sind es auch, die die Hauptgrundlage für die phylogenetische Ableitung und Entwicklung dieser merkwürdig vielgestaltigen Ordnung bilden. Diese auffallende Disproportion zwischen Theorie und Tatsachen hängt in der Hauptsache mit den ungewöhnlichen Schwierigkeiten zusammen, die die Beschaffung entsprechenden Materials bereitet. Alle Forscher sind sich über die geringen Erfolge ihrer diesbezüglichen Bemühungen einig. So sind auch meine eigenen Züchtungsversuche mehr oder weniger gescheitert.

Von *D. sieboldi* Kölliker allerdings konnte ich im Frühjahr 1913 in Villefranche und 1914 in Neapel nahezu reife Kolonien — ich gebrauche das Wort „Kolonie“, ebenso wie „Organe“, im folgenden aus Bequemlichkeit, und lasse vorläufig die Frage ganz beiseite, ob die Siphonophoren als Kolonien oder als Einzelindividuen aufzufassen sind — beschaffen, die Beendigung der Entwicklung der Cormidien und deren Ablösung als Eudoxien beobachten und letztere bis 14 Tage am Leben erhalten. Reif waren sie trotzdem nicht. Bei Eudoxien-produzierenden Formen ist nämlich, das muß gleich hier betont werden, zweierlei Reife zu unterscheiden. Die Reife der Kolonie, die zur Ablösung der Cormidien führt, und jene der Eudoxie, die eigentliche Geschlechtsreife. Beide treten, nach meinen Untersuchungen, je nach der Art zu sehr verschiedenen Zeiten ein, früher oder später, wobei allerdings auch die Jahreszeit, die Witterung, vielleicht das Geschlecht von Einfluß sind. Dementsprechend trennt ein längerer oder kürzerer Zeitraum beide Stadien, wodurch die Untersuchung entsprechend erschwert oder erleichtert wird. So waren damals in Neapel in den Monaten März und April, die sehr kalt waren, die frisch abgelösten Eudoxien noch sehr weit von der Reife entfernt, d. h. klein und der Klöppel noch ganz unentwickelt; das gleiche war der Fall im vergangenen, ebenfalls sehr kalten Frühjahr in Villefranche. Mitte Mai dagegen, als das Wetter wärmer wurde, traten auch Kolonien mit älteren Cormidien auf, die daher dicht vor der Geschlechtsreife standen. Diese Eudoxien waren entsprechend größer, oft nahezu doppelt so groß, und das Manubrium füllte als langer, dicker Zapfen die Subumbrella bereits ziemlich aus. Die vollständige Reife erfolgte dann ganz rasch, in wenigen Tagen, und wäre die Befruchtung hier wahrscheinlich gelungen (ich mußte damals abreisen), während bei den anderen Eudoxien alle diesbezüglichen Bemühungen daran scheiterten, daß es absolut nicht

glücken wollte, sie zur Weiterentwicklung zu bringen, obwohl sie bis zuletzt anscheinend gesund waren. Sie schwammen beweglich und munter in den betreffenden Behältern herum und angelten mit ausgebreiteten Tentakelapparat.

Nicht besser erging es mir mit *H. luteus* Q. et G., der zweiten Form, die damals in Neapel sehr zahlreich auftrat, während ich sie das vergangene Jahr in Villefranche überhaupt nicht zu Gesicht bekam. Für die Untersuchung ist sie insofern sehr günstig, als sie sich leicht längere Zeit in Gefangenschaft halten lässt und sehr widerstandsfähig ist, z. B. gegen Verletzungen. So kann man ihr, wie ich mit Erstaunen feststellte, sämtliche Glocken nehmen, ohne sie in ihrem Wohlbefinden zu stören. Dadurch wird es möglich, im einzelnen das auffallend rasche Heranwachsen der, von der Schwimmäule allein übriggebliebenen Knospen zu funktionierenden kleinen Glocken und die, sonst ganz versteckte Vermehrung der Cormidien näher zu beobachten. Keines der gefangenen Exemplare war reif, und bei keinem wollte sich die Reife erzielen lassen. Auch *Metschnikoff*, der Meister embryologischer Forschung, machte die Erfahrung, daß diese Art besonders ungünstig ist für derartige Untersuchungen wegen der Schwierigkeit, entwicklungsfähige Eier zu erhalten und aufzuziehen.

Mit den übrigen, mehr oder weniger gemeinen Arten, die damals in Neapel zahlreich auftraten, hatte ich ebenfalls kein Glück, so mit *M. irregularis* Claus, *Sph. köllikeri* Huxley, *Ph. hydrostatica* Forskål, *F. contorta* (Vogt) und *Hal. pictum* Metschn. Von der vierten Art z. B. wurde nur und zwar nicht in Neapel, sondern seinerzeit in Villefranche ein einziges, nahezu reifes Exemplar gefangen; alle anderen waren, trotz oft beträchtlicher Größe, noch ganz unreif. Dieses eine Exemplar war merkwürdigerweise, der Größe nach, viel jünger, nämlich viel kleiner, wie die meisten anderen, und doch war sein ganzes distales Drittel nahezu reif. Auch das zeigt, wie sehr die Reife von verschiedenen, noch unbekannten Faktoren abhängt, unter denen das Alter durchaus nicht immer die erste Rolle spielt. Sogar die einzelnen Teile besitzen hierin eine gewisse Selbständigkeit. Bei *Pr. cymbiformis* D. Ch. z. B. fällt, nach meinen Beobachtungen, die Reihenfolge der Cormidien durchaus nicht immer mit der entsprechenden Höhe der Entwicklung zusammen; man findet häufig jüngere Cormidien weiter in der Geschlechtsreife fortgeschritten, wie die nächstfolgenden älteren. Oft macht sich auch ein längerer Stillstand in der Entwicklung geltend, trotzdem ununterbrochen ein lebhafter Nachschub junger Cormidien von der Knospungszone aus stattfindet; das habe ich namentlich bei *D. sieboldi* beobachtet. Dadurch kommen zahlreiche, hintereinander gelegene Cormidien auf nahezu oder sogar ganz gleiche Entwicklungsstufe zu stehen. Besonders in der Mitte des Stammes ist das der Fall, während Anfang und Ende immer einen mehr oder weniger erheblichen Unterschied von einem Cormidium zum anderen erkennen lassen. Im einzelnen zeigen sich hier die verschiedensten Modifikationen, je nach der Art, wobei die Länge ihres Stammes und die besondere Entwicklung ihrer Hauptglocken eine Hauptrolle spielen. Das, was ich als das relative Entwicklungstempo bezeichne, nämlich das Entwicklungstempo eines Organes oder Teiles im Verhältnis zu dem der anderen Organe und zur übergeordneten Einheit wie den Cormidien, wird also von den verschiedensten Faktoren beeinflußt, wodurch natürlich die embryologische Untersuchung entsprechend erschwert und kompliziert wird.

Trotz dieser Schwierigkeiten, die nur unter besonders glücklichen Umständen und bei großer Erfahrung und Ausdauer überwunden werden können, sind in neuerer Zeit eine Reihe Beobachtungen gemacht worden, die ein eigenartiges Licht auf die larvalen Verhältnisse der Siphonophoren werfen. In Verbindung mit den von mir in Neapel gefundenen Larven und Jugendstadien und meinen anderweitigen Untersuchungen müssen sie zu einem vollständigen Umschwung unserer Auffassung der

Organisation und des morphologischen Aufbaues dieser schwer verständlichen Ordnung, die schon so viel Kopfzerbrechen verursacht hat, führen. Das soll im folgenden nachgewiesen werden, wobei ich allerdings für Einzelheiten auf meine Monographie der Siphonophoren der Gauß-Expedition verweise. Jedenfalls ist es aber an der Zeit, die früheren Beobachtungen und Ergebnisse mit den neuen zu vergleichen, namentlich mit meinen Untersuchungen über die erste, postlarvale Entwicklung, um zu sehen, wie sie sich miteinander in Einklang bringen lassen, und welche Konsequenzen sich aus ihnen ergeben. Das ist um so nötiger, als die Deutung der Larven und ihrer ersten Entwicklung eine ausschlaggebende Rolle in den verschiedenen Theorien über die phylogenetische Abstammung der Siphonophoren und ihre Beziehungen zu den übrigen Hydrozoen spielt. Hierbei stehen sich die verschiedensten Ansichten diametral gegenüber. Nicht einmal über eine so kardinale Frage konnte bisher Einigkeit erzielt werden, ob die Physophoren oder die Calycophoren die ursprünglichen sind und als Ausgangspunkt der phylogenetischen Entwicklung genommen werden müssen.

Metschnikoff ging von den typischen Physophoren, den *Siphonectae* Moser (s. Gauß) mit langem Stamm und vielen Schwimmglocken, wie *Halistemma*, aus; Lamere, Claus, Schneider, ursprünglich auch Leuckart, sehen in den Calycophoren den Urtyp. Deren Larven sollen die Primordialform darstellen, von der die Larven der anderen Siphonophoren abzuleiten sind, während diese selbst auf die Hydroiden zurückgeführt werden müssen.

Der von mir erbrachte Nachweis, daß die Calycophoren die primitivsten Siphonophoren darstellen, auf welche ferner die Physophoren, wie wir sehen werden, in jeder Beziehung zurückgeführt werden können, bedeutet eine große Vereinfachung der ganzen Probleme, und damit einen entschiedenen Fortschritt, denn wenn die betreffenden Fragen für die Calycophoren gelöst sind, sind sie es eo ipso auch für die Physophoren, und ist es dann eine Frage für sich, wie die letzteren im besonderen von den ersteren abgeleitet werden müssen.

Im folgenden bespreche ich beide Ordnungen getrennt, mit den Calycophoren beginnend. Den Abschluß des allgemeinen Teiles bilden theoretische Erörterungen und eine Zusammenfassung der Ergebnisse. Im speziellen Teil werden die wichtigeren, von mir gefundenen Larven besprochen.

Die Larven der Calycophoren.

Bei den Calycophoren entsteht als erstes an der Planula die Schwimmglocke; darüber herrscht keine Meinungsverschiedenheit; später erst folgen der Saugmagen und Fangfaden. Um so größer ist der Streit über die morphologische Bedeutung dieser ersten Glocke, die ich allgemein als Primärglocke bezeichne, ohne Rücksicht auf ihr spezielles Schicksal und ihre morphologische Bedeutung. Ebenso groß ist der Streit über eine andere Frage: Ist dieses frühe Auftreten der Primärglocke ein ursprüngliches Verhalten, so daß das lokomotorische Organ tatsächlich das erste ist, an dem nachträglich die weiteren Organe hervorsprossen? Sind also die Siphonophorenlarven einer proliferierenden Meduse vergleichbar? oder ist das eine caenogenetische Veränderung, eine Fälschung, indem ursprünglich als erstes der Saugmagen, also das Ernährungsorgan aus der Planula hervorging, um nachträglich wie ein Polyp die anderen Teile hervorzubringen? Diese Frage ist von äußerster

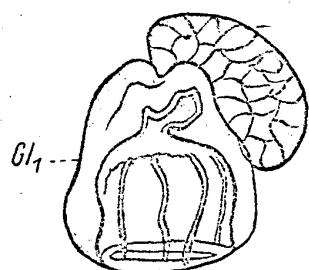


Fig. 1. Gegembaur's Larve von *G. truncata* (Sars) mit der Primärglocke (G_1).

Wichtigkeit für die phylogenetische Ableitung der Siphonophoren. Ich lasse sie hier ganz beiseite, um im Kapitel „Theoretische Erörterungen“ darauf zurückzukommen, und wende mich jetzt ausschließlich der ersten Frage zu: Welche morphologische Bedeutung hat die Primärglocke?

Gegenbaur, der Entdecker dieser Primärglocke, blieb darüber im Zweifel. Ihre Entwicklung hatte er nur bei einer einzigen Calycophore beobachten können, die er anfangs mit *D. sieboldi* Koll. verwechselte, um sie nachher *D. turgida* = *G. truncata* (Sars) [näh. Gauß] zu nennen. Zudem starb die Larve nach Ausbildung der Glocke. Er vermutete in ihr die Unterglocke, hauptsächlich wegen der apikalen Lage des Gefäßpols (Fig. 1, Text). Der „Rest des Larvenlaibes“ sollte dann zur

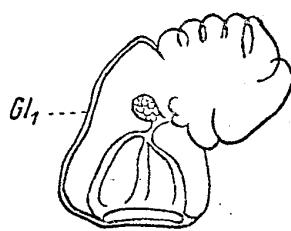


Fig. 2. Diphyidenlarve von Claus mit der Primärglocke (Gl₁).

Somatocyste („Saftbehälter“) werden (1854 a, p. 53). Claus dagegen sah in dieser Glocke die definitive Oberglocke mit der Stammwurzel, wobei er sich auf ein etwas älteres Diphyidenstadium (Fig. 2, Text) stützte, das er allerdings nicht gezüchtet, sondern mit dem Schwebenetz gefischt hatte, also nicht näher bestimmen konnte. Hier war die erste Glocke schon bedeutend größer und der anhängende zapfenförmige „Rest des Larvenlaibes“ an seiner Oberfläche in zahlreiche, knospenähnliche Auftreibungen gesondert. In der größten von ihnen zuoberst vermutete er die Anlage der zweiten Schwimmglocke, also der

Unterglocke, im „Rest des Larvenlaibes“ nicht die Somatocyste, die erst später als Neubildung am Stiel der ersten Glocke entstehe, sondern die Anlage des Saugmagens bezw. Stammes mit seinen Anhängen. Die Bedeutung der Primärglocke als definitive Oberglocke war dadurch gegeben (1863, p. 21 u. ff.). Allerdings mußte Claus eingestehen, daß die Gefäßverteilung mit der apikalen Lage des Gefäßpoles mehr die Deutung Gegenbaurs stütze; er glaubte aber, daß im Lauf der Weiterentwicklung eine entsprechende Umwandlung und damit eine Verlagerung des Gefäßpoles nach unten erfolge. Später (1885) jedoch änderte er seine Ansicht und schloß sich jener von Chun an (s. unten).

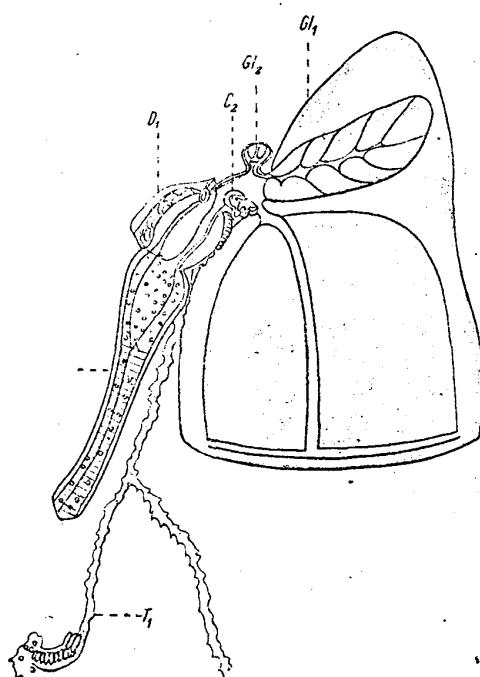


Fig. 3. Metschnikoffs Larve von *G. quadrivalvis* Les. mit der Primärglocke (Gl₁) und der Anlage der zweiten Glocke (Gl₂) und des zweiten Cormidiums (C₂). S₁ = erster Saugmagen. D₁ = erstes Deckblatt. T₁ = erster Tentakel.

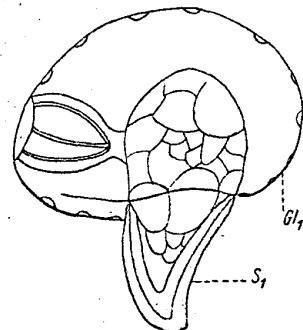


Fig. 4. Metschnikoffs Larve von *H. luteus* Q. et G. mit der Primärglocke und der Anlage des ersten Saugmagens.

Metschnikoff als erstem gelang (1873) die Züchtung einer Diphyide, *G. quadrivalvis* Les. (*Epibulia aurantiaca*) bis zur Anlage und ersten Entwicklung auch einer zweiten Glocke, und bis zur Umwandlung des „Restes des Larvenlaibes“ nicht, wie Gegenbaur geglaubt, in die Somatocyste, sondern in den ersten Saugmagen, der Annahme von Claus entsprechend. Auch die Entwicklung des Tentakelapparates und Deckblattes des ersten Cormidiums, sowie die Anlage eines zweiten Cormidiums konnte er beobachten (Fig. 3, Text). Daraufhin

erklärte er die Larve von Claus für verstümmelt. Des weiteren glückte ihm, nach langwierigen Versuchen, die Entwicklung der Larve von *H. luteus* Q. et G., aus künstlich befruchteten Eiern bis zur Umwandlung der ersten Knospe in eine gallertreiche, eiförmige kleine Glocke, aus deren Hydröcium der „Rest des Larvenlaibes“, der künftige Saugmagen, in rechtem Winkel hervorragte (Fig. 4, Text). Wie Metzschnikoff die betreffenden Glocken auffaßte, geht allerdings nicht unzweideutig aus seinen deutschen Ausführungen hervor — die russischen sind mir leider unzugänglich — doch läßt sich aus einzelnen Bemerkungen entnehmen, daß auch er sie für die definitiven Hauptglocken, Ober- und Unterglocke, ansah.

Auf einen ganz neuen Standpunkt stellte sich Chun. Nach ihm ist die Primärglocke weder die definitive Ober-, noch die Unterglocke, sondern ein hinfälliges Larvenorgan. Im besonderen

stellte Chun fest, daß „alle, durch kantige Glocken ausgezeichneten Monophyiden und mit ihnen sämtliche höhere Calycophoren eine primäre, mützenförmige resp. glockenförmige Schwimmglocke zur Ausbildung bringen... die an der embryonalen Calycophorenkolonie angelegt, abgeworfen, und durch sekundäre, heteromorphe Glocken ersetzt wird“ (1892, p. 81). Diese sekundären, heteromorphen Glocken, die

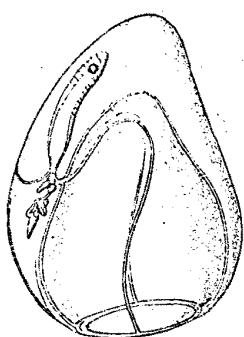


Fig. 5. *Monophyes irregularis* Claus.

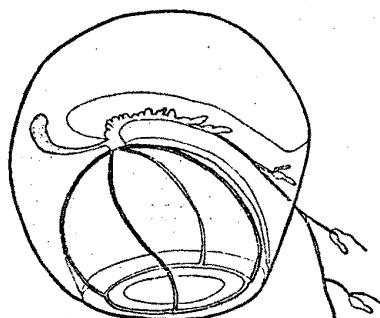


Fig. 6. *Sphaeronectes köllikeri* Huxley.

definitiven Hauptglocken, entstehen erst nachträglich am Stämme selbst, und zwar sukzessive aus einer gemeinsamen Knospungszone. Diese befindet sich auf der entgegengesetzten Stammseite, wie die Larvenglocke und die Cormidien, also dorsal, nach der von Claus eingeführten Terminologie. Die Opposition der definitiven Hauptglocken, der Ober- und Unterglocken, wird erst später, und zwar sekundär durch einen komplizierten Torsionsprozeß herbeigeführt. Ihrer Genese entsprechend sind demnach alle definitiven Hauptglocken, ungeachtet ihrer verschiedenen Form und Lage, homologe, genetisch gleichbedeutende Bildungen, wie schon Gegenbaur erklärt hatte. Dieser Auffassung, die heute ziemlich allgemein angenommen ist, schloß sich Claus nachträglich an. Er stellte dabei die Gattungen *Monophyes* und *Sphaeronectes* (Fig. 5, 6, Text), die zeitlebens nur eine einzige, und zwar larvenförmige Glocke besitzen, wie Chun, dem Larvenstadium der Diphyciden gleich, indem hier selbst die Anlage von sekundären Hauptglocken fehle.

Diese Auffassung Chuns der ersten Entwicklung der Calycophoren bildet einen Eckpfeiler seiner Auffassung des morphologischen Aufbaues und der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung der Siphonophoren, und damit seiner systematischen Einteilung dieser Ordnung. Deutlich zeigt sich das z. B. bei *Hippopodius*. Weil dessen hufeisenförmige Glocken sekundär und gemeinsam am Stämme hervorsprossen und der Primärglocke opponiert sind, können sie nur die definitiven Hauptglocken sein, und zwar beides zugleich, Ober- und Unterglocken mit ihren Ersatzglocken; desgleichen kann die, diesen opponierte Primärglocke nur die hinfällige Larvenglocke sein. Die gleiche

Argumentation zwingt Chunn, wie wir sehen werden, die Pneumatophore der Physophoren für ein Homologon der Larvenglocke zu erklären.

Nun ist aber, nach Chunn's eigener Aussage, der Nachweis einer Larvenglocke bei der Calyco-phorenkolonie und ihres Ersatzes durch sekundäre, heteromorphe Glocken bis vor kurzem „nur für

die Anfangs- und Endglieder der Reihe, nämlich für eine Monophyde (*Muggiaeae*) und für eine Polyphyde (*Hippopodius*) geführt worden“. Jedoch sollten alle Beobachtungen über die Entwicklung der Diphyiden darauf hinweisen, daß auch bei ihnen aus der ersten Glockenanlage nicht, wie angenommen, die Oberglocke, sondern eine vergängliche Larvenglocke wird (1892, p. 81).

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen bin ich, im Gegensatz hierzu, der Überzeugung, daß die erste Entwicklung der meisten Calycophoren wesentlich anders verläuft, wie von Chunn speziell bei *Muggiaeae* geschildert.

Bei dieser entwickelt sich die hinfällige Larvenglocke ganz ähnlich wie die von Gegenbaur und Metzschnikoff beobachtete erste Glocke von *Galeolaria* und *Hippopodius*, und gleicht dieser auch (Fig. 7, Text), indem sie ebenfalls glatt und mützenförmig ist, wie die einzige Glocke von *Monophyes* und *Sphaerocnetes*. Während sie heranwächst, entwickelt sich das erste Cormidium, das anfangs ebenfalls nur aus dem Saugmagen und jungen Tentakelapparat besteht, wobei letzterer der Larvenglocke zugekehrt ist,

also zwischen dieser und dem Saugmagen sitzt (Fig. 8, Text) — eine sehr wichtige Tatsache. Über dem ersten Cormidium sproßt dann, wie bei der Larve von *G. quadrivalvis* das zweite und die weiteren Cormidiën hervor, und zwar wie der Tentakelapparat auf der, der Larvenglocke zugekehrten Stammseite, die dadurch als Ventralseite gekennzeichnet ist. Zugleich entsteht am Stämmchen, das sich inzwischen gebildet hat, eine zweite Glocke, die zur heteromorphen, definitiven, fünfkantigen Glocke von *Muggiaeae kochi* (Will) wird (Fig. 9, Text). Diese sitzt auf der entgegengesetzten Stammseite wie die Cormidiën, also dorsal. Die Larvenglocke fällt später ab und das Verbindungs-

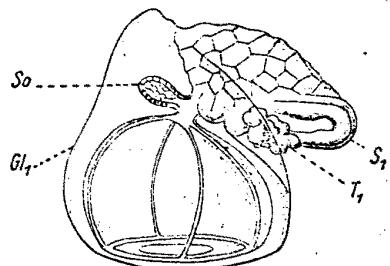


Fig. 7. Larve von *Muggiaeae* mit der Primär-Glocke und der Anlage des ersten Saugmagens und Tentakels. So = Somatocyte. (Chunn.).

beobachtete erste Glocke von *Galeolaria* und *Hippopodius*, und gleicht dieser auch (Fig. 7, Text), indem sie ebenfalls glatt und mützenförmig ist, wie die einzige Glocke von *Monophyes* und *Sphaerocnetes*. Während sie heranwächst, entwickelt sich das erste Cormidium, das anfangs ebenfalls nur aus dem Saugmagen und jungen Tentakelapparat besteht, wobei letzterer der Larvenglocke zugekehrt ist,

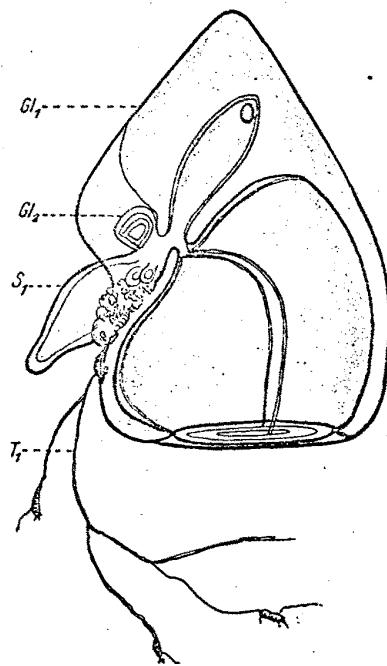


Fig. 8. Ältere Larve von *Muggiaeae* mit der Primär-Glocke, dem ersten Saugmagen und Tentakel und der Anlage der zweiten Glocke nebst weiteren Cormidiën über dem ersten Tentakel. (Chunn.).

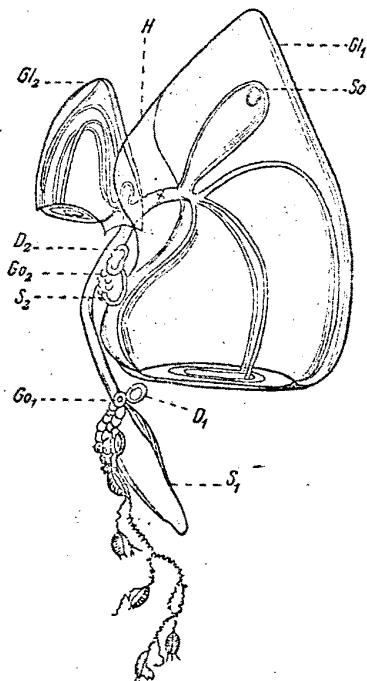


Fig. 9. Noch ältere Larve von *Muggiaeae* mit der Larvenglocke, der charakteristischen definitiven Glocke und längerem Stamm. Go = Gonophore, H = Hydrökium. (Chunn.).

stück des Stammes zwischen beiden Glocken (Textfig. 9 bei \times) wird resorbiert, wie Chunn neuerdings (1913) ausgeführt hat. Damit ist die larvale Entwicklung von *Mg. kochi* beendet.

Vergleichen wir dieses larvale Zweiglockenstadium mit seiner larvalen Primärglocke oben ventral, und der sekundären Glocke, der definitiven Oberglocke, unten dorsal, mit irgend einer definitiven Diphyidenkolonie, z. B. *D. sieboldi* mit ihren zwei superponierten und opponierten Hauptglocken, dann ergibt sich auf den ersten Blick ein außerordentlich charakteristischer Unterschied: hier sitzt, umgekehrt wie dort, die obere (definitive) Glocke dorsal, also den Cormidien opponiert, die untere (die Unterglocke) ventral, so wie dorten die Larvenglocke. An dieser Umkehrung der Lagebeziehungen der beiden Hauptglocken zum Stamm sind die Larven jederzeit sofort als solche zu erkennen. Das ist ein Kriterium, um sie auch von ganz jungen, definitiven Kolonien zu unterscheiden. Zum Verständnis der folgenden Ausführungen muß dies stets im Auge behalten werden. Dementsprechend zeigen auch die von Metchnikoff abgebildeten *Galeolaria*-Larven das gleiche Verhalten wie die *Muggiaeae*-Larven Chuns, ebenso die von mir in Villefranche gefischten Larven, deren nähere Bestimmung allerdings unmöglich war. Die älteste von ihnen bilde ich Taf. III ab; sie schließt sich direkt an die betreffenden Larven Metchnikoffs an, und ist nur etwas älter, nach der Knospe für die zweite Glocke zu urteilen.

Mit dieser Darstellung Chuns der Entwicklung von *Muggiaeae* lassen sich nun eine ganze Reihe Stadien nur sehr schwer oder gar nicht in Einklang bringen, die ich mit ganz wenig Ausnahmen bei allen von mir untersuchten Diphyiden gefunden habe. Die jüngsten derselben habe ich seinerzeit (1912) als definitive „Einglockenstadien“ bezeichnet. Es handelt sich bei diesen nicht um Larvenstadien, wie bei Chuns „larvalem Monophyidenstadium“, sondern sie stellen die ersten definitiven Stadien der zwei- und mehrglockigen Formen bis zur Anlage der ersten Unterglocke dar. Mit dem Auftreten der letzteren hört dieses Einglockenstadium, nach meiner Definition, auf, während Chuns Schüler Lohmann, der diesen Ausdruck von mir übernommen hat (1914), ihn fälschlich auch dann noch anwendete, wenn die Unterglocke bereits angelegt ist. Diese Einglockenstadien und die direkt auf sie folgenden bieten jedenfalls der Annahme Chuns nicht die mindeste Stütze, daß ganz allgemein auch bei den Diphyiden die definitive Oberglocke keine Primärglocke ist, sondern eine larvale Glocke vorausgeht, wie bei *Muggiaeae*. Eine nähere Besprechung der betreffenden Stadien macht dies klar.

Das definitive Einglockenstadium besteht anfangs lediglich aus der sehr kleinen, definitiven Oberglocke, deren Bedeutung unzweideutig aus der Form, wie aus der dorsalen Lage hervorgeht, und dem unfertigen Primärcormidium. Dieses setzt sich aus dem großen Saugmagen und dem jungen, der Oberglocke opponierten Tentakelapparat zusammen. Ich bringe hier 4 typische Einglockenstadien zur Abbildung (Fig. 10 a—d, Taf. IV). Das Primärcormidium sitzt dabei dicht unter der Hydröriumkuppe und der Basis der Somatocyste, das ist das Wichtige, so daß ein Stamm noch vollständig fehlt.

In der Folge rückt das Primärcormidium, unter gleichzeitiger Vervollständigung, von der Hydröriumkuppe ab, ähnlich wie es Chunn bei der *Muggiaeae*-Larve schildert, während ein Stiel, die Anlage des Stammes, allmählich sichtbar wird. Dieser Stiel, an dessen Ende das Primärcormidium hängt, streckt sich in die Länge, wobei auf jener, der Oberglocke abgehobenen Stammseite und über dem ersten Tentakel nacheinander zwei Knospen je nach Art und Gattung bald früher, bald später neben- oder übereinander auftreten (Fig. 11 a, b, c, Taf. IV). Die eine dieser Knospen,

die ich wie Lo ch m a n n als Stammknospe bezeichne, ist die Mutterknospe für die Cormidien, wie die Weiterentwicklung lehrt; und damit ist die betreffende Stammseite als Ventralseite unzweideutig charakterisiert. Die zweite Knospe dagegen, die ich Ventralknospe nenne, ist die Mutterknospe für die Unterglocken, aber nur für diese. Nach meinen Untersuchungen, im Gegensatz zu denen Chuns, entstehen nämlich die Unterglocken aller Calyco phoren aus einem ganz anderen Mutterboden wie die Oberglocke, und zwar auf der entgegengesetzten Stammseite, also so wie die Cormidien: ventral. Ihre Opposition zur definitiven Oberglocke ist somit eine primäre, nicht eine sekundär durch Torsion erworbene, und entspricht ihrer Genese. Daher sind die Unterglocken etwas ganz anderes als die Oberglocke. Dies ist ein prinzipiell äußerst wichtiger und weittragender Unterschied zwischen Chun - Gegenba u r und mir (näh. Gauß).

Typische Einglockenstadien der beschriebenen Art habe ich bei zahlreichen Diphyiden, z. B. bei *D. dispar* Cham. et Eys. und ihrem Formenkreis, bei vielen Abylinen, unter anderem *A. trigona* Q. et G., *Ap. pentagona* Q. et G. und der merkwürdigen *A. quadrata* Moser gefunden, ebenso bei *Cer. sagittata* Huxley, der interessanten Übergangsform zwischen beiden Unterfamilien, ferner bei den rückgebildeten Diphyiden: *Dim. arctica* (Chun) und *Cub. vitreus* Huxley. Bei den meisten konnte ich auch bis in Einzelheiten die Weiterentwicklung in das definitive Zweiglockenstadium verfolgen, das Heranwachsen der jungen Unterglocke, und häufig die Entstehung weiterer Unterglocken aus dem ventralen Mutterboden.

Die jüngsten definitiven Einglockenstadien scheinen nun unvereinbar mit den von Ch un beschriebenen Larvenstadien zu sein, und zwar hauptsächlich aus zwei Gründen: erstens wegen dem vollständigen Mangel eines Stammes, wodurch die definitive Oberglocke in unmittelbarer Verbindung mit dem Primärcormidium steht; dadurch fehlt offenbar der nötige Platz für eine Larvenglocke resp. für die Verbindungsbrücke zwischen ihr und der Oberglocke. Zweitens wegen der großen Tiefe des Hydröciums, die alle diese von mir beobachteten Einglockenstadien auszeichnet, deren Stammwurzel dementsprechend tief in die Oberglocke eingesenkt ist. „Das schließt die Ausbildung einer anderen Glocke aus“¹⁾, wie bereits Claus gegen die Annahme geltend machte, es könnte der einzigen Glocke von *Monophyes* und *Sphaeronectes* eine Larvenglocke vorausgehen, wie Ch un ursprünglich behauptet hatte, und zwar nach Entdeckung zweier loser Glocken, die er als die betreffenden Larvenglocken bezeichnete. Diese entpuppten sich allerdings später als die beiden Hauptglocken einer neuen Diphyide: *G. subtilis* (Chun), worauf Ch un ohne weitere Beweise plötzlich den betreffenden Monophyiden einen Glockenwechsel absprach, und ihre einzige Glocke für die Larvenglocke selbst erklärte, die sich hier zeitlebens erhalten. Dabei stützte er sich hauptsächlich auf die Ähnlichkeit mit der Larvenglocke von *Muggiae a*.

Durch das gleiche Argument, die Engigkeit und Tiefe des Hydröciums, kam Claus zu der Annahme, daß auch sehr vielen Diphyiden, so z. B. *Abyla* (Fig. 10 d) ein larvaler Glockenwechsel fehlt, und Schneide r (1896, p. 603) gab die Stichhaltigkeit dieses Argumentes ohne weiteres zu. Claus zog aber daraus, ganz im Geiste Chuns, einen merkwürdigen Schluß, nämlich den, daß dann die Primärglocke von *Abyla*, also ihre definitive Oberglocke, ebenfalls eine zeitlebens sich erhaltenen Larvenglocke sei und ihre Unterglocke dementsprechend der kantigen, definitiven Oberglocke von *Muggiae a* und *Galeolaria* homolog ist. Die ganze damalige Auffassung des morpho-

¹⁾ Von Claus gesperrt gedruckt.

logischen Aufbaues der Siphonophoren hätte nicht besser ad absurdum geführt werden können als durch diesen, allerdings zwingenden Schluß, daß wenn *Abyla* keinen larvalen Glockenwechsel hat, ihre Oberglocke die sich zeitlebens erhaltende Larvenglocke selbst darstellt und ihre Unterglocke daher homolog ist der definitiven Oberglocke jener Formen, die Larvenglocken produzieren, wie *Muggiaeaa* und *Galeolaria*. Das Unfaßliche ist nur, daß niemand die Unmöglichkeit einer solchen Homologisierung auffiel. Es ist dies ein schlagendes Beispiel für die Macht vorgefaßter Meinungen, die im Leben wie in der Wissenschaft so häufig eine verhängnisvolle Rolle gespielt hat. Ein auch nur oberflächlicher Vergleich einer *Muggiaeaa* oder *Galeolaria* mit einer *Abyla* mußte das gerade Gegenteil lehren!

Dabei ist noch das beste, daß nicht einmal der Ausgangspunkt dieser Argumentation richtig ist, denn niemals kann die einzige Glocke von *Monophyes* oder *Sphaeronectes* eine Larvenglocke sein, ebenso wenig wie die definitive Oberglocke von *Abyla*, angesichts der unbestreitbaren Tatsache, daß die Lagebeziehungen dieser Glocken zum Stamm gerade umgekehrt sind wie die der Larvenglocken von *Muggiaeaa* und *Galeolaria*: sie sitzen so, wie die definitive Oberglocke der letzteren, dorsal statt ventral! Das ist, wie besprochen, entscheidend für die Bestimmung der morphologischen Bedeutung der Glocken. Weder Chunn noch Claus ist diese tiefgreifende Inkongruenz aufgefallen! Nur Schneider hat sie erkannt, allerdings nicht als Unmöglichkeit, sondern nur als Schwierigkeit, stark beeinflußt wie er durch Chunn war, trotz aller Gegnerschaft, und wohl auch bestochen durch die äußerliche Ähnlichkeit, denn er scheint nicht einmal auf die Idee gekommen zu sein, an der Tatsache selbst, ihrer Larvennatur, zu zweifeln. So griff er zu einer Hilfshypothese, indem er die umgekehrten Lagebeziehungen einerseits der einzigen Glocke von *Monophyes* und *Sphaeronectes*, andererseits der Larvenglocke von *Muggiaeaa* und *Galeolaria* durch eine sekundäre Torsion der letzteren um 180° bei Anlage der zweiten, also definitiven Glocke erklärte. Bei ersterer dagegen unterbleibt diese Torsion in Ermangelung weiterer Glocken, und die ursprünglichen Lagebeziehungen erhalten sich daher dauernd. Aus diesem Grund sind auch, nach Schneider, *Monophyes* und *Sphaeronectes* allein als ursprüngliche Arten zu betrachten und müssen den Ausgangspunkt für die Orientierung aller Siphonophoren und damit für ihre Terminologie bilden (näh. Gauß). Bei Entwicklung einer dritten Glocke, der Unterglocke, erfolge dann eine weitere Torsion um 180° u. s. f., wodurch die gegensätzlichen Lagebeziehungen einerseits bei *Monophyes* und *Sphaeronectes*, andererseits bei *Muggiaeaa*, *Galeolaria* und den anderen Diphyiden zustande kommen.

Für die Richtigkeit seiner Behauptungen hat Schneider nicht den Schatten eines Beweises gegeben und fällt dieses ganze Kartenhaus mit dem von mir erbrachten Nachweis in sich zusammen, daß die Unterglocken auf der entgegengesetzten Stammseite entstehen wie die definitiven Oberglocken, also ventral, und ihre Opposition zu den letzteren daher eine primäre, genetische ist. So sehen wir, wie ein Irrtum, durch immer neue Hypothesen gestützt und ergänzt, schließlich in ein unentwirrbares Labyrinth führen kann.

Der Schluß scheint nunmehr unabweislich, daß wenigstens ein Teil der Monophyiden, nämlich *Monophyes* und *Sphaeronectes*, ebenso die vielen superponierten Diphyiden mit tiefem, geschlossenem Hydröcium, und drittens die rückgebildeten, von ihnen abstammenden Dimophyiden, einen larvalen Glockenwechsel in der von Chunn bei *Muggiaeaa* beschriebenen Weise nicht haben. Das gleiche gilt jedenfalls auch von einer dritten Monophyide: *Muggiaeaa spiralis* (Bigelow.), da ich bei ihr die typischen Einglockenstadien mit sessilem Primärcormidium in der jungen Oberglocke ebenfalls gefunden habe, und auch hier das Hydröcium sehr tief und sogar besonders eng ist. Ja, die Form speziell dieses Hydröciums scheint die Möglichkeit durchaus auszuschließen, daß eine Larvenglocke vorausgeht.

Wie steht es nun mit der vierten Unterordnung der Calycoptilien, mit den Polyphyiden, also mit *Hippopodius*, dem Endglied der Ordnung, bei dem Ch un einen larvalen Glockenwechsel wie bei *Muggiaeae* nachwies? Für die betreffenden Untersuchungen stand mir erfreulicherweise ein sehr reichhaltiges Material zu Gebot, das teils aus dem Gauß-Material stammte, teils von mir in Neapel gesammelt worden war. Außer zahlreichen Entwicklungsstadien des gemeinen *H. luteus* Q. et G. enthielt es auch solche von *H. pentacanthus* (Köll.), dessen Identität mit *H. spinosus* (Keferst. u. Ehl.) neuerdings von mir festgestellt wurde, und ferner solche des neuen *H. serratus* der Gauß. Zusammen

mit den von Ch un abgebildeten und beschriebenen Stadien geben sie ein ungefähres Bild der ersten Entwicklung dieser Familie.

Die jüngsten Stadien (Taf. II, Fig. 1, 2; Taf. III, Fig. 2) schließen sich ziemlich direkt an das älteste von Metzschnikoff abgebildete an (Textfig. 4). Sie bestehen aus einer kleinen, mützenförmigen, glatten Glocke, der Primärglocke, ähnlich der einzigen Glocke von *Sphaeronectes* und der Larvenglocke von *Muggiaeae* und *Galeolaria*, und einem unvollständigen, sessilen Primärormidium. Ein Stamm fehlt also noch vollständig. Solche Stadien waren bisher auch bei *H. luteus* offenbar noch nicht zur Beobachtung gekommen. Sehr früh, solange der Stamm entweder noch sehr klein ist, daß er bei leichter Kontraktion ganz verschwindet, oder ehe er überhaupt angelegt ist, entsteht an der Stammwurzel die Mutterknospe für die hufeisenförmigen resp. fünfeckigen sekundären Hauptglocken (Taf. II, Fig. 3; Taf. III, Fig. 3), und zwar auf der, der Primärglocke resp. ihrer Subumbrella abgekehrten Stammseite, also durch das Primärormidium von ihr getrennt. Hier sitzt auch der Tentakel, wie Taf. II, Fig. 4 deutlich zu erkennen. Diese Seite ist also die Ventralseite. Wie und wo dann die Stammknospe hervorsproßt, habe ich leider bisher nicht beobachten können; entsprechende Stadien fehlten. Aus älteren Stadien meines Materials geht aber unzweideutig hervor, daß die Stammknospe resp. alle Cormidien auf der gleichen Seite wie der erste Tentakel und die Mutterknospe für die heteromorphen Glocken entstehen, so daß diese Seite auch hierdurch unzweideutig als Ventralseite gekennzeichnet ist. So hat es übrigens merkwürdigerweise Ch un selbst 1897 a, p. 62, Fig. 6 f., abgebildet (Fig. 12, Text). Hier sitzen sowohl die Cormidien wie die sekundäre, heteromorphe Glocke der Primärglocke resp. ihrer Subumbrella opponiert. Das Entscheidende dabei ist, daß die Beziehungen der glatten Primärglocke von *Hippopodius* zum Stamm die gleichen sind wie die der einzigen Glocke von *Monophyes* und *Sphaeronectes*, und der definitiven Oberglocke von *Muggiaeae*, *Galeolaria* und *Diphyes*. Diese Primärglocke kann darnach gar nichts anderes sein als die definitive Oberglocke; die jüngsten Stadien sind dementsprechend nicht Larvenstadien, sondern definitive Einglockenstadien.

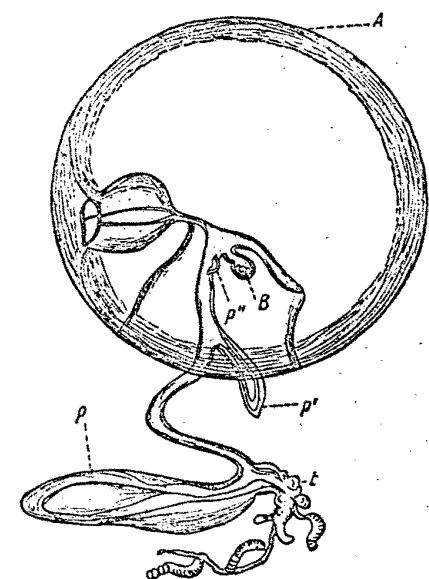


Fig. 12. Junge Larve Chuns von *Hippopodius luteus* Q. et G. mit der Primärglocke (A), der Anlage der heteromorphen zweiten Glocke (B), dem Primärormidium (p) und der Anlage des zweiten und dritten Cormidiums (p' p'').

Weiter folgt, daß die hufeisenförmigen resp. fünfeckigen Glocken, da sie der ersten Glocke opponiert sind, nur Unterglocken und aus-

schließlich diese sein können, ihrer Genese entsprechend. Aber selbst wenn man von der Lage der Cormidien, also von der Bestimmung von ventral und dorsal absehen würde, so ist trotzdem eine andere Homologisierung der hufeisenförmigen resp. fünfkantigen Glocken nicht möglich, nachdem ich festgestellt habe, daß bei Calycophoren allein die Unterglocke einen ständigen Nachschub und damit meist auch einen ständigen Wechsel durch nachrückende Glocken von identischer Gestalt erfährt, während die Oberglocke stets, im Gegensatz zu den Angaben Chuns, in der Einzahl vorhanden ist und sich normal zeitlebens erhält — mit einigen wenigen, noch nicht näher untersuchten Ausnahmen, von denen bisher nur *G. quadivalvis* Les. sichergestellt ist. Diese Ausnahmen kommen aber hier nicht in Betracht, nach der phylogenetischen Stellung und den verwandtschaftlichen Beziehungen von *Hippopodius*. Darnach ist es also unmöglich, daß die betreffenden Glocken etwas anderes sind als Unterglocken. Der Charakter der Primärglocke als Oberglocke ist damit zugleich unzweideutig bestimmt, denn wäre sie eine Larvenglocke, müßte sie auf der gleichen Stammseite wie die Unterglocken sitzen, statt auf der entgegengesetzten Seite, wie oben besprochen. Wir kommen also auf beiden Wegen zu dem einzigen möglichen Schluß, daß *Hippopodius* keine, der Larvenglocke von *Muggiaeae* entsprechende Bildung hat; seine Primärglocke ist die definitive Oberglocke selbst. Die Entwicklung der Cormidien und der Unterglocken erfolgt dann im wesentlichen wie bei *Diphyes* (näh. *Gauß*) und zwar bei letzteren, indem die Ventralknospe restlos in der ersten Unterglocke aufgeht, an deren Stiel die zweite Unterglocke hervorsproßt, die ihrerseits die dritte hervorbringt usf. Dieser für die Calycophoren charakteristische Entwicklungsmodus der Unterglocken ist sehr interessant und wurde bisher merkwürdigerweise ganz übersehen, obgleich erst durch ihn die eigentümliche Bildung des Pseudostammes verständlich wird, an dem bei *Hippopodius* die Unterglocken aufgereiht sind.

Zu ganz anderen Schlüssen ist Chun auch bei *Hippopodius* gekommen. In dessen Primärglocke sieht er eine hinfällige Larvenglocke und in den folgenden Glocken die definitiven Hauptglocken, Ober- und Unterglocken zugleich mit ihren Ersatzglocken, ihrer Genese aus einem gemeinsamen Mutterboden entsprechend. Hierbei stützt er sich in der Hauptsache auf folgende Argumente: 1. die glatte, mützenförmige Primärglocke entsteht direkt aus dem Ei wie die Larvenglocke von *Muggiaeae* und *Galeolaria*; 2. ihre Lagebeziehungen zum Stamm und den sekundären, heteromorphen Glocken sind die gleichen wie dort; sie sitzt also ventral, den letzteren opponiert; 3. ihre Form ist die gleiche, entspricht somit ebenfalls der zeitlebens sich erhaltenen Larvenglocke von *Monophyes* und *Sphaeronectes*, zum Unterschied von den kantigen, definitiven Hauptglocken von *Muggiaeae* und allen Diphyninen; 4. sie bleibt klein und fällt bald ab, wie die Larvenglocke von *Muggiaeae*. Somit müssen beide homolog sein, woraus alles Weitere folgt.

Bei *Hippopodius* zeigt sich, wie verhängnisvoll der doppelte Irrtum Chuns war, erstens, daß die definitiven Hauptglocken, Ober- und Unterglocken, gemeinsam und dorsal aus dem gleichen Mutterboden entspringen, also, ungeachtet formaler Verschiedenheiten, genetisch gleichbedeutende Bildungen sind; zweitens: daß ihre gegenseitige Opposition eine sekundär erworbene ist, denn gerade dadurch war er zu obigen Schlüssen gezwungen, angesichts der unbestreitbaren Tatsache, daß die hufeisenförmigen Glocken aus einem gemeinsamen Mutterboden hervorsprossen und primär der ersten Glocke opponiert sind. Weiter hat ihn dann jedenfalls auch seine Beobachtung, daß diese Glocke klein bleibt — sie sollte nur eine Länge von 7 mm erreichen (1887 a, 1892) — und der ausgewachsenen Kolonie fehle, in seiner Auffassung bestärkt.

Von diesen Ideen beherrscht fand Ch u n (1887, Taf. II, Fig. 1; 1897 a, p. 63—67; Textfig. 66 f.; 1897 b, p. 14 usw.) die Verhältnisse bei *Hippopodius* so, wie bei der *Muggiaeae*-Larve, nämlich „zwei opponierte Knospengruppen“, von denen (Fig. 13 a, b, Text) die eine (p'') „das Material für neue Stammgruppen liefert, die andere (B') hingegen die heteromorph gestalteten Schwimmglocken ausbildet,“ wobei erstere auf der gleichen Stammseite wie die Primärglocke resp. ihre Subumbrella sitzt. Dadurch stand die Larvennatur der letzteren fest. Bei dem älteren, von Ch u n abgebildeten Stadium (Textfig. 13 b) muß allerdings berücksichtigt werden, daß die erste, hufeisenförmige Glocke (B) durch Torsion des Pseudostamms, an dem die Glocken bei dieser ganz aberrant gebauten Form aufgereiht sind, bereits in Opposition zu der nachfolgenden jüngeren (B') gekommen ist, wodurch sie scheinbar, aber nur scheinbar umgekehrt sitzt, wie sie nach Ch u n ursprünglich saß, nämlich auf der gleichen Seite wie das jüngste Cormidium (p''), also ventral. Das Maßgebende ist aber die Somatocyste (c. ol) der abgetrennten Primärglocke, die dorsal und ventral, also die hufeisenförmigen Glocken und das jüngste Cormidium trennt, und ferner die Lage bei dem jüngeren Stadium (a). Um jedes Mißverständnis auszuschließen, sei bemerkt, daß die paarweise Opposition der hufeisenförmigen Glocken von *Hippopodius* am Pseudostamm eine eigenartige Erscheinung speziell dieser Calycophorenfamilie ist, und durchaus nichts zu tun hat mit der von Ch u n behaupteten, sekundär erworbenen Opposition von Ober- und Unterglocke durch Torsion des richtigen Stammes.

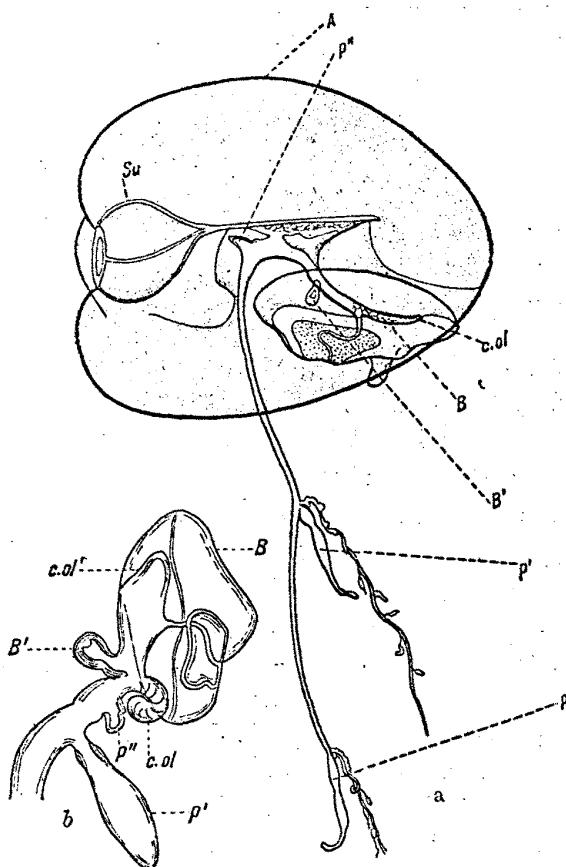


Fig. 13. Zwei ältere Larven Chuns (1897) von *H. luteus* Q. et G. mit der Primärglocke A, der heteromorphen zweiten Glocke B und der Anlage der dritten heteromorphen Glocke B', zwei Cormidiern p, p' und der Stammknospe p'', aus der die weiteren Cormidiern hervorgehen. Von der Primärglocke ist bei b nur der geschrumpfte Ölbehälter (c. ol) wiedergegeben.

(Textfig. 12) tatsächlich gerade umgekehrte Verhältnisse, entspricht daher durchaus meinen eigenen Befunden: die Primärglocke sitzt also dorsal, der Stammknospe (p'') und der Anlage der ersten, hufeisenförmigen Glocke opponiert. Das hat Ch u n merkwürdigerweise gar nicht beachtet und geht in seiner Beschreibung gerade über diese Larve, die so klar und unzweideutig die betreffenden Verhältnisse aufweist und daher außerordentlich wichtig ist, nur kurz hinweg. Zwei weitere Stadien, die er 1913 in Erwiderung auf meine diesbezüglichen Einwände (1911 und 1912) abbildet (Fig. 14, Text und Fig. 15, Taf. IV) zeigen wieder ganz andere Verhältnisse, was ebenfalls unbeachtet geblieben zu sein scheint. Das eine dieser Stadien ist jünger wie das von Textfig. 12, da nur das Primärcormidium vorhanden und die Stammknospe wie die Mutterknospe für die hufeisenförmigen Glocken erst angelegt

Die Befunde Chuns zeigen nun, wenn man seine verschiedenen Angaben und Abbildungen vergleicht, die denkbar größten Widersprüche.

So hat sein jüngstes, früher besprochenes Stadium

ist. Das zweite ist bedeutend älter, denn es sind bereits drei definitive Glocken vorhanden nebst der Anlage von drei weiteren, von denen die jüngste erst eine Verdickung am Stiel der vorhergehenden fünften Glocke bildet, welche selbst erst ein kleines Bläschen darstellt. Allerdings befinden sich hier die Stammknospe und die Knospe für die hufeisenförmigen Glocken in gegenseitiger Opposition (Textfig. 14), aber — gerade umgekehrt wie früher: erstere ist auch der Primärglocke opponiert, letztere befindet sich auf der gleichen Seite wie diese. Somit sind hiernach alle Glocken dorsale Bildungen. Damit fehlt jede Möglichkeit, die „Larve“ von *Hippopodius* auf die Larve von *Muggiaeae* oder *Galeolaria* zurückzuführen und deren Glocken mit den definitiven Hauptglocken der *Diphyes*-Kolonie zu homologisieren.

Unzweideutig wäre die Lage der Primärglocke und damit, ob sie eine Larvenglocke oder eine definitive Oberglocke darstellt, nur an ganz jungen Stadien zu bestimmen, die sich direkt an das älteste von Metzchnikoff (Textfig. 4) anschließen und bereits die Anlage des ersten Tentakelapparates erkennen lassen. Chunscheint so junge Stadien nicht beobachtet zu haben. Auch mir ist das bisher nicht gelungen, dagegen habe ich etwas ältere Stadien in großer Zahl mit noch sessilem Primärcormidium gefunden, also typische definitive Ein-glockenstadien, wenn meine Deutung der Primärglocke von *Hippopodius* richtig ist. Diese Stadien sind jedoch nicht unbedingt maßgebend, weil sich häufig das Primärcormidium willkürlich um seine Achse dreht, wodurch der Tentakel die verschiedensten Stellungen einnehmen kann, so daß er bald der Primärglocke zugekehrt, bald mehr von ihr abgewandt erscheint, oder den Saugmagen so umhüllt, daß der Ansatz verdeckt ist. Andere Organe fehlen noch, die zur Bestimmung des Ventral und Dorsal mithelfen würden. Diese Bestimmung war also bisher erst bei späteren Stadien möglich, bei denen die Knospen für die Cormidien, resp. die Stammknospe, und für die hufeisenförmigen Glocken, oder diese selbst schon aufgetreten waren. Und gerade hier stehen sich Chuns und meine Ansichten diametral gegenüber.

Außer den offensichtlichen Widersprüchen stimmt aber auch sonst manches in den Angaben Chuns nicht. So soll z. B. das, relativ am weitesten fortgeschrittene Stadium (Textfig. 15) nur eine Länge von 5 mm haben, während mein viel jüngeres Stadium (Taf. III, Fig. 2) bereits 3 mm lang war; ein nur wenig älteres von Chuns soll plötzlich eine Länge von 7 mm besitzen usf. Daß die Größenangaben nur relativen Wert haben, ist selbstverständlich, namentlich bei so kontraktilen und schwer zu messenden Objekten, aber die Schwankungen bewegen sich doch nur innerhalb gewisser Grenzen. Aus allen diesen Gründen läßt sich die von Chuns angenommene Homologisierung nicht mehr aufrecht halten, und dürfte die meinige tatsächlich die einzige mögliche und richtige sein, bei Berücksichtigung aller Faktoren.

Das dritte Argument Chuns, die Form der Primärglocke, kann keinesfalls dagegen geltend gemacht werden. Allerdings gleicht diese auffallend jener der sog. Larvenglocke von *Monophyes*

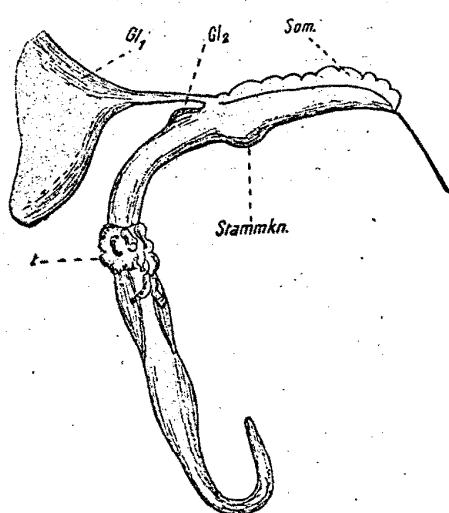


Fig. 14. Jüngste Larve Chuns (1913) von *H. luteus* Q. et G. nur Stamm mit der Subumbrella (Gl_1) der Primärglocke und ihrer Somatocyste ($Som.$), dem Primärcormidium und zwei opponierten Knospen, die eine die Stammknospe, die andere die Anlage der sekundären, heteromorphen Glocken (Gl_2).

und *Sphaeronectes*, aber — das haben meine Untersuchungen ebenfalls ergeben — sie gleicht noch viel mehr den beiden charakteristischen Hauptglocken von *Pr. cymbiformis* D. Chiaje, und zwar in so hohem Maße, daß sie von diesen nur schwer, und bei nicht ganz gutem Erhaltungszustand überhaupt nicht zu unterscheiden ist. Das wurde anscheinend ganz übersehen. Zudem sind die „Larvenglocken“ von *Monophyes* und *Sphaeronectes* tatsächlich, wie besprochen, definitive Oberglocken, und die Hauptglocken von *Praya* sind erst recht keine Larvenglocken. Also versagt dieses Argument vollständig. Der Form kommt überhaupt keine solche Bedeutung zu, allein schon wegen der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Siphonophorenglocken. Ihre Oberglocke hat offenbar im Laufe der phylogenetischen Entwicklung viele Wandlungen durchgemacht und ist ihre Ähnlichkeit oder sogar Gleichheit oft nur eine Konvergenzerscheinung.

An dieser Stelle soll hierüber einiges eingeschaltet werden. Die Umwandlung der definitiven Oberglocke ist offenbar in der Weise erfolgt, daß sie anfangs ganz larvenähnlich war, also einfach, glatt und mützenförmig, wie bei den primitivsten Formen, die wir kennen: *Monophyes* und *Sphaeronectes*. Dann ist sie allmählich zu immer größerer Komplikation und Vollkommenheit gelangt, wie z. B. bei *D. dispar* Cham. et Eys., um auf dem Höhepunkt angelangt einen umgekehrten Prozeß zu durchlaufen und der schrittweisen Rückbildung anheimzufallen. Eine ständige Abnahme ihrer Größe, wie bei Abylinen und eine Vereinfachung ihrer Struktur, wie bei den *Diphyidae oppositae* fand statt, wodurch sich die Oberglocke wieder dem Ausgang, der larvenähnlichen Glocke näherte. Bei *Hippopodius* hat dieser Rückbildungsprozeß unter Calycophoren den Höhepunkt erreicht.

Außerordentlich vielsagend ist, daß ein ähnlicher Umwandlungsprozeß auch bei der Unterglocke, diesem phylogenetisch jedenfalls viel jüngeren Organ, stattgefunden hat, und zwar Hand in Hand mit der Rückbildung der Oberglocke, wobei sie sich sowohl ihrem Bau, wie ihrer Größe und Zahl nach umgekehrt zu letzterer entwickelte. Die Leistungsfähigkeit der Kolonie als Ganzes erhielt auf diese Weise nicht nur keine Einbuße, sondern eine Steigerung. Der Höhepunkt dieser Umwandlung wird bei den typischen Physophoren, wie *Forskalia*, erreicht, wo die Pneumatophore zu einem kleinen, unansehnlichen Anhang herabgesunken ist, während die Zahl der Unterglocken bis auf mehrere hundert gestiegen ist, die zusammen eine hochentwickelte, wundervoll funktionierende Schwimmäsule bilden. Es ist sehr interessant, das Ineinandergreifen dieser beiden Umwandlungsprozesse, auf die ich in meiner *Gauß*-Monographie hingewiesen habe, zu verfolgen und die einzelnen Modifikationen und Anpassungen der verschiedenen Teile der Kolonie zu beobachten, die sie im Gefolge haben. Bei *Hippopodius* hat die Unterglocke jedenfalls den Höhepunkt ihrer Entwicklung unter Calycophoren erreicht, wenn wir sie nicht einzeln, sondern im Verband mit den übrigen, in größerer Anzahl gleichzeitig vorhandenen Unterglocken betrachten und das wundervolle Funktionieren der Schwimmäsule als Ganzes. Wie primitiv erscheint dagegen z. B. die Galeolarienunterglocke, die kaum über das Stadium einer einfachen, spezifisch wenig differenzierten Geschlechtsglocke hinausgediehen ist, und welch weiter Weg liegt zwischen beiden!

Begleitet wird die formale Umwandlung der Hauptglocken, wie noch kurz angedeutet werden soll, von einem Funktionswechsel, durch welchen diese erst verständlich und bedeutsam wird. Indem sich die Unterglocke immer mehr zum Hauptorgan der Kolonie entwickelt, übernimmt sie zugleich die Rolle der, der Reduktion anheimfallenden Oberglocke und wird so zum eigentlichen Schwimmorgan und zum Schutzorgan für den Stamm und die nächste Generation. Die Anfänge dieses Funktionswechsels sind schon bei Abylinen deutlich erkennbar. Bei *Hippopodius* erreicht er den Höhepunkt. Das ist das Schöne und Interessante bei Siphonophoren, daß ihre verwirrende und über-

wältigende Mannigfaltigkeit einen tieferen Sinn enthüllt und die einzelnen Ursachen und Phasen in seltener Vollständigkeit erkennbar sind, so daß sich alles organisch zusammenschließt und jeder Teil und jedes Glied seinen bestimmten Platz erhält. Bei Calycophoren habe ich im großen diese inneren Zusammenhänge aufdecken können. Bei Physophoren ist diese Arbeit noch zu leisten, doch glaube ich auch hier wenigstens den Ausgangspunkt des Umwandlungsprozesses und den Ariadnefaden gefunden zu haben, der uns durch das Wirrsal leiten kann.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zum Thema zurück. Gegen meine Homologisierung der *Hippopodius*-Glocken hat Chunn auch das Vorhandensein einer Somatocyste geltend gemacht (1913, p. 41—43), wodurch diese prinzipiell verschieden seien von den Diphyidenunterglocken und keinesfalls mit ihnen identifiziert werden könnten. Dieses Argument erledigt sich durch den Hinweis auf eine ganze Reihe typischer Unterglocken, die ebenfalls eine, und zwar wohl ausgebildete Somatocyste besitzen und deren Unterglockennatur trotzdem niemals angezweifelt wurde, auch von Chunn nicht. Hierher gehören, und zwar sogar nach früheren Angaben von Chunn selbst, die Unterglocken mancher Galeolarien, ferner die Unterglocken meines neuen Tribus *Diphyidae Intermediae*, unter denen vor allem *D. ovata* Keferst. u. Ehl. zu nennen ist, deren Identität mit der malayischen *Clausophyes galeata* Lens u. V. R. sich während meines Aufenthaltes in Villefranche ergeben hat. Auch die merkwürdige *Chuniphyes multidentata* Lens u. V. R. weist eine und zwar ansehnliche Somatocyste in der Unterglocke auf, desgleichen *Ceratocymba sagittata* Huxley. Die Somatocyste ist somit durchaus kein Charakteristikum der Oberglocke.

Das vierte Argument Chuns hat nicht mehr Wert, wie die vorhergehenden, nachdem mir der Nachweis gelungen ist, daß die Primärglocke von *Hippopodius*, die nur 7 mm lang werden und bald abfallen sollte, unter gleichzeitiger Einschrumpfung ihres Saftbehälters (1887 a, p. 4), tatsächlich nicht nur fast doppelt so groß wird, über 12 mm, sondern auch eine gewisse Umwandlung erfährt, sich also jedenfalls sehr viel länger an der Kolonie erhält, wie es den Anschein hatte. Neuerdings hat Chunn diese Angaben bestätigt und festgestellt, daß die „Larvenglocke“ sogar 14 mm lang wird und noch vorhanden ist, wenn sich drei hufeisenförmige Glocken nebst der Anlage von zwei weiteren an der Kolonie befinden (1913, p. 38—39).. Ja, er glaubt nunmehr, daß diese „Larvenglocke“, bei der „jede unsanfte Berührung genügt, um eine sofortige Isolierung herbeizuführen,“ noch auf weiter vorgeschrittenen Stadien in Verbindung mit der Kolonie angetroffen werden dürfte. Normal erhält sie sich, wie ich glaube, zeitlebens, so wie jede definitive Oberglocke, und ihr häufiges Fehlen hängt lediglich damit zusammen, daß sie sehr leicht mechanisch, und zwar in jedem Alter, abgestoßen wird. Diese auffallende Hinfälligkeit steht wohl im Zusammenhang mit ihrer Rückbildung, durch die sie zu einem mehr nebenschälichen Anhang der Kolonie herabgesunken ist. Bedeutung hat sie offenbar nur in der Jugend, solange die Unterglocken noch nicht entwickelt sind; und dafür genügt sie.

Um die Theorie Chuns zu retten, daß allen Calycophoren eine Larvenglocke zukommt, könnte der Versuch unternommen werden, die Primärglocke von *Hippopodius* für eine „sich zeitlebens erhaltende Larvenglocke“ zu erklären, wie die Glocke von *Monophyes* und *Sphaeronectes*. Dieser Versuch würde jedoch, hier wie dort, ein unübersteigbares Hindernis an den Lagebeziehungen zum Stamm. Zudem: wäre die Deutung Chuns richtig, dann hätte diese Art überhaupt keine Oberglocke, weil die Oberglocken aus einem ganz anderen Mutterboden wie die Unterglocken entstehen. Dadurch wäre Chuns Deutung kaum weniger absurd geführt, wie die Deutung von Claus der Unterglocke von *Abyla* als Homologon der Oberglocke von *Muggiaeae*. Jedenfalls fehlt jedes Analogon für ein derartiges Verhalten nicht nur bei Calycophoren, sondern auch bei Physophoren.

Niemals fehlt die Oberglocke und kann auch gar nicht fehlen, da ausnahmslos allen Calycophoren ein Einglockenstadium zuzukommen scheint, bei dem die Oberglocke der eigentliche Lebensträger ist, in Ermangelung anderer Glocken.

Wir wenden uns nun einer Diphidengruppe zu, auf welche die vorhergehenden Untersuchungen ein interessantes Licht werfen: dem Tribus *Opposita*, speziell *Praya*. Über ihre erste Entwicklung war bisher nichts bekannt. Allerdings hatte Metchnikoff die Larve einer *Praya* kurz beschrieben und abgebildet (1874, p. 45—46 Taf. VII), die er bei Villefranche gefischt hatte; wahrscheinlich handelte es sich aber, nach dem Aussehen, um ein losgerissenes junges Cormidium.

Ich selbst fand in Neapel zwei sehr interessante Larven, die nach ihrem Bau nur zu *P. cymbiformis* D. Chiaje gehören konnten. Die ältere wurde Mitte März gefischt und versetzte mich in ziemliche Aufregung, denn sie stellte meine ganze Auffassung von *Hippopodius* auf eine entscheidende Probe, indem sie auffallend einer jungen *Hippopodius*-Larve mit den beiden ersten, hufeisenförmigen Glocken glich, dadurch aber anscheinend zu einer Deutung im Sinne Chuns zu zwingen schien, also meine eigene Deutung widerlegte. Sie besaß, wie die *Hippopodius*-Larve, eine „Larvenglocke“, die sich kaum von jener unterschied, ferner zwei Glocken, die nach Bau und Lage die Ober- und Unterglocke von *Praya* sein mußten (Taf. I, Fig. 3). Die Oberglocke war schon so groß, daß sie weit aus dem Hydröcium der Larvenglocke vorragte; dabei war sie ganz richtig sowohl dieser letzteren wie auch der noch sehr kleinen Unterglocke opponiert. Diese steckte noch vollständig in ihrem Hydröcium. Die Unterglocke hatte also die gleiche Orientierung wie die „Larvenglocke“. Da die typischen und ähnlichen *Praya*-Glocken offensichtlich die Ober- und Unterglocke der Kolonie darstellten, konnte die abweichend gebaute erste Glocke, ihrer Lage nach, nichts anderes sein, wie die Larvenglocke. Dann war meine Deutung der Verhältnisse bei *Hippopodius* falsch, und mußte dessen Primärglocke ebenfalls eine Larvenglocke sein; denn die Ähnlichkeit der *Praya*- und der *Hippopodius*-Larve war so groß, daß die Annahme, ihre „Larvenglocken“ seien nicht homologe Bildungen, meine Deduktionen ihrerseits ad absurdum geführt hätte. Deshalb kamen mir neuerdings Zweifel über die Richtigkeit meiner Beobachtungen und Schlußfolgerungen, was angesichts der positiven Angaben so hervorragender Forscher wie Chun, Claus und Gegenbaur nur natürlich war.

In den nächsten Wochen ging wenig Material ein, so daß ich Zeit hatte, meine Präparate und Zeichnungen nochmals nachzuprüfen und die betreffenden Fragen nach allen Richtungen hin zu durchdenken. Trotzdem kam ich zu dem gleichen Schluß wie früher, daß die Primärglocke von *Hippopodius* eine Larvenglocke ebensowenig sein kann, wie die einzige Glocke von *Monophyes* und *Sphaeronectes*. Eine unüberbrückbare Kluft klaffte demnach zwischen den Jugendstadien von *Hippopodius* und *Praya*. Kein Ausweg schien aus diesem Dilemma zu führen. Das Entscheidende mußte auch hier die Genese der verschiedenen Teile sein, also der drei Glocken und der Cormidien und ihre ursprünglichen Lagebeziehungen zum Stamm. Aber gerade hierüber war bei dem betreffenden Jugendstadium nichts zu ermitteln. Einerseits konnte ich mich nicht entschließen, dieses einer näheren Untersuchung, die eine teilweise Zerstörung erfordert hätte, zu unterziehen, andererseits wäre der Erfolg kaum sehr groß gewesen, in Anbetracht der weit fortgeschrittenen Entwicklung und starken Kontraktion des kurzen, an seinem Ende wahrscheinlich abgebrochenen Stammes, da der Ansatz der einzelnen Glocken, auf den es allein ankam, ganz von dem dichten Knospenbüschel am Stammanfang verdeckt war. So blieb nichts übrig als abzuwarten und lauerte ich mit größter Spannung auf die täglichen Eingänge.

Das Glück war mir auch diesmal günstig. Am 14. April wurde eine zweite und zwar ebenfalls sehr schön erhaltene Larve (Taf. I, Fig. 1) eingebracht. Sie war bedeutend jünger, ihre Länge betrug ohne Stamm nur ungefähr den vierten Teil der vorigen. Zudem waren nur zwei Glocken, die „Larvenglocke“ und die opponierte, typische, noch sehr kleine Oberglocke vorhanden. Der kurze Stamm hatte nur wenige, meist junge Cormidien, von denen das älteste das Primärcormidium zu sein schien. Die „Larvenglocke“ entsprach dabei, bis auf ihre geringe Größe, durchaus jener des vorigen Stadiums. Aus ihrem Hydröcium ragte die Oberglocke erst wenig hervor, da sie nur eine Länge von ca. 1,5 mm besaß, während die Unterglocke anscheinend noch ganz fehlte. Die nähere Untersuchung ergab eine überraschende, von mir in keiner Weise vorausgesehene oder auch nur gehaute Lösung des Rätsels. Am Stiel der zweiten Glocke fand sich, dicht über ihrem Ansatz am Stamm, eine birnförmige, gestielte, hohle Knospe (Taf. I, Fig. 2, Gl. 3). Diese Knospe konnte nichts anderes sein als die Ersatzglocke für die erstere. Sie mußte zugleich aber auch der Anlage der dritten Glocke der älteren Larve, also der betreffenden Unterglocke entsprechen. Da somit die zweite und dritte Glocke aus dem gleichen Mutterboden hervorgehen, können sie, nach dem früher Gesagten, nicht Ober- und Unterglocke zugleich sein, sondern nur das eine oder andere, und zwar, da sie zudem auf der entgegengesetzten Stammseite wie die erste Glocke saßen, unter allen Umständen nur Unterglocken. Zur Unterstützung meiner Behauptung gebe ich eine Abbildung einer Unterglocke von *Diphyes* mit der Knospe der zweiten Unterglocke (Fig. 16, Taf. IV), um zu zeigen, daß letztere genau wie dort, am Stiel der ersten, also indirekt aus der Ventralknospe hervorsporoßt. Die beiden definitiven Hauptglocken von *Praya*, die für ihre Ober- und Unterglocke gehalten werden, sind also tatsächlich beide Unterglocken, ebenso wie die hufeisenförmigen Glocken von *Hippopodius*. Dieser Schluß ist zwingend nach ihrer Genese. Ihre Opposition ist ebenso, wie bei *Hippopodius*, eine sekundär erworbene, und täuscht nur eine primäre, genetische vor. Weiter folgt aus den gegenseitigen Lagebeziehungen, daß die „Larvenglocke“ von *Praya* tatsächlich die definitive Oberglocke ist, wie dort.

Durch ein drittes Stadium, das nachträglich gefangen wurde, wurde dieser Schluß bestätigt. Dieses dritte Stadium schloß sich eng an das ältere an, nur fehlte die „Larvenglocke“, also die definitive Oberglocke, und waren die beiden anderen Glocken, die Unterglocken, inzwischen größer geworden und zwar die obere etwas, die untere bedeutend, denn die erstere hatte eine Länge von 20 mm statt 19 mm, die letztere 16 mm statt 6 mm. Diese beiden Glocken waren die typischen beiden *Praya*-Glocken, so daß dieses Stadium eine junge *Pr. cymbiformis* darstellte, deren jüngste untere Glocke unzweifelhaft der jüngsten Glocke der älteren „Larve“ und der Knospe für die zweite Glocke bei der jüngsten Larve entsprach. Meine Auffassung von *Hippopodius* wurde also durch diese Jugendstadien von *Praya* in keiner Weise erschüttert oder widerlegt, sondern im Gegenteil auf das schönste bestätigt.

Zum besseren Verständnis der eigentümlichen Verhältnisse, die durch obige Untersuchungen bei *Praya* enthüllt werden, und zur Beleuchtung der phylogenetischen Stellung der letzteren, seien einige Bemerkungen über die betreffenden Unterglocken eingeschaltet. *Praya* unterscheidet sich wesentlich von allen phylogenetisch älteren Calycophoren (s. Stammbaum „Gauß“), wie *Diphyes* und *Abyla*: 1. durch den gleichzeitigen Besitz von zwei Unterglocken an Stelle einer einzigen, indem ihre erste Unterglocke nicht durch die nachfolgende, jüngere verdrängt wird, wie dort, sondern sich neben dieser erhält; 2. dadurch, daß die Lage der jüngeren nicht, wie bei der älteren, ihrer Genese

entspricht, sondern dieser opponiert ist. Diese sekundäre Lageverschiebung hat zur Folge, daß die beiden Unterglocken in ~~gleichen~~ Beziehungen zueinander stehen wie bei anderen Formen die Ober- und Unterglocke, mit dem wesentlichen Unterschied, daß sie dem ~~gleichen~~ Mittelpunkt entstammen und die ältere, obere auf der ventralen, die untere, jüngere auf der dorsalen Stammsseite sitzt, also umgekehrt wie dort. Diese Verhältnisse hängen damit zusammen, daß sich die Ventralknospe bei *Praya* besonders stark stielartig verlängert, so daß die erste Unterglocke eine lange Apophyse besitzt; das gleiche ist bei der zweiten Glocke der Fall, indem auch deren Knospe sich stielartig lang auszieht. Dabei erhalten die Apophysen hier zum erstenmal eine hohe Ausbildung, wie sie von nun an allen Siphonophoren zukommt; sie werden zu langen, breiten Muskelbändern mit nervösen Elementen, die sich zwischen den Glocken und ihrem Ansatz am Stamm ausspannen. So erhalten diese eine gewisse Beweglichkeit und können sich gegenseitig, ihrer Form entsprechend, anpassen, ohne sich zu verdrängen. Von seiten der jüngeren Unterglocke findet diese Anpassung in der Weise statt, daß sie sich im Laufe ihrer Entwicklung allmählich im Hydrörium der älteren dreht und mit ihrer Apophyse nach der entgegengesetzten Seite einstellt. Dadurch kommt die sekundäre Opposition zustande. Der Stamm selbst und der Ansatz der Glocken bleibt jedoch hiervon ganz unberührt, wie betont werden muß, mit Rücksicht auf die Torsionstheorie von Chunn und Schneide.

Auf ganz ähnliche Weise erfolgt die Opposition der Unterglocken bei *Hippopodius*, nur ist hier die Knospungszone der einzelnen Glocken, die zu ihren Apophysen wird, noch mehr stielartig in die Länge gezogen und bildet, da ihre Zahl eine starke Vermehrung erfahren hat, den langen Pseudostamm, an dem diese paarweise aufgereiht sind. Die erhöhte Glockenzahl bei *Praya* beruht aber nicht, wie noch bemerkt werden muß, auf einer positiven Vermehrung, wie bei *Hippopodius*, denn bei *Diphas* und *Abyla* z. B. kommen, nach meinen Untersuchungen, im Gegensatz zu denen Chuns, keinesfalls weniger, sondern wahrscheinlich mehr Unterglocken zur Anlage und Entwicklung, sondern lediglich auf der Fähigkeit, sich gleichzeitig nebeneinander zu erhalten. *Praya* erscheint hiernach als eine Übergangsform zwischen den einfacheren Calycophoren mit nur zwei Hauptglocken und den Höchstentwickelten, den Polyphyiden, mit zahlreichen Hauptglocken. Damit ist eine Brücke zwischen diesen so hochgradig verschiedenen Familien geschlagen, bei denen bisher jeder Übergang gefehlt hatte. Allerdings ist aber *Praya* keineswegs ein direkter Vorläufer von *Hippopodius*, sondern stellt nur einen selbständigen Seitenzweig der gemeinsamen Urform dar, der in seiner Weise die Vollendung erreicht hat. Dafür spricht z. B. die hohe Entwicklung der Cormidien, und die ganze Ausgestaltung der einzelnen Prayinen wie *Lilyopsis diphys* (Vogt). Bei Siphonophoren läßt sich überhaupt ziemlich allgemein der Grundsatz aufstellen, daß keine einzige der jetzt noch lebenden Arten der direkte Vorläufer anderer, noch lebender Arten ist, sondern alles hat sich im Laufe der Zeiten gewandelt und wirklich primitive Siphonophoren scheinen sich überhaupt nicht erhalten zu haben. Auch *Monophyes* und *Sphaeronectes* sind nur relativ, nicht absolut primitiv.

Die Seltenheit, mit der die „Larvenglocke“ d. h. die definitive Oberglocke, wie wir sie nunmehr nennen müssen, bei *Praya* angetroffen wird, hat jedenfalls die gleiche Ursache wie bei *Hippopodius*: die höhere Ausbildung der Unterglocken, durch welche sie in ihrer Bedeutung für die Kolonie stark herabgedrückt wurde. So wird sie leicht mechanisch abgestoßen, ohne daß dadurch die Lebensfähigkeit der letzteren eine besondere Beeinträchtigung erfährt. Dementsprechend hat z. B. mein älteres Jugendstadium unter dem ungünstigen Einfluß der Gefangenschaft und Untersuchung vor meinen Augen die Oberglocke abgeworfen, ähnlich wie Metchnikoff bei *Hal. rubrum* das Abstoßen der einen Glocke, und zwar der ersten Unterglocke, beschreibt. Dabei betont er mit Recht, daß kein

Grund sei, in dieser Glocke deshalb ein provisorisches Organ zu erblicken; das hänge lediglich mit den künstlichen Lebensbedingungen in der Gefangenschaft zusammen (1874, p. 60 Anm.). So hat sich auch die Annahme Chuns, daß das Abstoßen der „Larvenglocke“ von *Hippopodius* bei einer Größe von nur 7 mm ein normaler Vorgang sei, als Irrtum erwiesen. Offenbar wird diese Glocke bei *Praya* ebenfalls viel öfter angetroffen und bedeutend größer, als es den Anschein hatte; sie wurde nur bisher als solche nicht erkannt, sondern die betreffenden Exemplare, die diese Glocke noch besaßen, wurden für eine dritte Art gehalten und so die Veranlassung zu der außerordentlichen Verwirrung, die noch immer bei Prayinen herrscht. Die drei aus Neapel und Villefranche unter den verschiedensten Namen beschriebenen und häufig erwähnten Prayinen reduzieren sich nach meinen Untersuchungen auf zwei, während die dritte eine „Larve“, d. h. ein noch mit der Oberglocke versehenes Exemplar von *Pr. cymbiformis* ist.

Der Einwand, daß die Ähnlichkeit der „Larvenglocken“ von *Praya* mit der Larvenglocke von *Muggiaea* gegen deren Oberglockennatur spricht, erledigt sich durch den Hinweis auf die Unterglocken von *Praya* selbst, denn hiernach müßten letztere ebenfalls Larvenglocken sein, da sie sowohl ihrer eigenen „Larvenglocke“ wie der von *Hippopodius* so täuschend gleichen, daß sie fast nur durch das Vorhandensein eines unteren Astes an der Somatocyste und durch die Komplikation der Subumbrellargefäße zu unterscheiden sind. Diese Ähnlichkeit ist sicher lediglich Ausdruck der Rückbildung, wie z. B. umgekehrt bei Galeolarien die Ähnlichkeit der verschiedenen Unterglocken der Ausdruck einer primitiven Entwicklungsstufe ist, wie ich bereits früher (Gauß) besprochen habe. Im ersten Fall handelt es sich also um eine Konvergenzerscheinung.

Wenn wir auch nichts über die Anlage der Oberglocke von *Praya* wissen, so berechtigt doch die Ähnlichkeit mit *Hippopodius* zu dem Schluß, daß sie ebenfalls direkt am Ei entsteht, also eine Primärglocke ist, wie dies für die Monophyiden und die superponierten Diphyiden mit tiefem Hydrörium mindestens sehr wahrscheinlich ist.

Im Gegensatz hierzu glauben Chun und sein Schüler L o c h m a n n (1913 und 1914) neuerdings den unwiderleglichen Beweis erbracht zu haben, daß auch diesen Diphyciden und damit allen Calycophoren außer *Monophyes* und *Sphaeronectes* ein larvaler Glockenwechsel zukommt. Beide haben aber mit ihrem Beweis kein Glück. Allerdings hat L o c h m a n n ein sehr interessantes Larvenstadium in Villefranche gefischt und dessen Weiterentwicklung beobachtet (Fig. 17, Taf. IV). Aber die Interpretation dieses Stadiums ist falsch. Es gehört weder zu *D. sieboldi*, noch zu der betreffenden, von G e g e n b a u r geziüchteten Larve, wie Chun und L o c h m a n n glauben. Diese Larve hatte G e g e n b a u r nur anfangs *D. sieboldi* zugeschrieben, was von beiden übersehen wird, um seinen Irrtum nachträglich dahin richtig zu stellen, daß die zugehörige Mutterkolonie eine neue Diphycide (*D. turqida*) ist. Deren Identität mit *G. australis* Lesueur habe ich in Neapel nachweisen können, nachdem sie ohnehin durch den ganzen Habitus sehr wahrscheinlich gewesen war. Zu *G. australis* kann aber die betreffende Larve infolge des Baues der Oberglocke nicht gehören, ebenso wenig wie zu *D. sieboldi*, nachdem L o c h m a n n einen großen Unterschied im Bau der Oberglocke, namentlich des Hydröiums, hervorgehoben hat. Daß durch entsprechende Umwandlung die junge Oberglocke zur Oberglocke von *D. sieboldi* wird, ist von L o c h m a n n nur behauptet, nicht bewiesen worden. Gerade das aber war zu beweisen. So fehlt jede Verbindung zwischen der betreffenden Larve und *D. sieboldi*. Nachdem ich selbst noch jüngere Stadien der letzteren, wie L o c h m a n n, gefunden habe, mit einer Länge von nur 2 mm, die ebenfalls die typische Oberglocke, ohne alle Anzeichen der behaupteten Wandlung zeigen, scheint es unmöglich, die eine aus der andern abzuleiten.

Dagegen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Larve L o c h m a n n s von einer Galeolarie und zwar von *G. truncata* (Sars) abstammt. Daß weder er noch Ch u n auf den Gedanken kam, liegt wohl daran, daß damals unbekannt war, daß diese sog. nordische Galeolarie auch im Mittelmeer heimisch und sogar gemein ist. Das habe ich erst in Villefranche und Neapel (1913—1914) festgestellt. Hierzu kommt noch, daß *G. truncata* eine große Ähnlichkeit mit *D. sieboldi* hat, wobei der Hauptunterschied gerade in dem verschiedenen Bau des Hydröciums besteht: bei *D. sieboldi* ist dieses relativ tief und wohl ausgebildet, während es bei *G. truncata*, wie allen Galeolarien fehlt, so daß die Stammwurzel fast ungeschützt und frei ist — wie bei L o c h m a n n s Larve. Und schließlich bringt *G. truncata* wie *D. sieboldi* Eudoxien hervor, während nach Ch u n der Mangel an Eudoxien einen charakteristischen Unterschied zwischen Galeolarien und Diphyinen bildet. Auch das ist ein Irrtum, denn nicht nur *G. truncata*, sondern z. B. auch *G. quadrivalvis* Lesueur produziert Eudoxien (s. G a u ß). Der Mangel an Eudoxien als Charakteristikum der Galeolarien muß daher gestrichen werden.

Unter diesen Umständen ist es begreiflich, daß L o c h m a n n in Villefranche nur *D. sieboldi*, nicht auch *G. truncata* beobachtete, resp. beide miteinander verwechselte. Ein Verdienst bleibt es trotzdem, diese interessante Larve gefunden zu haben, wenn sie auch nicht das beweist, was L o c h m a n n glaubt, sondern nur, daß einer zweiten Galeolarie ein larvaler Glockenwechsel wie *G. quadrivalvis* Les. zukommt. Damit ist für die übrigen Diphyiden nichts ausgesagt.

Ferner hat L o c h m a n n aus befruchteten Eiern Larven von *G. quadrivalvis* (*Epibulia aurantiaca*) erzielt, die älter waren als jene von M e t s c h n i k o f f gezüchteten. Durch sie wird jeder Zweifel über das Schicksal der Primärglocke beseitigt; diese ist tatsächlich eine hinfällige Larvenglocke, denn bei dem ältesten Stadium (Fig. 18, Taf. IV) ist außer ihr noch eine zweite und zwar opponierte Glocke vorhanden, die wohlausgebildete, definitive Oberglocke. Der kleine Stamm weist mehrere Cormidien auf, nebst der Mutterknospe für die Unterglocken. Die Lagebeziehungen der beiden ersten Glocken sind dabei genau so, wie bei *Muggiaeae*, und also gerade umgekehrt, wie z. B. bei *Hippopodius*: die Primärglocke v e n t r a l, wie es L o c h m a n n ganz richtig darstellt, die zweite Glocke d o r s a l. Diese letztere, die definitive Oberglocke, entspricht also in ihren Lagebeziehungen der Primärglocke von *Hippopodius* und *Praya*, ebenso der einzigen Glocke von *Monophyes* und *Sphaeronectes* und der Oberglocke aller von mir beobachteten definitiven Einglockenstadien. Die Anlage der dritten Glocke, also der ersten Unterglocke, sitzt dagegen v e n t r a l, wie die L a r v e n g l o c k e, und somit der definitiven Oberglocke opponiert, wie die erste hufeisenförmige Glocke bei *Hippopodius* und die Unterglocken aller jungen Diphyiden, z. B. von *D. sieboldi* und *Ap. pentagona*. Auch hiernach kann die Deutung der verschiedenen Glocken gar keine andere sein, wie die von mir gegebene. Dagegen ist es falsch, wenn L o c h m a n n, wohl unter Ch u n s Einfluß, bei der Larve seiner „*D. sieboldi*“, also von *G. truncata*, die Unterglocke plötzlich auf die dorsale Stammseite setzt und hierin einen wichtigen Unterschied der Diphyinen und Abylinen von den Galeolarien erblickt (p. 269). Wie oben besprochen, ist ausnahmslos nicht nur bei Galeolarien, sondern bei allen Calycoptoren die Unterglocke eine v e n t r a l e Bildung.

Merkwürdigerweise konnte ich bisher von *D. sieboldi* und ihrem Formenkreis (*D. contorta* Lens und V. R. und *D. chamissonis* Huxley) niemals Einglockenstadien finden, trotzdem ich von allen dreien ein sehr umfangreiches Material, auch mit sehr kleiner Oberglocke zur Untersuchung hatte. Selbst die jüngste Kolonie von *D. sieboldi*, deren Oberglocke nur eine Länge von 2 mm besaß, war über das Einglockenstadium hinaus und wies bereits ein längeres Stämmchen mit mehreren Cormidien auf und auf der Ventralseite eine größere Knospe für die erste Unterglocke (Fig. 19, Taf. V),

ähnlich wie es auch Lochmann abbildet. Bedeutsam ist nun, daß gerade diese drei Arten die primitivsten Diphyinen sind und den Galeolarien, speziell *G. truncata* am nächsten stehen, namentlich durch die geringe Ausbildung und Größe des Hydröciums der Oberglocke. So erscheint es nicht unmöglich, daß auch ihnen eine Larvenglocke zukommt, wie einem Teil, möglicherweise allen Galeolarien, im Gegensatz zu den höheren Diphyiden, ferner zu den von ihnen abstammenden Dimophyiden, den Polyphyiden und den meisten Monophyiden. Daß unter letzteren *Monophyes* und *Sphaeronectes* anscheinend eine Larvenglocke nicht hervorbringen, wäre ein Beweis, daß sie nicht absolut, sondern nur relativ primitiv sind, und als Monophyiden bereits eine recht hohe Entwicklungsstufe erreicht haben, wie auch z. B. aus dem Bau ihrer Cormidien hervorgeht. Sie erscheinen auch durch die Ausbildung ihres Hydröciums durchaus nicht als die direkten Vorfahren der Galeolarien, sondern als ein selbständiger Seitenzweig der gemeinsamen Urform.

Hiernach fehlt jedenfalls der Mehrzahl der Calycophoren eine Larvenglocke, und kommt sie offenbar nur den primitiveren Arten, und zwar einigen Monophyiden und einigen oder allen Galeolarien zu, vielleicht auch den primitivsten Diphyinen. Bei den höheren Calycophoren wurde sie dagegen unterdrückt. Zwei Faktoren haben dabei mitgewirkt: 1. die Ausbildung eines tiefen und geschlossenen Hydröciums in der Oberglocke, als Schutz für den Stamm mit den Cormidien und Unterglocken, denn durch dieses wurde das Vorhandensein einer Larvenglocke unmöglich gemacht; 2. eine beschleunigte Anlage und Entwicklung der Oberglocken, so daß sie statt nachträglich am Stamm, viel früher bereits an der Planula angelegt und dann sehr rasch ausgebildet wurde, so daß eine Larvenglocke ganz überflüssig war. So wird dann die Oberglocke selbst zur Primärglocke. Von der larvalen Primärglocke unterscheidet sie sich dadurch in fundamentaler Weise, daß sie nicht ventral, an den Tentakel direkt anschließend, sondern dorsal sitzt. Während also die Calycophorenlarve mit Larvenglocke so aussieht, wie Fig. 20, Taf. V abgebildet, dürfte jene ohne Larvenglocke ähnlich sein, wie Fig. 21, Taf. V von mir konstruiert. Es wird interessant sein, festzustellen, inwieweit ich mit dieser Konstruktion das Richtige getroffen habe. Für das beschleunigte, relative Entwicklungstempo der Oberglocke spricht jedenfalls die Larve Metchnikoffs von *Hippopodius*, wenn wir sie mit der Larve von *Muggiaeaa* vergleichen, deren Oberglocke bereits angelegt ist. Hier entsteht sie erst sehr spät am Stamm, dort ganz früh am Ei selbst, noch vor Bildung des ersten Tentakel, wenn der erste Saugmagen sich erst zu differenzieren beginnt.

Jedenfalls erhalten meine Ausführungen die beste Stütze durch eine ganze Anzahl Beobachtungen bei Physophoren, zu deren Besprechung wir nunmehr übergehen.

Die Larven der Physophoren.

Über diese sind wir viel besser orientiert wie über jene der Calycophoren. Trotzdem bestehen hier noch mehr wie dort die abweichendsten Ansichten über Grundfragen. Das hat zwei Ursachen: die eine ist, daß die betreffenden Verhältnisse weniger klar und eindeutig sind wie dort, so daß die positiven Angaben sich oft diametral gegenüberstehen. So erklärt z. B. Metchnikoff (1873, p. 67) als allgemeine Regel „daß sich die junge wimpernde Larve von Anfang an wenigstens in zwei Teile differenziert“ und zwar in einen Magen (oder in einem homologen Dottersack) und in ein denselben begleitendes, dem Medusenschirm homologes Organ (Luftapparat, Schwimmglocke oder kappenförmiges Deckstück) (Fig. 22, Taf. V). Beide Teile, Magen und Schirm, sind nach ihm integrierende Bestandteile der Larve, nicht das eine Produkt des andern. Delage und Herouard erklären

dagegen in ihrem Handbuch die Pneumatophore resp. die primäre Schwimmglocke für das primäre Individuum, den Polyp bezw. Saugmagen für das distale Ende des aboralen Stolo prolifer, also für ein Produkt des ersteren. Woltreck (1905, p. 612) leugnet dies glatt und sieht, ähnlich wie Leuckart, umgekehrt im Primärpolyp das erste Produkt der Planula, d. h. nach ihm wird die

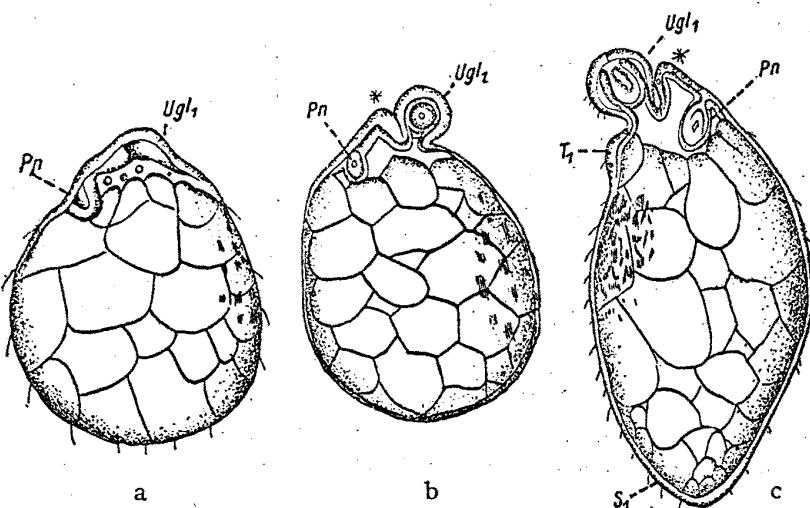


Fig. 23. Drei Larvenstadien von *Halistemma rubrum* Metschn. ohne larvale Deckstück, mit der Anlage der Pneumatophore (Pn), der ersten Unterglocke und des Tentakel. Bei C beginnt sich der Saugmagen zu bilden (Metchnikoff).

Nach Claus (1883, p. 12): „Beobachten wir innerhalb der Physophorengruppen bei den nächst verwandten Gattungen eine überraschende Verschiedenheit der sich entwickelnden Teile der Larve . . . Während sich in den meisten Fällen (*Crystallodes*, *Physophora*, *Agalmopsis*, *Athorybia*) am Embryonalkörper zuerst ein kappenförmiges Deckstück und später erst der Primärpolyp nebst Fangfaden bildet, fällt bei *Halistemma* die Knospung des Deckstückes ganz aus, und zwar differenziert sich am Larvenleib von *Hal. rubrum* zuerst eine . . . Schwimmglocke (Fig. 23, Text) wogegen bei . . . *Steph. pictum* von Metchnikoff der Primärpolyp nebst Fangfaden zuerst entsteht und noch vor Auftreten einer Schwimmglocke funktionsfähig wird (Fig. 24, Taf. IV).“ Gegenbaur (1854, Sep. p. 54) stellt folgenden Unterschied der Physophoren von den Diphyiden resp. Calyco-phoren fest: „Bei *Diphyes* zuerst Entstehung eines lokomotorischen Apparates (Schwimmglocke) und dann erst der ernährenden Teile der Kolonie, bei Physophoren Bildung des hydrostatischen Organes (Pneumatophore) mit einem einzigen ernährenden Organ (Primärpolyp), worauf erst die Bildung des lokomotorischen Apparates (Schwimmglocken) folgt.“ Die Frage, welches Organ zuerst an der Planula entsteht, ist von allergrößter Bedeutung. Ich werde sie erst im folgenden Kapitel diskutieren.

Die zweite Ursache für die abweichenden Ansichten ist in der Tatsache zu suchen, daß die Physophoren ein überzähliges Organ zu besitzen scheinen, das bei der Homologisierung der verschiedenen Teile der Physophorenlarve mit denen der Calyco-phorenlarve die größten Schwierigkeiten bereitet. Während letztere, wie wir gesehen, aus drei Teilen besteht: der Larvenglocke, dem Saugmagen mit Tentakel und der definitiven Glocke, finden sich bei Physophoren deren vier, nämlich außer den beiden letzteren noch das larvale Deckstück und die Pneumatophore. Die Schwierigkeit und

Planula selbst zum Primärpolypen, der am aboralen Pol eine stoloartige Proliferationszone entwickelt, die dann die Pneumatophore resp. das larvale Deckstück und später die weiteren larvalen Deckstücke und die Schwimmglocken hervorbringt: „Die medusoide Luftflasche,“ schreibt er, „ist das erste, vom Primärpolyp aboral geknospete Sekundärzoid. Also kann unmöglich umgekehrt der Primärpolyp als aboral produziertes Stolo-Ende seines eigenen Geschöpfes, der Terminalmeduse, aufgefaßt werden.“

Unsicherheit bei der Homologisierung dieser beiden geht klar z. B. aus der Art hervor, wie Claus (1863, p. 21) den wichtigen Unterschied wiedergibt, den Gegenbaur zwischen der Entwicklung der Diphyiden und Physophoren gefunden hatte. Er sagt: „Bei jenen wird die erste Embryonalknospe zur Schwimmglocke, bei diesen dagegen gelangt das Ernährungstier, der Polyp mit seinem Fangfaden zuerst zur Ausbildung.“ Das „hydrostatische Organ“, die Pneumatophore, die nach Gegenbaur tatsächlich gleichzeitig mit dem Saugmagen entsteht, übergeht er ganz. Auch in seiner oben zitierten Besprechung von *Hal. (Stephanomia) pictum* wird die Pneumatophore, die der Schwimmglocke vorauselt, einfach übergangen.

Das ist um so merkwürdiger, als Claus, wie Haeckel, Chun und die meisten die Pneumatophore mit der Larvenglocke der Calyphoren homologisierte, nicht das larvale, kappenförmige Deckstück, obwohl dieses später, ähnlich wie die Larvenglocke, abgeworfen wird. Das kappenförmige Deckstück dagegen sollte eine Neubildung ohne Homologon bei Calyphoren sein. Hiergegen machte Schneide (1896, p. 597), der eine Zusammenstellung aller Beobachtungen über die erste Entwicklung der Siphonophoren gegeben hat, geltend, daß nicht die Pneumatophore allein, sondern nur die Pneumatophore + laralem Deckstück mit der Larvenglocke homologisiert werden könne, denn das Deckstück erscheine durchaus nicht als eine Neubildung, da es gerade den am höchsten entwickelten Arten fehlt, sondern vielmehr als ein Überbleibsel früherer Entwicklungsstufen. Was aber dieses Überbleibsel eigentlich ist, und wie im besonderen beide auf die Larvenglocke zurückzuführen sind, hat auch er nicht gesagt. Überhaupt fehlt allen bisherigen Homologisierungen dieser wichtigen Teile des Physophorenorganismus eine richtige Begründung und Erklärung.

Nicht viel weniger Schwierigkeiten macht die Homologisierung der Hauptglocken, die meist in großer Zahl vorhanden sind, bei sehr aberrant gebauten Formen aber fehlen. Chun allerdings äußert sich, soweit ich festgestellt habe, nirgends unzweideutig hierüber. Aus einzelnen Bemerkungen läßt sich jedoch mit Bestimmtheit entnehmen, daß er sie, wie es naheliegend war, bei seinen ganzen Anschauungen, mit den definitiven, einem gemeinsamen Mutterboden entspringenden, sekundären Hauptglocken der Calyphoren, den Ober- und Unterglocken, homologisierte. Dafür spricht auch die Tatsache, daß er sie, wie diese letzteren, als die „heteromorphen, sekundären Schwimmglocken“ bezeichnete und damit in Gegensatz zur primären Larvenglocke resp. zur Pneumatophore brachte. Darnach sind alle definitiven Hauptglocken der Siphonophoren homologe Bildungen, mit alleiniger Ausnahme der einzigen Glocke von *Monophyes* und *Sphaeronectes*. Diese Ansicht ist die jetzt allgemein angenommene. Nun liegt aber der Mutterboden für die definitiven Hauptglocken bei Physophoren tatsächlich, auch nach den Angaben von Chun selbst, ventral, also gerade umgedreht wie, nach ihm, bei Calyphoren. Es besteht also ein fundamentaler Gegensatz zwischen beiden, denn wie Chun neuerdings (1913, p. 14) betont, „können Anhänge des Siphonophorenstammes, welche aus genetisch verschiedenen Keimzonen hervorgehen, nicht miteinander homologisiert werden“. Diese Inkongruenz ist Chun vollständig entgangen.

Zu diesem kardinalen Unterschied kommt ein anderer hinzu, der einen kleinen Teil der Physophoren in einen merkwürdigen Gegensatz zu allen anderen Siphonophoren stellt. Nach übereinstimmenden Angaben ist die Opposition der Hauptglocken bei letzteren eine Folge der Torsion des Stammes. Bei ersteren dagegen, so bei *Agalma*, soll sie durch entsprechende Gruppierung der, alternierend aus der Knospungszone nach rechts und links hervorschossenden Knospen zustande kommen, ohne daß der Stamm dadurch eine Drehung erfährt, wie Chun im besonderen nachgewiesen hat.

(1898, p. 326). Dieses abweichende Verhalten steht in so auffallendem Gegensatz zu jenem der großen Mehrheit der Siphonophoren, daß mindestens eine Erklärung namentlich in bezug auf die Ursachen notwendig gewesen wäre. Wir suchen sie vergebens.

Meine eigenen Untersuchungen haben nun, um die Hauptglocken zuerst zu besprechen, den fundamentalen Unterschied zwischen Physophoren und Calycophoren beseitigt, denn aus dem Nachweis, daß die definitiven Hauptglocken der letzteren in dorsale Oberglocken und ventrale Unterglocken zerfallen, ergibt sich eo ipso die Identität dieser Unterglocken mit den ventralen Hauptglocken der Physophoren. Letztere sind somit ebenfalls Unterglocken.

Des weiteren habe ich festgestellt, daß die Opposition der Hauptglocken, d. h. der Unterglocken, um die es sich hier allein handelt, nicht nur bei einer kleinen Minderheit, sondern bei allen Physophoren — abgesehen vielleicht von seltenen Ausnahmen? — durch sekundäre Einstellung der Glocken selbst erfolgt, unabhängig vom Stamm, ähnlich wie bei den Unterglocken von *Hippopodius*. Dieses Ergebnis läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß die Opposition von Ober- und Unterglocke stets eine primäre ist, die der Unterglocken untereinander dagegen stets eine sekundäre, entsprechend der Genese der definitiven Hauptglocken aus opponiertem oder gleichem Mutterboden.

Sogar bei *Forskalia contorta* (Vogt) mit gelbem Fleck an den Glocken, bei der zuallererst die Torsion des Stammes behauptet und dann von den verschiedensten Seiten, so auch von Ch u n (1898) bestätigt wurde, trifft dies nicht zu. In Villefranche und Neapel habe ich durch eingehende Untersuchung feststellen können, daß allerdings eine Torsion vorhanden ist, wobei der Stamm mehr oder weniger weite Spiralen beschreibt, diese stehen aber in keinerlei Beziehungen zur Anordnung der Glocken, die viel zu dicht gedrängt hintereinander aufgereiht sind, als daß auf diese Weise ihre polystriale Anordnung herbeigeführt werden könnte. Um sich davon zu überzeugen, braucht man nur die Zahl der Spiralen des Nestosom mit der Glockenzahl zu vergleichen. Oder man stellt ein Bruchstück des ersteren mit den Glocken aufrecht ins Wasser, so daß diese ihre natürliche Lage einnehmen. Dann sieht man deutlich, wie die langen Apophysen alle von einem Punkt resp. von einer senkrechten Linie, der Ventrallinie, nach den Seiten ausstrahlen, und sich dabei so ordnen, daß der Stamm vollständig von ihnen umgeben ist.

Ein anderer Unterschied von prinzipieller Bedeutung ist dagegen zwischen beiden Ordnungen vorhanden, der bisher vollständig übersehen wurde: bei Physophoren k ö n n t e die Torsion des Stammes allerdings zur gegenseitigen Opposition der Unterglocken führen, bei Calycophoren niemals. Das hängt mit der ganz verschiedenen Entwicklung ihrer Ventralknospe, resp. ihrer Unterglocken zusammen. Bei ersteren breitet sich diese flächenhaft am Stamm aus und gehen alle Glocken direkt aus ihr hervor, sind daher an diesem selbst angeheftet. Bei letzteren ist statt dessen die Ventralknospe stielartig verlängert und geht restlos in der ersten Unterglocke auf; nur diese entsteht also direkt; alle anderen entwickeln sich indirekt, indem immer die eine am Stiel der vorhergehenden hervorsproßt. Darüber haben meine Untersuchungen keinen Zweifel gelassen. Eine Torsion des Stammes würde also hier die Unterglocken in ihrer Gesamtheit, niemals einzeln treffen. Dafür ist gerade *Hippopodius* mit seinem Pseudostamm ein schlagendes Beispiel und ist die Zickzackform des letzteren der deutliche Ausdruck der Entstehung der einen Glocke am Stiel der anderen und ihrer gegenseitigen Opposition, unabhängig vom Stamm.

Damit kommen wir zur Frage nach der Homologie der Pneumatophore und des larvalen Deckstückes. Aus Vorgehendem scheint notwendig hervorzugehen, daß die erstere nicht, wie behauptet, der Larvenglocke, sondern vielmehr der definitiven Oberglocke der Calycophoren homolog ist, da

sonst den Physophoren eine definitive Oberglocke überhaupt fehlen würde, was ganz unwahrscheinlich erscheint, bei der Rolle, die gerade dieses Organ in der ganzen Ordnung der Calycophoren spielt und nachdem es jetzt nicht mehr zweifelhaft sein kann, daß die Physophoren von ihnen abstammen und in jeder Beziehung auf diese zurückzuführen sind. Jedenfalls fehlt aber jeder Anhaltspunkt für eine solch plötzliche und vollständige Unterdrückung dieses wichtigen Organes. Zudem lassen sich auch andere Einwände gegen die Homologisierung der Pneumatophore mit der Larvenglocke geltend machen, außer dem oben angeführten von Schneide. Der eine ist, daß sich die Pneumatophore zeitlebens und unverändert erhält, wie die Oberglocke, im Gegensatz zu allen Larvenglocken. Dieser Einwand gewinnt an Bedeutung durch den Nachweis, daß die Larvenglocke sogar einem Teil der höheren Calycophoren fehlt, hier also offenbar unterdrückt worden ist, während die Pneumatophore ausnahmslos allen Physophoren zukommt, und von allen Organen das einzige ist, das durch Selbstamputation nie abgestoßen wird. So erscheint es viel wahrscheinlicher, daß die zeitlebens sich erhaltende, allen Physophoren zukommende Pneumatophore ein Homologon ist der sich zeitlebens erhaltenden, allen Calycophoren zukommenden Oberglocke. Metchnikoff hat es auch offenbar so verstanden, da er sowohl bei *Agalma sarsi* (p. 50, 51) wie bei *Halistemma rubrum* (p. 59) die Pneumatophore auf der dorsalen Seite der Larve, dem Fangfaden opponiert darstellt, die Larvenglocke (bei *Galeolaria*, p. 41) dagegen auf der Ventralseite dicht über dem Fangfaden.

Durch diese Homologisierung der Pneumatophore fällt ein ganz neues Licht auf das larvale Deckstück. Darnach ist dieses offenbar nichts anderes als die rudimentäre Larvenglocke der Calycophoren. Diese Auffassung wird gestützt durch die Tatsache, daß es durchaus nicht der ganzen Ordnung, sondern nur einem Teil derselben zukommt, wie die Larvenglocke, und zwar bezeichnenderweise ebenfalls nur dem primitiveren Teil. Ja, es kann sogar hier mehr oder weniger vollständig unterdrückt werden, wie Woltreck (1905, p. 626) beobachtet hat, z. B. bei ungünstigen Lebensbedingungen. So stellte er fest, daß *Hal. rubrum*, die nach Metchnikoff kein larvaes Deckstück besitze, tatsächlich ein solches hat, so wie *Ag. sarsi*, was auch dessen Abbildungen erkennen lassen und zwar auf Fig. 5 und 6 als kurzen Höcker (s. Textfig. 23 b, c, Text, bei *), Fig. 8 als blasigen Anhang. Solche Bilder eines schrumpfenden Deckstückes in allen Stadien erhielt Woltreck bei beiden Arten, wenn Sauerstoff fehlte. Die Abhängigkeit von der Sauerstoffzufuhr ging soweit, daß ein bereits weit angelegtes Deckstück alsbald rückgebildet, ja förmlich eingezogen wurde, wenn die Durchlüftung eine Unterbrechung erhielt. Die Larve wurde dann wieder kugelig und nur die Pneumatophore entwickelte sich kräftig. Viel häufiger trat aber der, von Metchnikoff als typisch für *Hal. rubrum* beschriebene Fall ein, daß alles unterdrückt wurde bis auf die Pneumatophore und den Nesselfaden. Dagegen scheint bei der nahe verwandten *Hal. pictum* ein larvaes Deckstück tatsächlich zu fehlen, denn nach Chunn unterblieb dessen Anlage auch bei sorgfältigster Kultur. Allerdings ist es möglich, wie Woltreck bemerkte, daß diese Art nur besonders fein auf künstliche Verhältnisse reagiert, also das Deckstück sehr leicht einbüßt. Jedenfalls geht aus allem hervor, daß ganz allgemein dessen Bedeutung für die Kolonie eine sehr geringe ist, eine viel geringere wie die der Larvenglocke, mit der es von allen Organen der Physophorenlarve durch seine Hinfälligkeit und seine Tendenz zu verschwinden die meiste Ähnlichkeit hat. Diese geringe Bedeutung wird auch durch seinen ganzen Bau bestätigt, ferner durch die sehr interessante und vielsagende Tatsache, daß die Anlage und Entwicklung der Pneumatophore außerordentlich beschleunigt ist im Verhältnis zum Deckstück, verglichen mit dem Entwicklungstempo der Oberglocke in bezug auf die Larvenglocke. Die Entlastung wie die Ablösung des Larvenorganes tritt also bei Physophoren viel früher ein.

wie bei Calycophoren und zwar nicht nur durch das definitive Apikalorgan, sondern auch durch die Unterglocken. Deren relatives Entwicklungstempo ist bei Physophoren ebenfalls sehr beschleunigt. So kommt es, daß hier sowohl das definitive Apikalorgan wie die Unterglocken am Ei selbst entstehen, bei Calycophoren dagegen sehr spät und daher erst am Stamm. Diese Tatsache berechtigt zu der früher besprochenen Annahme, daß das Verschwinden der Larvenglocke bei den höheren Calycophoren

herbeigeführt wird durch eine Beschleunigung in der Anlage und Entwicklung der Oberglocke, wodurch erstere überflüssig wurde.

Noch ein wichtiger, kaum bemerkter Umstand spricht zugunsten meiner Homologisierung. Wie Schneider feststellte (1896, p. 596), besteht zwischen Calycophoren und Physophoren insofern auch ein bedeutsamer Unterschied, als die Larvenglocke direkt an den Fangfaden und Saugmagen grenzt, während dagegen die Pneumatophore, die mit ersterer homolog sein soll, umgekehrt sitzt, nämlich auf der dorsalen Eiseite. Diese bezeichnet daher Woltereck als Pneumatophorenseite. Zudem wird sie vom Saugmagen und Fangfaden durch den Ansatz des larvalen Deckstückes getrennt. Das ist sehr deutlich auf den betreffenden Abbildungen Metzchnikoffs (s. z. B. Textfig. 22 d, e, Taf. V) zu erkennen, vor allem aber bei einer älteren Larve Wolterecks von *Agalma* (Fig. 25, Text). Das larvale Deckstück also, nicht die Pneumatophore, grenzt an den Fangfaden und Saugmagen — wie die Larvenglocke.

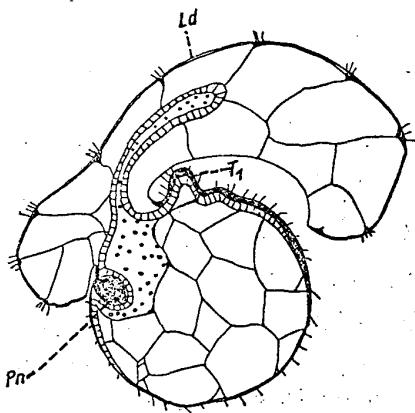
Fig. 25. Larvenstadium von *Agalma* mit dem larvalen Deckstück (Ld), der Anlage der Pneumatophore auf der dorsalen und des Tentakels auf der entgegengesetzten Seite (Woltereck).

Auf diese Weise sind die unüberwindlichen Schwierigkeiten beseitigt, die der Zurückführung der Physophoren auf die Calycophoren entgegenstanden.

Die Larvenglocke und die definitive Oberglocke haben also im Laufe der phylogenetischen Entwicklung auffallende Wandlungen durchgemacht, indem aus der einen das larvale Deckstück, aus der anderen die Pneumatophore hervorgegangen ist. Diese Wandlungen stehen jedoch nicht vereinzelt da, sondern haben in mehr oder weniger ähnlicher Weise auch bei den Geschlechtsglocken und Unterglocken stattgefunden. Durch diese fällt dadurch weiteres Licht auf den Umwandlungsprozeß der ersten und erhält ihre Deutung eine wertvolle Stütze. Unter diesen Umständen ist es angebracht, hierüber einzuschalten.

Was die Geschlechtsglocke anbelangt, so kann es, nach meinen Untersuchungen, keinem Zweifel unterliegen, daß durch Unterdrückung des Klöppel aus ihnen die Spezialschwimmglocken hervorgegangen sind, und zwar alle, nicht nur ein Teil, wie Chunn glaubte.

In Fortführung dieses Reduktionsprozesses sind weiter, durch Unterdrückung der Subumbrella und des Gefäßsystems die Cormidiendeckblätter entstanden, während bisher vielfach angenommen wurde, so z. B. von Schneider, daß sie umgewandelte Saugmagen darstellen. Letztere Auffassung läßt sich jetzt keinesfalls mehr aufrecht halten, wie ich in meiner *Gauß*-Monographie ausgeführt habe. Die ganzen, genetischen Beziehungen dieser Deckblätter zur Urknospe, bezw. den Gonophoren, die namentlich bei *Sphaeronectes* und *Abylidium* sehr auffallend sind, sprechen eine deutliche Sprache. Zudem habe ich nachweisen können, daß sich Schneider speziell bei *Pr. cymbiformis* D. Chiaje irrte mit der Angabe, deren Deckblätter seien dauernd von einem feinen, nur in seiner proximalen Partie angeschwollenen Kanal durchzogen, der distal ausmündet, was eines der wichtigsten Beispiele



für ihre Polypennatur sein sollte. Darnach sollten sie Polypen darstellen, deren Entodermkanal stark im Lumen reduziert ist. Tatsächlich mündet aber, wie ich in Neapel feststellte, der betreffende feine Kanal niemals nach außen; er geht nur bis dicht unter die Oberfläche des Deckblattes, dessen Ectoderm hier stark verändert und etwas trichterförmig eingesenkt ist, und bildet unter diesem eine kleine, stets geschlossene Ampulle. Ganz das gleiche ist auch bei *Lilyopsis diphyses* (Vogt) der Fall. Dieses Gefäß gehört jedenfalls, wie die übrigen, zum Kanalsystem des Deckblattes. Letzteres läßt sich jedoch keinesfalls auf die Radialgefäße einer Gonophore zurückführen, wie dies Haeckel z. B. versucht hat, sondern stellt immer eine mehr oder weniger gute Anpassung an die Gallertentwicklung und die besonderen Formverhältnisse der betreffenden Deckblätter dar. Dieses Gefäßsystem ist also eine Um- und Neubildung, wie ja überhaupt das Gefäßsystem der Siphonophoren in hohem Maße die Fähigkeit besitzt, durch Hervorbringung neuer Kanäle sich veränderten Anforderungen anzupassen. Dafür sind gerade die larvalen Deckstücke ein sehr interessantes Beispiel. Wie rasch und in welchem Umfang hier die Neubildung von Gefäßen vor sich gehen kann, hat Haeckel (1869) bei einer Anzahl hypertrophischen, larvalen Deckstücken von *Physophora* und *Agalma (Crystallodes)* gezeigt. Deren außerordentliche Vergrößerung und abweichende Form hat gewissermaßen automatisch zu einer, den betreffenden Ernährungsbedürfnissen entsprechenden Entwicklung und Umwandlung des normalen Kanalsystems geführt.

Für die Abstammung der Cormidiendeckblätter von Gonophoren fehlt allerdings noch, wie beim larvalen Deckstück, der positive Beweis, denn niemals sind Uebergangsformen mit einem Rest

der ursprünglichen Schwimmhöhle gefunden worden. Dagegen sind bei den Unterglocken alle Uebergänge zur Umwandlung in Deckblätter, die im Gegensatz zu den Cormidiendeckblättern als Hauptdeckblätter zu bezeichnen sind, vorhanden. Unter Calyco-phoren finden wir bei den *Dimophyidae* Moser drei Uebergangsformen, bei denen sich die Unterglocke offenbar in voller Umwandlung und damit auf dem Wege zur vollständigen Unterdrückung befindet. Bei *Dim. arctica* (Chun) (Gauß, Taf. XXVI, Fig. 1) ist sie noch gut ausgebildet, aber bereits klein und verkümmert und anscheinend bedeutungslos für die Kolonie. Bei *Amph. acaule* Chun. (Fig. 26, Text) ist die Unterglocke — nicht wie angenommen die Oberglocke — schon so weit reduziert, daß sie wie ein Deckblatt aussieht, nur daß die Subumbrella mit dem Gefäßsystem noch vorhanden ist, allerdings stark rückgebildet und funktionsunfähig. Bei *Mitr. peltifera* Haeckel (Fig. 27, Text) fehlt von letzterer alles, bis auf das Rudiment des Gefäßsystems. In Beendigung dieses Prozesses ist sehr wahrscheinlich bei *Cub. vitreus* Huxley das Deckblatt resp. die

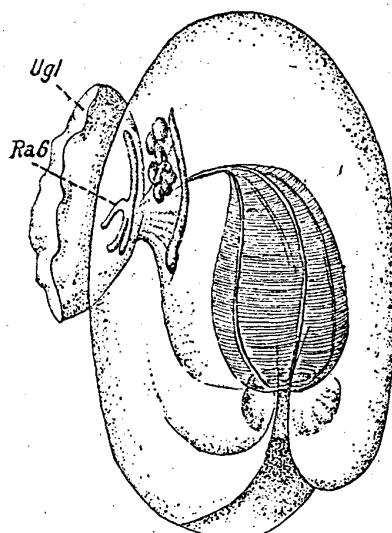


Fig. 27. *Mitrophyes peltifera* Hkl. mit der rückgebildeten Unterglocke (Ugl.). Ra. = Rest ihrer Radialgefäß. (Original.)

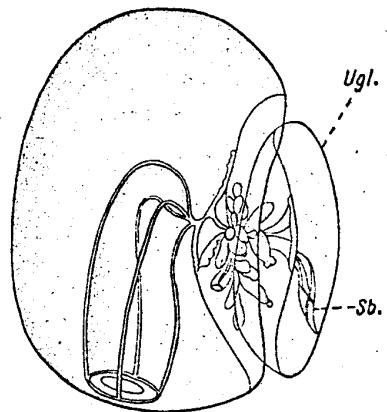


Fig. 26. *Amphicaryon acaule* Chun mit der rückgebildeten Unterglocke (Ugl.), deren Subumbrella (Sb.) noch vorhanden, aber geschlossen und funktionsunfähig ist (Chun).

Unterglocke ganz verschwunden, da sie doch wertlos und nur ein überflüssiger Ballast war. So erscheint diese Art als eine sekundäre Monophyide.

Ganz ähnlich finden wir bei Physophoren alle Grade der Umwandlung. Die Unterglocken von *F. tholoides* Haeckel (1888, Taf. VIII) mit ihrer kleinen Schwimmhöhle am Ende eines langen, breiten und flachen Bandes lassen deutlich erkennen, wie eine Glocke zum Deckblatt werden kann, besonders wenn wir die anderen *Forskalia*-Arten zum Vergleich heranziehen. Noch deutlicher sind die Verhältnisse bei *Athoria larvalis* Haeckel (1888, Taf. XXI, Fig. 5, 7). Hier haben wir ein Deckblatt, das nur noch am distalen Ende eine sehr kleine Schwimmhöhle aufweist. Ganz verschwunden ist diese bei *Athorybia ocellata* Haeckel (1888, Taf. XI), wo Kränze von schuppenartigen Deckblättern unter der Pneumatophore sitzen, während bei *Rhodalia miranda* Haeckel und *Stephalia corona* Haeckel (1888, Taf. III, VII) hier noch wohl ausgebildete Glocken sind. Ganz verschwunden sind die Deckblätter, und zwar alle, Cormidien- und Hauptdeckblätter, bei den höchsten Physophoren, den Rhizophysen und Chondrophoren, so wie unter Calycophoren die Cormidiendeckblätter bei *Hippopodius*.

Ahnlich muß die Umwandlung der Larvenglocke in das larvale Deckstück, resp. der Gonophore in das Cormidiendeckblatt erfolgt sein, und schließlich zu ihrer vollständigen Unterdrückung geführt haben. In allen drei Fällen war also der Ausgangspunkt eine wohl ausgebildete Glocke und das Zwischenstadium ein Deckblatt resp. Deckstück. Die Ursache für die betreffende Umwandlung ist jedoch eine sehr verschiedene gewesen. So mußte z. B. dem Schwund der Unterglocken bei den Rhizophysen mit ihrem langen Stamm notwendig eine Entlastung folgen, da die Pneumatophore kaum imstande gewesen wäre, die Kolonie allein zu tragen. Dementsprechend fand eine Vereinfachung der Cormidien statt, namentlich durch Unterdrückung der Deckblätter. Bei *Hippopodius* mit seiner hochentwickelten Schwimmsäule war dagegen die Hervorbringung von Eudoxien zur Entlastung, sowie zur Verbreitung der Geschlechtsprodukte überflüssig, im Gegensatz zu den weniger beweglichen (*Praya*) oder weniger tragfähigen (Monophyiden und Diphyiden) Calycophoren. So blieben die Cormidien sessil und wurden rückgebildet, einerseits durch starke Vereinfachung der Gonophoren, ähnlich wie bei Physophoren, die zu sessilen Gemmen herabsanken, andererseits durch Unterdrückung der Deckblätter. Diese waren nun auch als Schutz überflüssig, im Gegensatz zu den typischen Physophoren wie *Forskalia*, da bei *Hippopodius* das Siphosom in die schützenden Hauptglocken zurückgezogen werden kann, wie bei allen Calycophoren, eine Fähigkeit, die bei Physophoren vollständig verloren gegangen ist, in Verbindung mit der Ausbildung des Nectosom. Bei letzteren ist der Schutz der Deckblätter sogar doppelt notwendig, da sich deren Cormidien dauernd am Stamm erhalten. Bei *Physalia* und Chondrophoren wiederum steht die Unterdrückung der Unterglocken resp. Hauptdeckblätter und Cormidiendeckblätter in engstem Zusammenhang mit der eigentümlichen Umwandlung der Pneumatophore zu einer Riesenblase oder zu einem Floß, die durch den Wind passiv fortbewegt wird und unter der die Cormidien, infolge Reduktion des Stammes, gut geschützt sind.

Ob bei Calycophoren die Larvenglocke, vor ihrem gänzlichen Verschwinden, ein Deckstückstadium durchlaufen hat, d. h. ob sich Formen entwickelten, bei denen sie noch als Deckstück vorhanden war, ist fraglich. Nach *Hippopodius* zu urteilen, scheint das nicht der Fall gewesen zu sein, doch ist diese Form bereits zu weit von jenen Formen mit Larvenglocken entfernt, um bestimmte Schlüsse zu gestatten. Bei Physophoren scheint das Larvenglockenstadium ganz überwunden zu sein, entsprechend der Tatsache, daß selbst bei den primitivsten Physophoren, wie *Apolemia*, die Pneumatophore bereits ihre volle Ausbildung hat, und keine Uebergangsstufen von der definitiven Oberglocke mehr vorhanden sind. Auch darin drückt sich die tiefe Kluft aus, die beide Ordnungen

trennt, und findet zugleich meine Behauptung eine weitere Stütze, daß unzweifelhaft die Physophoren viel höher stehen wie die Calycoptoren und von diesen abzuleiten sind, nicht umgekehrt.

Welche Ursache die Unterdrückung des larvalen Deckstückes herbeigeführt hat, ist einstweilen zweifelhaft, da wir nicht einmal genügend über seine besonderen Aufgaben unterrichtet sind. Gerade diese Frage ist ziemlich vernachlässigt worden. Nur W o l t e r e c k (1905, p. 618) hat hierüber genauere Angaben gemacht. Nach ihm dient das zarte Gebilde nicht, wie es den Anschein hat, zum Schutz der Larve, sondern zur Volumvergrößerung und zugleich als Fallschirm; es sei also eine Art Schwebeapparat, um das Sinken der schwerer gewordenen Larve so lange hintanzuhalten, als noch kein Gas in der Pneumatophore ist. Sogar im Zuchtglaß könne man sich davon überzeugen. Die Planulae schwimmen dort nahe dem Wasserspiegel. Nach der Epithelbildung sinken sie etwas herab, werden durch die Entwicklung des Fallschirmes am weiteren Sinken verhindert und steigen nach der Gasbildung wieder langsam empor. Ältere Larven, die keinen Fallschirm und kein Gas haben, sinken dagegen zu Boden. Sobald die Gasproduktion in der Pneumatophore beginnt, wird dann das, nach W o l t e r e c k, überflüssig gewordene Organ abgeworfen und erstere nimmt den aboralen Pol der Larve ein.

Mit dieser Erklärung stehen verschiedene Tatsachen in Widerspruch. Nach H a e c k e l (1869, p. 15) z. B. ist die Haltung der Physophorenlarve im Meer, vor Auftreten der Gasblase unbestimmt, indem der Körper durch die Flimmerbedeckung seiner gesamten Oberfläche langsam im Wasser herumgetrieben werde, ohne daß sich ein bestimmtes Oben und Unten, Hinten und Vorne unterscheiden lasse. F e w k e s (1885) fand bei *Agalma elegans* (Sars) = *Agalma sarsi* K ö l l. den Einfluß des Deckstückes auf die junge Larve gerade umgekehrt wie W o l t e r e c k. Die Planula schwebt immer unter der Wasseroberfläche mit dem rosig gefärbten Aboralpol und dem Fruchthof, aus dem später das larvale Deckstück hervorgeht, nach unten gekehrt. Hieran ändert die Entwicklung des Deckstückes nichts. Dieses befindet sich also stets unten bei der jungen Larve, die noch keine, oder nur eine ganz unentwickelte Pneumatophore hat, indem der Dotter offenbar leichter sei. So bildet er es auch ab (Taf. III, Fig. 15). Erst später (7. Tag), wenn die Pneumatophore bereits mit Gas gefüllt ist, steigen die Larven, die sich bis dahin in allen Tiefen des Gefäßes befanden, an die Oberfläche und die Pneumatophore schwebt dann wie ein Luftbläschen über dem Wasser. F e w k e s schreibt dies zwei Ursachen zu, der Größe der letzteren und der Verkleinerung und Umformung des beschwerenden Deckstückes. Jedenfalls verändert sich dessen Form und Größe gerade um diese Zeit beträchtlich: es wird viel kleiner, die Ränder ziehen sich zusammen, die Oberfläche wird faltig usw. Was dann mit ihm geschieht, blieb zweifelhaft. F e w k e s hält für wahrscheinlich, daß es nicht einfach abgeworfen wird, wie M e t s c h n i k o f f bei seinen Larven angibt, sondern eine Einschmelzung erfährt. Nach letzterem und H a e c k e l erhält sich das Deckstück aber noch lange nach voller Entwicklung der Pneumatophore, so z. B. bei *Ag. sarsi* (s. Textfig. 22 e) und *Ag. okeni* (*Crystallodes* s. Haeckel 1869, Taf. XII, Fig. 49). Bei beiden findet man, außer der voll entwickelten, großen, mit Gas gefüllten Pneumatophore auch das larvale Deckstück, das nach W o l t e r e c k längst überflüssig ist, und zwar auf der Höhe seiner Entfaltung, ohne jede Andeutung des Verfalls. Auch seine leichte Unterdrückung z. B. bei ungenügender Sauerstoffzufuhr ist unvereinbar mit W o l t e r e c k's Deutung, desgleichen das Auftreten sekundärer Deckstücke, wie sie für viele Larven charakteristisch sind, sogar dann, wenn bereits gut entwickelte und funktionierende Unterglocken vorhanden sind (Fig. 28, Text). Diese hätten als Schwebeapparat daher überhaupt keinen Sinn.

Nach allem glaube ich, ohne hierüber Beobachtungen gemacht zu haben, daß, wenn Woltrecks Deutung richtig ist, sie jedenfalls unvollständig ist, ebenso unvollständig wie z. B. die Deutung der Pneumatophore als hydrostatischer Apparat. (Näh. Gauß.) In erster Linie ist das Deckstück sicher ein Schutzapparat, und zwar für die, dicht bei seinem Ansatz sich entwickelnde, anfangs zarte Pneumatophore und die übrigen, hier hervorsprossenden Teile, wie den Fangfaden und

die Unterglocken. Diese Annahme wird durch die Tatsache bestätigt, daß das Deckstück die wichtigere Hälften der Larve (Textfig. 22 e) wie ein Schutzhelm überdeckt, ferner durch das Vorhandensein der sekundären, heteromorph gestalteten Deckstücke, die später, wenn die Pneumatophore schon groß ist und funktionierende Unterglocken vorhanden sind, die ganze Larve vollständig umgeben (Fig. 28, Text). Die hohe Ausbildung gerade dieser sekundären Deckstücke mit ihren gezähnten Rändern und scharfen, gezähnten Gräten, ihren vielen Nesselkapseln und anderen Strukturen spricht dafür, daß sie noch mehr, wie das relativ einfache, primäre Deckstück dazu dienen, die junge Kolonie zu schützen. Dieses Schutzbedürfnis hat jedenfalls das Deckstück vor dem Untergang gerettet und zur Entwicklung der weiteren, komplizierteren Deckstücke geführt. Bei den höheren Physophoren dagegen war dieser Schutz überflüssig, erstens weil hier der Stamm mit den Cormidien und Unterglocken viel später entsteht und langsamer sich entwickelt, relativ zum Apikalorgan; zweitens, weil dieses selbst einen weitgehenden Schutz gewährt. Daher fehlt das Deckstück den

Fig. 28. Larve von *Agalma sarsi* = *Agalma elegans* (Sars); das primäre larvale Deckstück ist abgefallen und durch fünf sekundäre, larvale Deckstücke ersetzt (Metschnikoff).

höheren Physophoren vollständig. Warum fehlt es aber auch einem Teil der echten Physophoren, wie z. B. *Hal. pictum*? Die genauere Untersuchung wird jedenfalls auch hierüber Aufschluß geben. Der Grund dürfte vielleicht in der besonders raschen und mächtigen Entwicklung der Pneumatophore und in der sehr kräftigen und raschen Entfaltung des ersten Tentakelapparates zu suchen sein (Fig. 29, Taf. V), wodurch der Larve ein anders gearteter Schutz gewährt wird, der den Deckblattschutz überflüssig macht, und zugleich eine Materialersparnis bedeutet. Möglich, daß dabei auch der Stamm und seine Anhänge eine entsprechende Verzögerung in der Entwicklung erleiden. Metchnikoffs Abbildungen scheinen in diesem Sinne zu sprechen.

So bieten uns die Siphonophoren ein selten vollständiges Bild der Wandlungen einer Ordnung und ihrer verschiedenen Organe im Laufe der Zeiten, und zeigen in vielleicht vollkommenerer Weise wie irgend eine andere Gruppe die einzelnen Stufen dieses Prozesses, und das Ineinandergreifen der verschiedenen, oft ganz entgegengesetzten Entwicklungstendenzen, wobei immer ein Maximum an Arbeitsleistung, Lebens- und Fortpflanzungsfähigkeit mit einem Minimum an Material und Kraftentfaltung erreicht wird.

Theoretische Erörterungen.

Zwei Fragen sollen hier besprochen werden, von denen die erste hauptsächlich praktische Bedeutung hat, nämlich die Frage, was als Larve zu bezeichnen ist. Dabei stoßen wir gleich auf ein kardinales Manko der ganzen Zoologie: den Mangel an klaren, unzweideutigen Definitionen. Wo wir

ansetzen, überall tritt uns dieses Manko entgegen, so daß jeder nach Belieben mit den einzelnen Begriffen verfährt und ihnen nach Gutdünken einen Sinn gibt. Eine entsprechende Durcharbeitung der ganzen Zoologie sollte eine der nächsten Aufgaben sein, um dieser heillosen Willkür zu steuern, die selbst in den Grundbegriffen herrscht.

Um bei der Frage: Was ist eine Larve? zu bleiben, so gibt es, m. W. keine einzige, unzweideutige Definition, die ohne weiteres und überall deren Bestimmung gestattet. Diese Definition zu geben ist auch durchaus nicht leicht. Dafür sind die Siphonophoren ein schlagendes Beispiel. Soll das Vorhandensein von Larvenorganen maßgebend sein, dann haben *Hippopodius* und die höheren Diphyiden überhaupt keine Larven, da sie, nach meinen Untersuchungen, weder eine Larvenglocke noch andere Larvenorgane, wie larvale Tentakel, hervorbringen. Dagegen wäre *Hal. pictum* dauernd als Larve zu bezeichnen, da der distale Teil, nämlich die fünf bis sechs ältesten Cormidien, obwohl sie voll entwickelt sind, larvale Nesselknöpfe aufweisen. Beide Arten Nesselknöpfe, diese und jene der übrigen Kolonie, sind offenbar vollwertig, und erhalten sich zeitlebens. Der Unterschied besteht nur darin, daß die einen von der jungen, die anderen von der älteren Kolonie hervorgebracht werden.

Bezeichnet man hingegen als Larve die junge Siphonophore, solange sie noch Spuren des Eis aufweist, dann wäre die junge *Muggiaeae* mit der Larvenglocke und der definitiven Oberglocke (Fig. 9, Text) keine Larve mehr. Ebenso unhaltbar ist die Definition der Larve als eines Stadiums, das sich wesentlich von der fertigen Kolonie unterscheidet, denn dann wären z. B. nicht nur die Jugendstadien der Calycophoren mit der Larvenglocke, sondern auch alle definitiven Einglockenstadien Larven, also die jungen Diphyiden vor Anlage der Unterglocke, obwohl zwischen beiden ein fundamentaler Unterschied ist. Hier eine befriedigende Lösung zu finden wird nicht so bald gelingen, denn das Leben läßt sich nicht leicht in eine Formel hineinpressen. So werden wir vorläufig mehr nur von praktischen Gesichtspunkten aus den Begriff „Larve“ verwenden.

Eine eminente, theoretische Bedeutung hat die zweite Frage: „Was entsteht zuerst an der Planula, der Saugmagen oder die Schwimmglocke resp. Pneumatophore, also der ernährende oder der lokomotorische resp. hydrostatische Teil? Denn im ersten Fall ist die junge Siphonophorenlarve einem Hydropolypen vergleichbar, der nachträglich am Stamm resp. dem Stolo prolifer die übrigen Teile der Kolonie, Medusen und Polypen hervorbringt; im zweiten einer Meduse, die am Magenstiel die anderen Organe in mehr oder weniger großer Vervielfältigung produziert, ähnlich einer *Sarsia prolifera*. Diese Frage hängt aufs engste zusammen mit der Frage nach der phylogenetischen Abstammung und der morphologischen Bedeutung der Siphonophoren, ob sie als Kolonien oder als Individuen aufzufassen sind — unter der einen Voraussetzung allerdings, daß überhaupt den Siphonophorenlarven palingenetische Bedeutung zukommt und sie also der Ursiphonophore nahestehen, so daß die Larvenentwicklung die paläontologische Entwicklung rekapituliert. Von vielen wird das glatt bestritten.

Untersuchen wir erst, inwieweit die Vorgänge an der Planula eine der beiden Theorien, die Polypen oder die Medusentheorie, stützen.

Bei Physophoren finden, anscheinend ausnahmslos, die ersten embryonalen Veränderungen am aboralen Pol statt. Entweder tritt das Ectoderm hier zuerst auf, so z. B. bei *Hal. rubrum*, um von da aus nachträglich auch die orale Hälfte der Planula zu überkleiden, oder aber es umhüllt sie von Anfang an gleichmäßig, wie bei *Agalma sarsi* und *Physophora*; dann folgt hier als erstes eine starke, ectodermale Verdickung. Das Endoderm dagegen legt sich immer hier zuerst an. Zusammen bilden beide Schichten am aboralen Pol eine kreisrunde, scheibenförmige, stark wimpernde Ver-

wicklung, die aborale Wimperplatte (Woltereck) oder area germinativa (Haeckel), wobei die Larve selbst die verschiedensten Formen annehmen kann: kugelig, elliptisch, vogeleiförmig usw. Ferner erreicht die Entwicklung der, aus diesem Fruchthof hervorgehenden Organe immer einen mehr oder weniger hohen Grad, ehe am oralen Pol auch nur die ersten Spuren der Veränderungen bemerkbar werden, die zur Bildung des ersten Saugmagens und seines Tentakels führen. Ja, hier kann sogar

das Ectoderm noch vollständig fehlen, wenn bereits das larvale Deckstück als großes, durchsichtiges Organ die obere Larvenhälfte kappenartig bedeckt, die Pneumatophore als solche deutlich erkennbar ist, und zwei weitere, larvale Deckstücke an der Basis des ersten entstanden sind. Erst dann beginnt z. B. bei *Ag. sarsi* das Endoderm gegen den oralen Pol vorzuwachsen und tritt allmählich der Tentakel als erste Andeutung des primären Saugmagens hervor. Später legt sich, durch eine lokale Verdickung von Ectoderm und Endoderm, auch der letztere an, und zwar an einer Stelle, welche dem Anheftungspunkt der Pneumatophore gerade gegenüber liegt (Fig. 30, Text). Bei anderen Arten, so z. B. bei *Physophora* fängt allerdings die Anlage des ersten Saugmagens früher an und zwar ungefähr dann, wenn das larvale Deckstück sich vom übrigen Larvenkörper abgeschnürt hat und nun als kleine Kapuze dem Aboralpol aufsitzt, während die Pneumatophore (deren Anlage und Entwicklung Haeckel 1869, p. 16—37; Taf. I—III nicht richtig darstellt) sich noch in den ersten Entwicklungsstadien befindet (Fig. 31, Text).

Um diese Zeit beginnt sich das Endoderm am Oralpol deutlich abzusondern und es treten Nesselzellen dort auf, wo später die Mundöffnung durchbricht. Bald darauf entsteht die „Magenhöhle“ des ersten Saugmagens. Später folgt an dessen Basis die Anlage des ersten Tentakels, und zwar auf der anderen Eiseite wie die Pneumatophore, die dadurch zur Ventralseite wird.

Auch dort, wo ein larvales Deckstück fehlt, wie bei *Hal. pictum*, eilt die Entwicklung des Aboralpoles voraus, indem die erste Andeutung des Saugmagens und zwar die Anlage der ersten Tentakel erst dann erfolgt, wenn die Pneumatophore bereits weit fortgeschritten ist (s. Fig. 24 a, b, Taf. V). Daß hier rotes Pigment am Oralpol als erste Veränderung der Planula auftritt, will nichts besagen, denn bei anderen Larven, so bei *Ag. elegans*, ist umgekehrt der Aboralpol als erster rosig gefärbt, und bei *Hal. rubrum* tritt rotes Pigment auf der Ventralseite auf. Die Pigmentierung ist eine Erscheinung für sich.

Alle vier Physophoren: *Ag. (sarsi) elegans*, *Hal. rubrum*, *Hal. pictum* und *Physophora* entwickeln sich nach dem Typus des vorauselenden Aboralpols, nach den, in diesem Punkt übereinstimmenden Angaben von Gegenbaur (1854), Haeckel (1869), Metzschnikoff (1874), Fekkes (1885) und Woltereck (1905). Das gleiche ist aber auch der Fall bei *Ag. okeni* (*Crystallodes*) und *Athorybia*, wie unten noch besprochen werden soll, die sich in interessanter Weise von obigen Physophoren durch den Besitz eines Dottersackes unterscheiden. Die kleinen Verschiebungen,

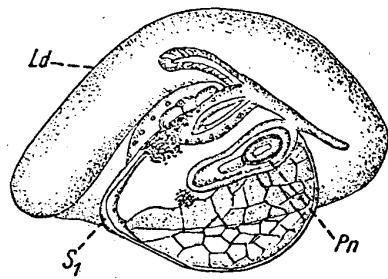


Fig. 30. Ältere Larve von *Agalma sarsi* = *Agalma elegans* (Sars), bei welcher der primäre Saugmagen eben beginnt sich anzulegen, während das larvale Deckstück und die Pneumatophore bereits ausgebildet sind (Metzschnikoff).

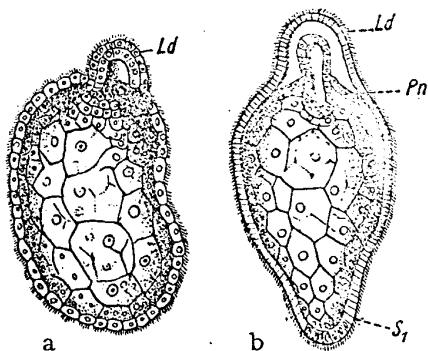


Fig. 31. Zwei Larvenstadien von *Physophora* mit der Anlage des larvalen Deckstückes und der Pneumatophore (letztere nicht richtig dargestellt). Bei b beginnt sich der Saugmagen zu bilden (Haeckel).

die bei den einzelnen Arten im relativen Entwicklungstempo vorkommen, finden dabei stets und ausnahmslos zugunsten des Aboralpols, nie des Oralpols statt. So können wir diesen Entwicklungstypus als den, für Physophoren charakteristischen bezeichnen, der jedenfalls der vorherrschende ist und bei den primitiveren, aber auch bei den höheren, wie *Athorybia*, vorkommt, falls er nicht überhaupt der einzige Entwicklungstypus ist, wie es den Anschein hat. Diese Tatsache spricht unzweideutig zugunsten der Medusentheorie.

Die letzte Entscheidung über diese Frage können jedoch so hoch entwickelte und in ihren Hauptteilen bereits so erheblich modifizierte Formen, wie die Physophoren, nicht geben. Dazu müssen wir uns an die Calycophoren wenden. Die ersten Angaben, die wir über deren erste Entwicklung besitzen, sind aber sehr dürftig, weil das schwer erhältliche und spärliche Material meist geschont werden sollte und daher einer näheren Untersuchung nicht unterzogen wurde, die bei diesen äußerst empfindlichen Stadien leicht verhängnisvoll wird. Bei *Muggiae* z. B. machte Ch u n (1882, Sep. p. 10) nur folgende Beobachtungen: „Der jüngste Embryo repräsentiert eine kugelrunde Planula mit dünnen, flimmernden Ectodermzellen und großen, polyedrisch abgeplatteten... Entodermzellen. Er beginnt rasch eine ovale Gestalt anzunehmen und differenziert an dem einen Pol gelbrotes Pigment. Letzterer repräsentiert den späteren Mundpol... Bei der rotierenden Ortsbewegung ist er stets nach hinten gekehrt. Seitlich von dem pigmentfreien, bei der Ortsbewegung vorausseilenden Pol entsteht eine Ectodermeinstülpung, die Anlage der Subumbrella der Larvenglocke. Unterhalb derselben wulstet sich die Körperwandung in Form einer Knospe hervor, aus der unter mehrfach wiederholten Buchtungen der Fangfäden seine Entstehung nimmt“ (1882, Sep. p. 10). Darnach finden die ersten Differenzierungen durch Anlage der Larvenglocke ebenfalls am Aboralpol statt, abgesehen von der Pigmentbildung, der keine besondere Bedeutung zukommt, wie oben besprochen.

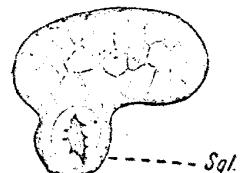


Fig. 32. Larvenstadium von *Galeolaria truncata* (Sars) (nicht *D. sieboldi*) mit der Anlage der Larvenglocke. Vom Saugmagen und Tentakel fehlt noch jede Andeutung (Gegenbaur).

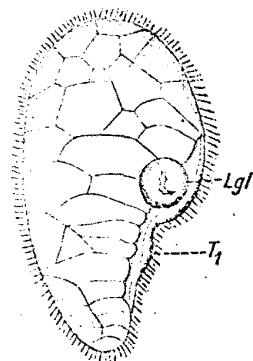


Fig. 33. Larvenstadium von *Galeolaria quadrivalvis* (*Epibilia aurantiaca*) von Metzchnikoff mit dem ventralen Fruchthof und der Anlage der Larvenglocke und des Tentakels.

deutlich zwei, durch eine scharfe Linie sich abgrenzende Schichten erkennt. Dieser Protuberanz der Oberfläche entspricht bald eine andere, welche nach innen in die großzellige Masse des Embryo hineinragt. Im Innern der Hervorragung bildet sich ein Cavum aus, wodurch zugleich eine Zunahme der Pigmentierung auftritt, so daß jetzt besonders die Spitze der Protuberanz intensiv gelbrot

gefärbt ist.“ Aus dieser „Protuberanz“ wird die Primärglocke, die Larvenglocke, wie oben besprochen (Fig. 32, Text). Vom ersten Saugmagen oder seinem Tentakel sind hier noch nicht einmal Andeutungen vorhanden.

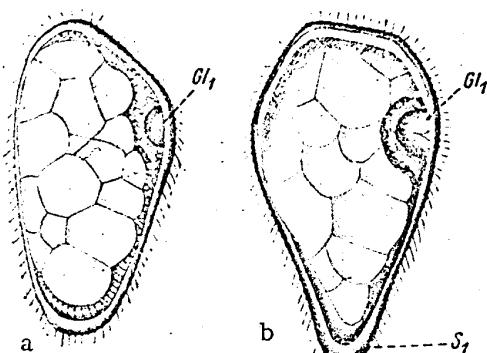
Ganz ähnlich verläuft die Entwicklung bei *G. quadrivalvis* (*G. aurantiaca*) nach Metzchnikoff. Aus der kugeligen, mit Ectoderm überkleideten Planula wird eine „Bipolaria“ von vogelförmigem Aussehen, mit einem stumpfen oberen und einem spitzen unteren Pol. Der Ectodermüberzug ist dabei „besonders scharf am unteren Körperteil, namentlich auf einer Fläche desselben entwickelt,“ was jedoch auf der betreffenden Abbildung (Taf. VI, Fig. 5), auf die hingewiesen wird,

nicht klar zu erkennen ist. Umso klarer geht aber aus den Abbildungen 6—8 (Fig. 33, Text, 20 a, b, Taf. V) hervor, daß die Verdickung „einer Fläche“ dem Fruchthof entspricht und ventral liegt, da hier die Larvenglocke entsteht, in einiger Entfernung vom Oralpol, letzterem allerdings näher wie dem Aboralpol. Diese Stadien zeigen bereits die, aus der ventralen Verdickung hervorgegangene Anlage der Primärglocke — Zwischenstadien hat Metzchnikoff leider nicht beobachtet — und unter dieser die allererste Andeutung des Tentakels.

Lochmanns Angaben über die gleiche Art (1904, p. 261—63) bringen keine Klärung, im Gegenteil: wenn er schreibt, daß sich „am oralen, gelblichrot pigmentierten Pol der länglich eiförmigen Planula eine starke Ectodermverdickung ausbildet, die sich von dort auf die eine Seite der Planula zieht,“ welche die Ventraleite darstellt, so ist das nicht recht verständlich, nachdem bei keiner einzigen der bisher beobachteten Siphonophoren die ersten embryologischen Veränderungen am Oralpol beginnen und dies auch in direktem Widerspruch steht mit der Beschreibung, noch mehr aber mit den Abbildungen Metzchnikoffs. Bei Lochmann fehlen Abbildungen, die seine Angaben stützen. Da trotzdem, auch nach letzterem, die Bildung des definitiven Entoderms auf der Ventraleite beginnt und anfangs auf diese beschränkt bleibt, um sich erst allmählich zum Oralpol auszudehnen, ist offenbar auch bei dieser Calyco-phore die erste Bildung der ventrale Fruchthof, und die Anlage des Saugmagens erfolgt erst viel später.

Fig. 34. Zwei Larvenstadien von *Hippopodius* von Metzchnikoff. Bei a hat sich die Primärglocke angelegt. Jede Andeutung des Saugmagens und Tentakels fehlt noch. Bei b ist ersterer bereits erkennbar.

Bei *Hippopodius* überzieht sich, nach Metzchnikoff (1874, p. 46/47) die junge, eiförmige Larve ziemlich gleichmäßig mit Ectoderm, während sich die Entodermschicht „hauptsächlich auf die Bauchfläche beschränkt“. Hier beginnt dann „die Organbildung mit einer lokalen Ectodermverdickung, welche in Form eines halbkugeligen, soliden Körpers ins Innere des Entoderms eindringt“. Damit hat sich die erste Glocke angelegt (Fig. 34, Text). Die ganze obere Larvenhälfte wandelt sich dann allmählich in letztere um. Die untere, konische Hälfte dagegen wird zum Magen und zeigt, als dessen erste Andeutung, bald nach Anlage der Glocke, nicht vor dieser, eine starke ectodermale und entodermale Verdickung am Oralpol. Die Anlage des Tentakels hat Metzchnikoff nicht mehr beobachten können; sie erfolgt jedenfalls sehr spät, da seine älteste Larve mit bereits weit entwickelter Primärglocke (s. Textfig. 4) noch nichts von diesem erkennen läßt. Ist meine Deutung der letzteren richtig, dann ist allerdings die „Bauchfläche“ tatsächlich die Dorsalseite. Ebenso muß dann der Tentakel auf der entgegengesetzten Seite der Larve hervorsprossen.



Wir sehen also, daß auch bei Calycophoren unzweideutig die ersten Veränderungen an der jungen Planula in der Bildung des Fruchthofes bestehen, aus dem sich als erstes die Primärglocke entwickelt. Nur liegt hier der Fruchthof nicht am Aboralpol selbst, sondern seitlich und zwar bald höher, bald tiefer, meist aber dem Oralpol am nächsten. Der Saugmagen dagegen entsteht ausnahmslos viel später, darüber lassen alle Beschreibungen, im Zusammenhang mit den betreffenden Abbildungen, keinen Zweifel. Der Tentakel eilt dabei diesem bald etwas voraus, bald folgt er ihm nach, ohne daß eine Ursache für dieses merkwürdig wechselnde Verhalten erkennbar wäre. So findet denn die Polypentheorie auch in der ontogenetischen Entwicklung der Calycophoren nicht die geringste Stütze und spricht alles zugunsten der Medusentheorie.

Die Anhänger der, jetzt fast allgemein angenommenen Polypentheorie machen nun folgendes zu ihren Gunsten geltend: Dasernährende Organ, der Primärpolyp bzw. Primärmagen entsteht tatsächlich nicht erst nach dem lokomotorischen resp. hydrostatischen Organ, sondern ist als erstes da, indem die Planula selbst zum Primärpolyp wird, sich also in diesen umwandelt. Dieser bringt dann nachträglich am Aboralpol eine stoloartige Proliferationszone hervor, die aborale Wimperplatte, aus der die übrigen Teile durch Knospung hervorgehen — genau wie beim Hydropolp.

Gegen diese Auffassung spricht vor allem folgende Tatsache: bei *Ag. okeni* und *Athorybia*, die beide einen Dottersack besitzen, findet nach Haeckel (1869, p. 49—72; Taf. VI, VII und p. 88—92; Taf. XIV) die Differenzierung ebenfalls zuerst am Aboralpol statt, ganz ähnlich wie bei den Physophorenlarven ohne Dottersack, der Saugmagen aber entsteht auf ganz andere Weise. Nicht die Planula wandelt sich zum Polypen um, wie die Anhänger der Polypentheorie behaupten, sondern er sproßt über dem Dottersack, dicht beim Ansatz des larvalen Deckstückes hervor, genau wie die anderen Larventeile, also ähnlich z. B. den sekundären Deckstücken von *Agalma (sarsi) elegans*. Auf die Saugmagenknospe folgt bald eine weitere Knospe, dicht an deren Basis, die Anlage des Tentakels (Fig. 35, Text). Hier also ist der Fruchthof die Keimstätte auch des Primärmagens und Tentakels und alle Larventeile knospen ohne Unterschied aus diesem hervor. Dabei ist die chronologische Reihenfolge der verschiedenen Knospen die gleiche wie dort: der Saugmagen folgt ebenfalls auf Deckstück und Pneumatophore, statt ihnen vorauszueilen, wie nach der Polypentheorie zu erwarten wäre. Nun hat Haeckel den Versuch gemacht, diesen primären Saugmagen für einen sekundären Saugmagen zu erklären und den Dottersack für das Homologon des ersteren. Darnach wäre „der primitive Polypit von Physophora homolog dem Nahrungsdotter von *Crystallodes* und

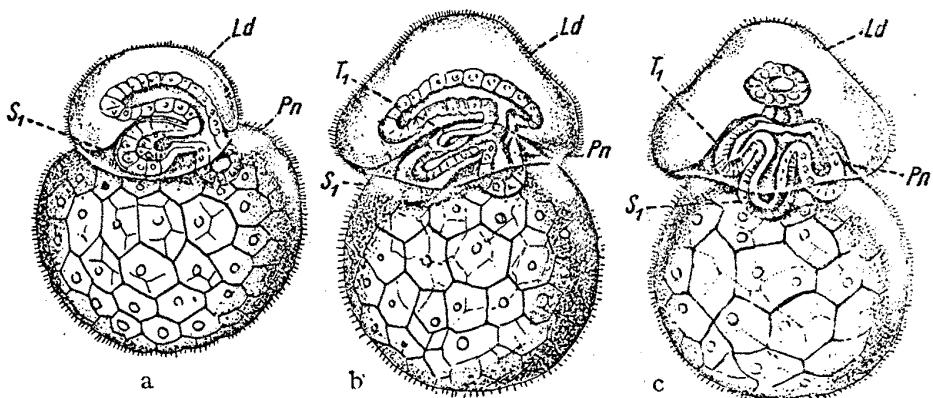


Fig. 35. Drei Larvenstadien von *Agalma okeni* Eschuh (*Crystallodes*) mit dem großen Dottersack und dem, als erstes entstandenen, larvalen Deckstück. Bei a ist nur noch die Anlage der, als zweites entstandenen Pneumatophore vorhanden und des später zwischen dieser und dem Deckstück hervorgesproßten Saugmagens. Bei b ist eine weitere Knospe, die Anlage des ersten Tentakels, hervorgesproßt. Bei c haben alle drei Knospen: die Pneumatophore (nicht richtig dargestellt), der Saugmagen und sein Tentakel bereits eine ansehnliche Größe (Haeckel).

Athorybia, welcher somit als der rudimentär gewordene primitive Polypit zu betrachten ist“ (p. 97). Dieser Versuch ist sehr paradox, wie H a e c k e l selbst bemerkt, und hat keine Anhänger gefunden. So stehen wir der interessanten Tatsache gegenüber, daß hier der primäre Saugmagen nachträglich als Knospe, dicht beim larvalen Deckstück und der Pneumatophore entsteht. Das ist eine Tatsache die sich nicht wegdeuteln läßt. Aber auch bei den anderen Physophoren läßt sich sehr gut der Saugmagen als eine Knospe der Planula auffassen. So bemerkt F e w k e s (1885, p. 268) mit vollem Recht „Wie alle Organe oder Teile des *Agalma*-Körpers entsteht der Saugmagen als eine dreischichtig Knospe auf der Oberfläche des Dotters. Wie diese hebt er sich dann von den Dotterzellen ab, so daß sich eine kleine Höhle zwischen letzterem und dem Hypoblast bildet. Ein Teil dieser Eischichte welche die Dotterzellen einschließt, wird so zur äußeren Wand des Deckstückes, ein anderer Teil zu neuen Knospen, welche sich in Taster, Deckblätter und Tentakel differenzieren, und noch ein anderer Teil bildet die Wand des ersten Polypen.“ Diesem „ersten Polypen“ kommt hiernach keinesfalls eine Sonderstellung zu, so daß er als die umgewandelte Planula aufgefaßt werden könnte und die übrigen Teile als seine Sprossen. Bei *Hippopodius* z. B. könnte man gerade umgekehrt die Primär glocke, die aus der ganzen aboralen Larvenhälfte hervorgeht, als die umgewandelte Planula auf fassen. So scheint allein die Auffassung M e t s c h n i k o f f s die richtige zu sein: die junge, wimpernde Larve verwandelt sich nie in einen Magensack, sondern differenziert sich wenigstens in zwei Teile und zwar in einen Magen und in ein denselben begleitendes, dem Medusenschirm homologes Organ — wobei dieses Organ immer dem Magen vorausgeht, wie hinzugefügt werden muß. Durch dieses frühzeitige Auftreten des Schwimmorganes wird die Larve tatsächlich einer Meduse ähnlich. Mit dieser Feststellung steht und fällt die Polypentheorie, wie C l a u s, einer ihrer eifrigsten Verfechter zugestehen mußte.

Zu ihrer Rettung bestehen zwei Möglichkeiten; erstens: man bestreitet, daß die Larve überhaupt von Bedeutung für die Stammesgeschichte ist und in ihrer Entwicklung die phylogenetische Entwicklung wiederholt. Das tut z. B. S c h n e i d e r mit der Begründung, eine solche Annahme unterschätzt die Stärke der Lebensbedingungen, denen die betreffende Form unterliegt, und die gerade zu ihrer Entstehung führte. Die Larve könne um so weniger an die Urahnen ihres eigener Muttertieres erinnern, als sie viel anpassungsfähiger ist als dieses, und daher relativ stärker von der Ausgangsform abändern mußte. Dieses Argument ist nicht ohne Berechtigung. Wie steht es damit in Wirklichkeit?

Unverkennbar haben die primitivsten Siphonophoren, *Monophyes* und *Sphaeronectes*, eine auffallende Ähnlichkeit mit den primitivsten Siphonophorenlarven, den Larven von *Muggiaeae* und *Galeolaria*. Beide besitzen eine einzige Glocke von ähnlicher Gestalt, mit einem aboralen Stämmchen, an dem eine geringe Zahl Cormidiens sitzt, die aus den gleichen Teilen: dem Saugmagen mit Tentakel, dem Deckblatt und der Gonophorenbrut bestehen. Aus dieser Ähnlichkeit zwischen Larve und primitiver Siphonophore dürfen wir auf die Ähnlichkeit auch zwischen Larve und Ursiphonophore schließen und annehmen, daß diese larvenähnlich war. Weiter scheint aus meinen Untersuchungen die Ähnlichkeit der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung hervorzugehen, also die erstere bis zu einem gewissen Grad die letztere zu wiederholen. Obiger Einwand versagt also ziemlich.

Zweitens: man gibt die palingenetische Bedeutung der Larve allgemein zu, erklärt aber im speziellen den charakteristischen Entwicklungsmodus, nach welchem das Schwimmorgan als erstes entsteht, für eine caenogenetische Veränderung, eine ontogenetische Fälschung, infolge zeitlicher Verschiebung der Anlage des phylogenetisch jüngeren Schwimmorganes nach rückwärts, so daß

letzteres der Anlage des Polypen nunmehr vorauselt, statt nachträglich als ein Sproß des letzteren aufzutreten. Diese Annahme fand z. B. Claus um so unbedenklicher, als nach ihm innerhalb der Physophoren eine überraschende Verschiedenheit der sich entwickelnden Larventeile, bezw. der Individuen des Larvenstöckchens selbst bei nächstverwandten Gattungen zu beobachten sei.

Die vorliegenden Untersuchungen, namentlich auch die neue Homologisierung der verschiedenen Larventeile, haben im Gegensatz hierzu eine sehr auffallende Gleichförmigkeit in der ersten Anlage der ersten Larventeile ergeben, und zwar durch die ganze Reihe hindurch, von den einfachsten Siphonophoren bis hinauf zu den höchsten. Immer und ausnahmslos geht die Primärglocke oder ihr Homologon dem Primärmagen voraus; nirgends ist auch nur die leiseste Andeutung eines umgekehrten Verhaltens. Ja, selbst die Pneumatophore eilt dem Primärmagen oft auch dann voraus, wenn ein larvaes Deckstück zur Entwicklung kommt. Eine solche Einförmigkeit der Entwicklung durch eine ganze Klasse hindurch läßt sich nicht einfach als Fälschung abtun, sondern erscheint als ein Erbgut von der Stammform. Dieses Mittel, Widersprüche in der Entwicklung durch Caenogenese zu erklären, ist, wie z. B. Goette mit Recht bemerkt, von sehr zweifelhaftem Wert. Ja, in diesem Fall ist es ein trauriger Notbehelf, zu dem nur gegriffen werden dürfte, wenn zugunsten der Polypentheorie so schwerwiegende Argumente sprechen, daß eine so schwache Krücke mit in Kauf genommen werden kann. Ob die betreffenden Argumente tatsächlich dieses Gewicht haben, kann hier nicht untersucht werden. Das soll später, an anderem Orte, geschehen. Jetzt genügt die Feststellung: Die Polypentheorie findet in der Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren nicht die mindeste Stütze — alles spricht zu Gunsten der Medusentheorie.

Das stärkste Argument für die Polypentheorie ist, wie hier kurz zur Vervollständigung bemerkt werden soll, das folgende: Nach einer „fundamentalen und festfundierten Annahme“, die fast unbestritten dasteht, ist der sessile Polyp die Stammform der Hydrozoen und eine Form von niedrigerer morphologischer Dignität wie die freilebende Meduse. Diese hat sich erst viel später aus ihm, in Anpassung an die freie Lebensweise entwickelt und dabei den Schirm hervorgebracht. Ersterer ist dadurch zum Manubrium im Zentrum der Glocke geworden, nach dem bekannten Schema von Claus und Hertwig. Es ist nun durchaus unwahrscheinlich, wie vor allem Claus und Chunn hervorgehoben haben, daß die morphologisch höhere Geschlechtsform des Hydroidpolypen, die Meduse, die ontogenetisch durch das Hydroidstöckchen vorbereitet wird, in ihrer vollendeten Gestalt den phylogenetischen Ausgangspunkt der Siphonophoren bildet. Das vorbereitende Hydroidstöckchen mußte auch in der Entwicklung einer, zur Stammform der Siphonophoren gewordenen Meduse wiederkehren. Hiergegen läßt sich sehr schwer etwas vorbringen und müssen wir unbedingt daran festhalten, daß die Stammform der Siphonophoren nicht eine Form von höherer morphologischer Dignität sein kann, unter Ausschluß der, diese ontogenetisch und phylogenetisch vorbereitenden Form von niedrigerer morphologischer Dignität. Ob daraus unweigerlich die Unhaltbarkeit der Medusentheorie und die Richtigkeit der Polypentheorie folgt, trotz der embryologischen Befunde, lasse ich einstweilen dahingestellt, um bei anderer Gelegenheit zu zeigen, wie wir aus diesem Dilemma herauskommen könnten.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Ergebnisse vorstehender Untersuchungen lassen sich in zwölf Sätze zusammenfassen:

1. An der Siphonophorenplanula finden die ersten embryologischen Veränderungen stets aboral oder seitlich statt, niemals oral. Sie führen zur Bildung des aboralen Fruchthofes (Wimperplatte,

- area germinativa), aus dem stets als erstes das Apikalorgan, die Primärglocke oder ihr Homologon hervorgeht. Viel später folgen oral der primäre Saugmagen und Tentakel. Immer geht also das lokomotorische Organ oder sein Homologon dem ernährenden voraus. Beide sind jedoch integrierende Bestandteile der Planula, nicht das eine Produkt des anderen.
2. Ein larvales Apikalorgan kommt nur einem Teil der Siphonophoren zu und zwar sehr wahrscheinlich nur dem primitiveren Teil beider Unterordnungen. Bei Calycophoren ist dieses larvale Apikalorgan eine wohlentwickelte Glocke, bei Physophoren ein kappenförmiges Deckstück.
 3. Die Larvenglocke und das kappenförmige Deckstück sind homologe Bildungen, das letztere aus dem ersten durch Rückbildung hervorgegangen.
 4. Die Oberglocken aller Calycophoren sind ihrerseits homologe Bildungen und entstehen indirekt oder direkt aus dem Ei, je nachdem eine Larvenglocke vorausgeht oder nicht.
 5. Die Pneumatophore der Physophoren ist homolog der Oberglocke der Calycophoren und durch Umwandlung aus dieser hervorgegangen.
 6. Alle Unterglocken sind ihrerseits homologe Bildungen, also die Unterglocken der Calycophoren und die Hauptglocken der Physophoren, da sie den gleichen Mutterboden, die Ventralknospe, haben.
 7. Das definitive Apikalorgan, Oberglocke und Pneumatophore, unterscheidet sich von dem larvalen Apikalorgan, Larvenglocke und larvalem Deckstück, in erster Linie durch umgekehrte Lagebeziehungen zum Stamm und den Cormidien; das erstere sitzt ausnahmslos dorsal, das letztere ventral, wie die Cormidien und Unterglocken.
 8. Die Larvenglocke und die Unterglocke erreichen jede im Laufe der phylogenetischen Entwicklung einen Höhepunkt, um dann einer allmäßlichen Rückbildung anheimzufallen und schließlich ganz zu verschwinden.
 9. Das definitive Apikalorgan erhält sich überall und ist niemals vollständig rückgebildet, da es in der Jugend unentbehrlich und der eigentliche Lebensträger ist. Es ist zudem das einzige Hauptorgan, das niemals gewechselt und ersetzt wird. Als Glocke erreicht es im Laufe der phylogenetischen Entwicklung einen Höhepunkt (*D. dispar*, *Abyliden*), um dann einer gewissen Rückbildung zu verfallen (*Prayinen*, *Hippopodius*), worauf die Glocke jedoch nicht verschwindet, sondern sich vollständig umwandelt und zugleich einen Funktionswechsel erfährt. So wird aus ihr die Pneumatophore. Durch diese Umwandlung gewinnt das Apikalorgan neue Bedeutung, wodurch es offenbar vor dem Untergang gerettet wurde. So erreicht es eine neue Blüte.
 10. Die phylogenetische Entwicklung der drei Organe: der Larvenglocke, der Oberglocke und der Unterglocken mit ihren Homologen verläuft nicht parallel, sondern meist entgegengesetzt, so daß stets ein Maximum an Arbeitsleistung und Reproduktionsfähigkeit der Kolonie erreicht wird.
 11. Die ontogenetische Entwicklung bietet der Polypentheorie nicht nur keine Stütze, sondern steht ihr direkt entgegen, denn durch das frühzeitige Auftreten des Schwimmorganes wird die Larve einer Meduse, nicht einem Polypen ähnlich, und läßt sich nur auf erstere zurückführen.
 12. Der schwerwiegende Einwand gegen die Polypentheorie und zu gunsten der Medusentheorie, die Medusenähnlichkeit der Larve wird durch zwei Argumente zu beseitigen versucht:
 - a) es wird bestritten, daß die Larve einen Rückschluß auf die Ursiphonophore gestattet und ihre Entwicklung die phylogenetische Entwicklung rekapituliert;
 - b) bei allgemeiner Anerkennung der Bedeutung der Larve für diese Entwicklung wird speziell die frühzeitige Anlage des Medusenschirmes für eine ontogenetische Fälschung erklärt.

Beide Einwände lassen sich nicht mehr ohne weiteres aufrecht halten. Die unverkennbare Ähnlichkeit der primitiven Siphonophorenlarve mit den primitivsten Kolonien (*Monophyes* und *Sphaeronectes*) berechtigt zu dem Schluß, daß die Ursiphonophore larvenähnlich war. Aus der Gleichförmigkeit, mit welcher die Anlage des larvalen Apikalorganes durch die ganze Klasse hindurch erfolgt und dabei immer dem Primärmagen und Tentakel vorausseilt, ist zu schließen, daß dies ein ursprüngliches Verhalten ist, nicht eine ontogenetische Fälschung, so daß die Ursiphonophore medusenähnlich gewesen sein muß.

Spezieller Teil.

Im folgenden beschränke ich mich auf die Beschreibung der theoretisch besonders interessanten Jugendstadien (Larven) von *Pr. cymbiformis* D. Ch. und *H. pentacanthus* (Köll.), die ich in Neapel erhielt, nebst einer sehr eigenartig aussehenden Larve oder jungen Oberglocke, die sich im Gauß-Material fand (*H. cuspidatus* Moser), und drei merkwürdigen Physophorenlarven. Die eine stammte aus Neapel, die beiden anderen aus dem Gauß-Material und jenem Burckhards aus Triest.

Zur Vervollständigung bilde ich nachfolgende Stadien ab:

1. Zwei junge von *H. luteus* Q. et G. (Taf. III, Fig. 2, 3), ein definitives Einglocken- und ein definitives Zweiglockenstadium mit der Anlage der ersten, hufeisenförmigen Glocke. Deutlich ist hier deren ventrale Lage und Opposition zur Primärglocke zu erkennen. Letztere kann daher nur die definitive Oberglocke, niemals die Larvenglocke sein;
2. die Larve einer Monophyide oder Diphyide aus Villefranche (Taf. III, Fig. 1) mit der ventralen Larvenglocke und der dorsalen Oberglocke; ein älteres Stadium von *H. serratus* Moser (Taf. III, Fig. 4). Die Larvenglocke birgt bereits in ihrem Hydrökium zwei Unterglocken, eine größere und eine kleinere, eingeschlossen im Hydrökium der vorigen.

Die zahlreichen anderen Larven und Jugendstadien von Physophoren, die ich außerdem in Neapel gefunden habe, sollen bei späterer Gelegenheit, wenn ihre Bearbeitung beendet ist, besprochen werden.

Calycophoren.

Praya cymbiformis D. Chiaje.

Taf. I, Fig. 1—3.

Bei den Prayinen herrscht eine außerordentliche Verwirrung. Im Mittelmeer unterscheidet man gewöhnlich drei Arten, die jedoch dermaßen untereinander geworfen werden, und deren Beschreibungen so ungenügend, die Benennungen so wechselnd sind, daß es mir unmöglich war, aus der betreffenden Literatur zu ermitteln, woran sie zu erkennen sind, und wie sie heißen müssen. Erst in Neapel kam ich darüber ins Reine. Dort zeigte sich, daß die drei Arten sich tatsächlich auf zwei reduzieren, die zudem so grundverschieden sind, daß jede Verwechslung ausgeschlossen ist; die eine hat obigen Namen zu führen und ist identisch mit *Pr. maxima* Gegenbaur und *Pr. galea* Haeckel. Die zweite muß *Lilyopsis diphyes* (Vogt) heißen und ist am besten von Metchnikoff unter dem Namen *Pr. medusa* dargestellt; die Geschlechtsglocke dagegen von Chunn als *Lilyopsis medusa* abgebildet. Bedots *Lilyopsis rosacea* gehört ebenfalls hierher. Die dritte Art, die bald unter dem einen, bald unter dem anderen Namen figuriert und hauptsächlich die Verwirrung verursacht hat,

ist dagegen die „Larve“ resp. ein Jugendstadium der ersteren. Daher die Ähnlichkeit, die z. B. auch Bigelow auffiel, als er sie unter dem Namen *Pr. diphyes* (1913) abbildete. Allerdings stimmt in einem Punkt seine Darstellung nicht mit meinen diesbezüglichen Beobachtungen überein. Nach ihm hat die Oberglocke eine zweiästige Somatocyste, wie die Unterglocke, also mit einem oberen und einem unteren Ast, während sie im übrigen vollkommen der von mir bei beiden Jugendstadien beobachteten „Larvenglocke“, der echten Oberglocke, entspricht. Ob sich Bigelow geirrt hat, oder ob nur zufällig bei meinen Jugendstadien der untere Ast fehlte, ist zweifelhaft, aber aus diesem einen Unterschied jedenfalls nicht auf eine spezifische Verschiedenheit zu schließen, nachdem die zweite Glocke, die typische *Pr. cymbiformis*-Glocke, absolut charakteristisch ist.

Die beiden Arten gehören verschiedenen Gattungen an, nicht wegen dem Fehlen resp. Vorhandensein von Spezialschwimmglocken, wie betont werden muß, denn dieser Unterschied kann keine generische Bedeutung haben (s. Gaub), da sonst ganz nahe verwandte Arten willkürlich auseinandergerissen würden, sondern wegen ihres sehr verschiedenen Baues.

Um weitere Verwechslungen auszuschließen, sei kurz bemerkt, daß *L. diphyes*, im Gegensatz zu *Pr. cymbiformis*, vollständig durchsichtig, außerordentlich zart und hinfällig ist, und sich kaum konservieren läßt. Daher ist sie bisher wohl niemals von einer Expedition mitgebracht worden. Die unter diesem Namen oder als *L. medusa*, so z. B. von Bigelow aus dem Pazifischen Ozean und dem Behringsmeer beschriebenen Exemplare gehören alle zu *Pr. cymbiformis*. Die Hauptglocken sind keilförmig, runden sich aber, wenn losgerissen, ab, entsprechend der Widerstandslosigkeit und Weichheit der Gallerte, so daß sie dann ähnlich wie Medusen aussehen, da ihre Subumbrella außerordentlich groß ist. Die Glocken sind nicht ineinander gefügt, sondern nur lose, und zwar nur in ihrer oberen Hälfte verbunden. Die Radialgefäß entspringen nicht gemeinsam aus dem Stielgefäß, sondern aus einer dichotomen Teilung, einem Ventral- und Dorsalast des letzteren. Die Lateralgefäß sind niemals mäanderartig gewunden, wie bei *Pr. cymbiformis*. Dagegen haben meist beide, manchmal auch nur das eine einen blutroten, länglichen Fleck, der jedoch erst bei schwacher Vergrößerung zu sehen ist. Eine besondere Eigentümlichkeit bildet ein Kranz birnförmiger Tuberkel und kleiner, blutroter Tupfen um die Mundöffnung. Ihre Zahl und Anordnung ist ganz unregelmäßig. Eine weitere Merkwürdigkeit ist die Somatocyste. Sie hat zwei obere Äste, die wie Schmetterlingsfühler aussehen, am Ende leicht abgeknickt und mit einer kleinen, knopfartigen Anschwellung versehen sind. Diese Aeste sind gleichzeitig nur schwer zu sehen, da sie sich bei Seitenansicht der Glocke überdecken. Die Spezialschwimmglocken, die tatsächlich vorhanden sind, was bisher zweifelhaft war, gleichen den Oberglocken, haben aber nicht 1—2, sondern 2—3 rote Flecken an den Radialgefäß. Die Deckblätter sind anders geformt wie bei *Praya*. Es sind 6 statt 4 Gefäß vorhanden, die knopfartig erweitert enden, wie bei der Somatocyste. Außerdem ist, hier wie dort, noch ein ganz feines, schlankes Gefäß vorhanden, daß bis dicht unter die Oberfläche geht, um mit einer kleinen, stets geschlossenen Ampulle zu enden. Das Ectoderm ist an dieser Stelle merkwürdig verändert und etwas trichterförmig eingesenkt.

Jugendstadien (Larven).

Das jüngste, am 14. April 1914 in Neapel gefangene Stadium (Fig. 1) besaß eine Oberglocke („Larvenglocke“) von 5,5 mm Länge, die den beiden charakteristischen, meist allein vorhandenen Hauptglocken von *Pr. cymbiformis* so täuschend ähnlich sah, daß auf den ersten Blick eine sehr nahe Verwandtschaft angenommen werden mußte. Diese Glocke war mehr rundlich, nämlich ihre Längs-

achse kürzer; die Lateralgefäße waren einfach, statt gewunden, und die Somatocyste einästig, indem der untere Ast vollständig fehlte, wie bei der „Larvenglocke“ von *Hippopodius*. Diese beiden Glocken gleichen sich überhaupt sehr. Der obere, ziemlich dicke, allein vorhandene Ast der Somatocyste verlief auf dem Boden des Hydröciums gegen den Scheitel der Glocke, um in einiger Entfernung von diesem blind zu enden. Im spaltförmigen, taschenartig vertieften Hydröcium fand sich, außer dem sehr kontrahierten Stämmchen mit mehreren Cormidiern, eine kleine Glocke von 1,5 mm, die fast zur Hälfte herausragte und der ersten Glocke opponiert war. Sie unterschied sich von der typischen *Pr. cymbiformis*-Glocke nur durch die verhältnismäßige Einfachheit der Windungen der Lateralgefäß, deren Komplikation erst später zustande kommt, wie ich bereits früher an *Praya*-Glocken verschiedenen Alters festgestellt hatte, und in der größeren Dicke der Somatocyste und des Stielgefäßes. Die Stammwurzel der „Larvenglocke“, oder wie wir sie nunmehr nennen wollen, der Oberglocke, war auf der Unterseite der Somatocyste stark blasig aufgetrieben. Hier entsprang, dicht neben der Stammknospe und auf der entgegengesetzten Seite wie die Oberglocke, also ventral, die Apophyse der kleinen Unterglocke, also der zweiten Glocke. Damit stand die primäre Opposition beider Glocken und ihre Bedeutung als Ober- und Unterglocke fest. Die Apophyse war auffallend lang und stellte ein starkes, muskulöses Band von dreieckiger Gestalt dar, wie es für die Hauptglocken von *Praya* charakteristisch ist. Auf diesem Muskelband saß, das ist das Bedeutsame, etwas über seinem Ansatz, eine hohle, runde, gestielte Knospe (Fig. 2), die Anlage der Ersatzunterglocke. Darüber konnte kein Zweifel sein, sowohl nach der Lage dieser Knospe wie nach Vergleich mit den betreffenden Verhältnissen bei anderen Diphyiden, z. B. *G. truncata* (Sars), *D. dispar* Cham. et Eys. und *Ap. pentagona* Q. et G. An der Kuppe dieser Knospe war bereits die Anlage der Subumbrella als dicke Vorwölbung in das Blastocoel zu erkennen. Ob es sich dabei um eine Wucherung des Ectoderms (Glockenkern) oder um die beginnende Einstülpung der ganzen Bläschenwand (Glockenpropf, näh. G a u ß) handelte, blieb zweifelhaft.

Im Hydröcium der Oberglocke fand sich außerdem ein ganzes Büschel Cormidiern. Deren nähere Untersuchung ergab das Vorhandensein von fünf jungen Saugmagen, von denen der älteste ca. 2 mm lang war, einen zusammengeballten größeren Tentakel hatte, und wahrscheinlich das Primärcormidium darstellte. Er besaß bereits ein typisches Deckblatt von bohnenförmiger Gestalt, mit dem charakteristischen, allerdings noch sehr dicken Kanalsystem und außerdem eine birnförmige, gestielte Knospe, die erste Geschlechtsglocke, an deren Stiel die zweite Geschlechtsglocke angelegt war, ähnlich wie die Ersatzunterglocke an der ersten Unterglocke. Das jüngste Cormidium dagegen bestand nur aus dem schlauchförmigen kleinen Saugmagen, mit der ersten Anlage des Tentakels als posthörnchenartige Auftreibung. Bei dem zweitjüngsten Cormidium waren dagegen das Deckblatt und die erste Gonophore schon deutlich vorhanden. An das jüngste Cormidium schloß sich proximalwärts eine Reihe Knospen in abnehmender Größe an, wie Fig. 2 zu sehen; die letzte von ihnen war dabei sehr groß und stellte die Stammknospe dar. Mehr ließ sich bei diesem Jugendstadium ohne Zerstörung nicht ermitteln, und zu dieser konnte ich mich, angesichts seiner Kostbarkeit, nicht entschließen.

Die ältere Larve (18. März 1914) entsprach im wesentlichen der vorigen, nur hatte sie nicht zwei, sondern drei Glocken, von denen die älteste, die Oberglocke, bereits eine Länge von 13 mm besaß; trotzdem glich sie ganz der entsprechenden Glocke des vorigen Stadiums, abgesehen davon, daß sie runder geworden war und damit zugleich die ringförmige Einschnürung in der Mitte ihrer Länge fast eingebüßt hatte. Dadurch war die große Ähnlichkeit mit den typischen *Praya*-Glocken

teilweise verloren gegangen. Die Somatocyste wies auch hier nur einen Ast auf, war aber schlanker geworden und am Ende spiraling aufgerollt. Die zweite Glocke, die opponierte, typische *Praya*-glocke, hatte eine ganz beträchtliche Größe, 19 mm, erreicht, und ragte dadurch nach allen Seiten weit aus dem Hydröcium der ersten Glocke hervor, so daß ihr diese gewissermaßen rittlings aufsaß, wie am besten aus der betreffenden Abbildung (Fig. 3) zu ersehen. Am interessantesten war die dritte Glocke, also, wie oben besprochen, die Ersatzunterglocke, die zweifelsohne aus der Knospe der zweiten Glocke des vorigen Stadiums hervorgegangen war. Ihre Länge betrug erst 6 mm; sie steckte ganz im Hydröcium der ersten Unterglocke, der sie ihrem Bau nach vollkommen entsprach. Die Oberglocke umschloß also die beiden Unterglocken. Dabei hatte die dritte Glocke die gleiche Lage wie die erste und war somit ihrer eigenen Unterglocke opponiert, trotzdem sie dem gleichen Mutterboden, wie diese, entstammte. Beide hatten die typischen, dreieckigen, muskulösen Apophysen, von denen jedoch die eine nach der ventralen, die andere, jüngere, nach der dorsalen Stammseite sah, der Lage der zugehörigen Glocken entsprechend, ohne daß aber der Ansatz am Stamm dadurch eine Verschiebung erfahren hätte.

Der Stamm dieses Jugendstadiums hing aus dem Hydröcium der Oberglocke heraus und war 20 mm lang, also noch relativ kurz, vielleicht am Ende abgebrochen. Umso auffallender war es, daß trotzdem die Geschlechtsglocken hier schon eine beträchtliche Größe hatten und kräftig als Schwimmorgane funktionierten, dadurch wesentlich die Lokomotion der Kolonie fördernd und unterstützend. Jedenfalls wird die sehr mangelhafte Schwimmfähigkeit der großen, plumpen Hauptglocken durch die beschleunigte Entwicklung und Funktionsfähigkeit der Gonophoren kompensiert. Daß die Hauptglocken von *Praya* auffallend schlechte Schwimmer sind, hatte seinerzeit schon Schneider, im Gegensatz zu Chun, geltend gemacht. Um sich davon zu überzeugen, braucht man nur eine ausgewachsene *Pr. cymbiformis* zu beobachten. Die Hauptarbeit wird von den Geschlechtsglocken geleistet, während die Hauptglocken mehr nur steuern, und dabei einen recht schwerfälligen, unbeholfenen Eindruck machen. Dementsprechend erfährt hier die Entwicklung der Geschlechtsprodukte und überhaupt des Klöppels eine starke Verzögerung, so daß die Gonophoren lange Zeit ganz den Eindruck von Spezialschwimmglocken machen. Nur bei genauerer Untersuchung entdeckt man unter der Subumbrellarkuppe der ansehnlichen Glocke den Klöppel als winziges Knöpfchen.

Die Opposition der dritten Glocke, der zweiten Unterglocke, kommt jedenfalls auf ähnliche Weise zustande, wie bei *Hippopodius*, indem sie sich, wie oben besprochen, um ihre Achse dreht, unter Wahrung ihres Ansatzes. So hat allerdings Chun mit seiner Angabe recht, daß bei *Praya* die eine Glocke immer die andere ablöst und ersetzt, und dadurch ein ständiger Wechsel in den Beziehungen der betreffenden Glocken stattfindet, indem abwechselnd jede Glocke erst eine untere, umfaßte ist, um dann, beim Wechsel, zu einer oberen umfassenden zu werden. Nur ist sein Schluß falsch, daß ein solcher Wechsel allen Calycothoren zukommt und die Opposition der Ober- und Unterglocken herbeiführt, denn diese Glocken entstammen genetisch *opponierte* Mutterböden, die betreffenden beiden *Praya*-Glocken dagegen dem gleichen, und zwar ventralen Mutterboden. Es handelt sich also hier um eigentümliche Verhältnisse, die keinen Rückschluß auf andere Formen zulassen. Das ist Chun entgangen.

Eine dritte, ältere „Larve“ wurde am 12. April 1914 gefunden. Sie bildet die Brücke von den beiden jüngeren zur ausgewachsenen Kolonie. Die Primärglocke, also die Oberglocke, fehlt hier und die beiden anderen Glocken waren noch jung, nur 20 und 16 mm lang. Sie glichen sich ganz, außer

daß das Hydröcium der oberen weiter, das der unteren enger war. So entsprach diese „Larve“ einerseits vollkommen einer jungen *Pr. cymbiformis*, andererseits der zweiten „Larve“ nach Verlust der Oberglocke. Im Hydröcium fand sich eine Knospe für eine dritte Unterglocke. Ihre besondere Lage, resp. ihr Ansatz, konnte jedoch nicht ermittelt werden, da der Stamm kurz, nur 16 mm lang, und jedenfalls am Ende abgebrochen und stark kontrahiert war, und oben ein großes Büschel junger Cormidien aufwies, durch welche die Beziehungen der verschiedenen Teile zueinander, resp. ihr Ansatz ganz verdeckt wurde. Das macht überhaupt die Untersuchung der Verhältnisse bei älteren Exemplaren von *Praya* fast unmöglich, daß die Vermehrung der Cormidien eine außerordentlich lebhafte ist, wodurch sie am Stammanfang so dicht zusammenstehen, daß die einzelnen Vorgänge ganz verdeckt werden. Eine nähere Auskunft über die Lagebeziehungen der Haupt- und Ersatzglocken und die Entstehung der verschiedenen Anhänge ist also nur bei jungen Exemplaren zu holen und diese sind offenbar sehr schwer zu beschaffen.

Hippopodius pentacanthus (Köll.).

Taf. II.

Die Unterglocken dieser Art, die ausgesprochen fünfeckig und vollkommen durchsichtig sind, haben in der Sonne einen intensiv stahlblauen Schimmer, ähnlich wie *Saphyrina*, der sie von allen anderen *Hippopodius*-Arten unterscheidet und der Kolonie ein wunderbares Aussehen verleiht, in Verbindung mit dem starken Gelb der Nesselknöpfe. An diesem blauen Leuchten, das sich manchmal zu einem starken Pfaublau verdichtet, so namentlich an den Ecken, sind die Glocken verhältnismäßig leicht im Wasser zu finden. Dagegen fehlt ihnen die milchige Trübung, die *H. luteus* willkürlich hervorrufen kann und seinen Glocken ein weißliches, knorpelartiges Aussehen gibt. Von dem nahe verwandten *H. serratus* Moser, der im Mittelmeer zu fehlen scheint, unterscheidet sich diese Art hauptsächlich durch die Tuberkeln, die in größerer oder geringerer Zahl, oft zu mehreren hundert die Oberfläche, namentlich die beiden oberen Lateralflächen, bedecken. *H. serratus* dagegen hat deutlich gesägte Kanten. Daß *H. pentacanthus* und *H. spinosus* identisch sind, habe ich neuerdings unzweiflig festgestellt.

Die Oberglocke („Larvenglocke“) gleicht sehr jener von *H. luteus*, besonders in der Jugend. Sie wird mindestens 13 mm lang und ist dann runder, wie auf der Abbildung (Fig. 6) zu sehen; und hier bildet die Subumbrella nur noch eine breite Grube, wie ein Daumendruck. Die Somatocyste ist sehr klein.

Bisher schien *H. pentacanthus* eine außerordentlich seltene Mittelmeerform zu sein. Neuerdings konnte ich sie jedoch in Material aus dem Atlantischen Ozean bis hinauf zum 60° n. Br. nachweisen, ebenso, daß sie bei Neapel sehr gemein ist, sobald in Tiefen von mehr wie 400 m gefischt wird, wo dagegen *H. luteus* recht selten zu sein scheint. So wurden z. B. bei einer Fahrt nach den Galli-Inseln in 750 m Tiefe von *H. pentacanthus* 4 Ober- und 8 Unterglocken gefangen, keine einzige von *H. luteus*, und in 850 m 61 Ober- und 93 Unterglocken des ersteren nebstd einem ganzen Exemplar, dagegen nur 5 Unterglocken und 1 Kopf des letzteren, also wahrscheinlich ein ganzes Exemplar, allerdings ohne Oberglocke. Eine andere Fahrt ergab von ersterem in 550 m 6 Ober- und 17 Unterglocken, in 750 m sogar 36 Ober- und 208 Unterglocken, keine einzige von *H. luteus*.

Entwicklung.

Im wesentlichen verläuft sie, nach meinen, allerdings noch ziemlich unvollständigen Untersuchungen, wie bei *H. luteus* und verweise ich auf meine diesbezüglichen Ausführungen in der Gauß-Monographie. Die jüngsten Stadien waren leider auch hier sehr viel älter wie das älteste, von Metzchnikoff dort beobachtete, aber immerhin viel jünger wie die von Chunn bei letzterem gefundenen. Sie stellten typische Einglockenstadien, noch ohne Stamm, dar, nur mit dem sessilen, noch unvollständigen Primärcormidium, das lediglich aus dem Saugmagen und dem ganz jungen Tentakelapparat bestand. Ganz ähnlich sind die von mir gefundenen jüngsten Stadien von *H. luteus*, von denen ich zum Vergleich das jüngste (Taf. III, Fig. 2) abbilde. Über das Ventral und Dorsal läßt sich auch hier nichts entscheiden, denn bei dem jüngsten Stadium von *H. pentacanthus* (Fig. 1) hängt der Tentakel nach allen Seiten, so daß der Ansatz, auf den es allein ankommt, gar nicht zu sehen ist, und bei dem älteren (Fig. 2) befindet er sich allerdings auf der Seite der Subumbrella der ersten Glocke, sein Ansatz sitzt aber auf der entgegengesetzten Seite. Die Oberglocke ist hier rundlich, apikal etwas verjüngt, mit einer sehr kleinen Subumbrella, die Somatocyste ein dünnes Röhrchen, die Stammwurzel stark blasig aufgetrieben und das Hydröcium ein tiefer Längsspalt auf der abgeflachten Unterseite der Glocke.

An diese beiden Stadien, die eine Länge von 2 und 4,5 mm hatten, schließt sich ein drittes an (Fig. 3), dessen Oberglockenlänge 5—6 mm beträgt. Die einzige Veränderung, außer dem allgemeinen Wachstum, besteht in dem Vorhandensein einer kleinen Knospe für die erste Unterglocke auf der blasigen Stammwurzel; sie sitzt auf der, der Subumbrella abgekehrten Seite des Saugmagens, und zwar, wie hier deutlich zu erkennen, auf der gleichen Seite wie der Tentakelansatz, also ventral. Da diese beiden ersten Glocken opponiert und zudem die zweite untere auf der Ventralseite sitzt, kann die erste obere nichts anderes wie die definitive Oberglocke sein, statt, wie Chunn behauptet, eine Larvenglocke.

Hat die Oberglocke eine Länge von ca. 9 mm und das Primärcormidium, denn um dieses handelt es sich offenbar noch immer, bereits eine beträchtliche Größe erreicht, dann ist die erste Unterglocke schon eine große Knospe und hat die Subumbrella angelegt (Fig. 4). An ihrem Stiel ist, wie bei *Praya* und allen von mir untersuchten Diphyiden, ganz normal die erste Ersatzglocke hervorgesproßt und als rundes, hohles Bläschen zu erkennen. Bei einer Oberglockenlänge von 10 mm hat die erste Unterglocke, obwohl noch sehr klein, bereits ihre charakteristische Form erreicht (Fig. 5), so daß nicht mehr daran zu zweifeln ist, daß die betreffende Oberglocke zu *H. pentacanthus* gehört, wie a priori schon nach den Fundstellen wahrscheinlich war. Ihre ventrale Lage ist unverkennbar. An ihrem Stiel saß die Knospe für die zweite Unterglocke. Ob der einzige Saugmagen mit seinem Tentakel noch immer das Primärcormidium darstellt, oder ob dieses abgefallen und nun das zweite oder vielleicht schon das dritte vorhanden ist, blieb fraglich, da Zwischenstadien fehlten, doch ist es anzunehmen, da weder vom Stamm noch von Knospen irgend etwas nachgewiesen werden konnte. Bei allen Formen mit offenem oder sehr unentwickeltem, resp. kurzem Hydröcium, wie *D. sieboldi* (s. Gauß) und Abylinen ist es sehr schwer, die Verlängerung des Stammes und die Vermehrung der Cormidien im Verhältnis zum Wachstum der Hauptglocken zu beobachten, weil ersterer infolge ungenügenden Schutzes leicht am Ende abreißt. Aus dem Grund ist z. B. *D. dispar* mit ihrem tiefen, geschlossenen Hydröcium ein so günstiges Untersuchungsobjekt. An dem betreffenden einzigen Cormidium, dessen Tentakel aus dem Hydröcium heraussah, war deutlich durch den Tentakel die, der Subumbrella abgekehrte Seite als Ventralseite gekennzeichnet.

Die Weiterentwicklung erfolgt offenbar rasch, denn bei nur wenig größeren Oberglocken von ca. 11 mm war die kleine Unterglocke bereits 3 mm lang und guckte etwas aus dem Hydrörium der Oberglocke heraus, während die zweite Unterglocke eine Länge von 1 mm hatte und eine deutliche Subumbrella besaß. Eine Knospe für die dritte Unterglocke ließ sich nicht erkennen, war jedenfalls aber vorhanden, ebenso der Stamm, da ca. 5 ausgebildete, und Knospen für weitere Saugmagen ein dickes Büschel bildeten, aus dem auch eine weibliche Geschlechtsglocke, prall gefüllt mit 5 Eiern, heraussah. Das Wachstum von Stamm und Unterglocken setzt also offenbar erst dann kräftig ein, wenn die Oberglocke ihre vollständige Größe nahezu erreicht hat, und dadurch für die anderen Organe Wachstumsenergie frei geworden ist, während sie selbst imstande ist, die immer schwerer werdende Kolonie ohne Gefahr zu tragen, denn der Unterschied zwischen den beiden ältesten Stadien und dem dritten und vierten, oder zwischen den beiden jüngsten, deren Oberglocke fast die doppelte Größe erreicht hat, ist ein außerordentlicher, was die inneren Organe anbelangt — hier kaum ein merkliches, dort ein erstaunliches Wachstum im Verhältnis zur Oberglocke. Diese Verschiedenheit im relativen Entwicklungstempo ist eine ganz allgemeine Erscheinung bei Siphonophoren und hängt in erster Linie von den besonderen Bedürfnissen der Kolonie als Ganzes ab, wie hier allerdings nicht weiter ausgeführt werden kann.

Ältere Stadien habe ich nicht mehr gefunden und werden sie jedenfalls, da es sich bei dieser Art offensichtlich um eine Tiefseeform handelt, die schon durch das Heraufbringen sehr leidet, noch schwerer zu beschaffen sein, wie von *H. luteus*, bei dem es ja bisher auch nur ein einziges Mal (Chun) gelungen ist, ältere Stadien mit mehreren ausgebildeten Unterglocken in Verbindung mit der Oberglocke zu finden. Jede Art macht im Laufe ihrer Entwicklung ein kritisches Stadium durch, das je nach dem Bau bald früher bald später eintritt, und zwar immer dann, wenn der Stamm länger geworden und aus dem Hydrörium der Oberglocke herausgetreten ist, die erste Unterglocke aber noch nicht die nötige Größe und Entwicklung hat, um ihm jenen Schutz zu gewähren, den er nunmehr in der Oberglocke nicht mehr findet. So bricht er dann leicht am Ende ab. Solche Arten, bei denen das kritische Stadium früh erreicht ist, sind für die Beobachtung der Entwicklung natürlich viel ungünstiger als die anderen; und zu diesen gehören in erster Linie die Galeolarien, ferner *D. sieboldi* mit ihrem Formenkreis und offenbar auch *Praya* und *Hippopodius*. Hier erhält man ältere, vollständige Stadien eigentlich nur dann, wenn der Stamm sich beim Einfangen stark kontrahiert hatte und dadurch von der Oberglocke geschützt werden konnte.

Hippopodius (?) cuspatus Moser.

Taf. III, Fig. 5.

Im Material des Gaub fand ich eine merkwürdige kleine Glocke, die der Oberglocke („Larvenglocke“) von *Hippopodius* ziemlich ähnlich sah, so daß sie vielleicht die Oberglocke einer neuen Art der gleichen Familie darstellt, nachdem nunmehr die Oberglocken aller drei bekannten *Hippopodius*-Arten: *H. luteus*, *H. pentacanthus* (= *H. spinosus*) und *H. serratus* festgestellt wurden. Allerdings fehlt sie noch von einem neuen *Hippopodius*, der sich im Material des Fürsten von Monaco fand und *H. luteus* am nächsten steht. Ihr Bau spricht jedoch nicht für diese Zusammengehörigkeit, denn es läßt sich erwarten, daß die merkwürdigen Stacheln, die die Oberfläche dieser Glocke bedecken, auch bei den Unterglocken vorhanden sind. Möglich wäre aber auch, daß sie eine Prayinenoberglocke ist, nachdem die Ähnlichkeit der Hauptglocken, speziell von *Pr. cymbiformis* mit der Oberglocke

von *H. luteus* eine so sehr große ist. Zudem ist bei der neuen *Praya tuberculata* der Gauß, wie bei *Lilyopsis* und den drei Arten *Nectodroma* die Oberglocke noch unbekannt. So bleibt einstweilen die Stellung dieser Glocke problematisch und habe ich sie nur provisorisch bei *Hippopodius* untergebracht.

Physophoren.

Larve von Neapel.

Taf. I, Fig. 4.

Diese höchst eigenständliche Larve, die nur eine Länge von 1,2 mm hatte, wurde am 30. April 1914 in Neapel gefangen. Sie gleicht auffallend der einen, von Vogt abgebildeten Larve, die er als Larve von *Galeolaria* bezeichnete (1854, Taf. XIX, Fig. 10; Textfig. p. 117). Letzteres dürfte jedoch bestimmt ein Irrtum sein, und scheint sie viel eher einer Physophore anzugehören, da sie keine Glocke, sondern an deren Stelle eine, der Pneumatophore nicht ganz unähnliche, merkwürdige Blase über dem großen Saugmagen aufweist. Diese Blase war ganz durchsichtig und verhältnismäßig groß; sie machte fast die Hälfte der kleinen Larve aus. In ihrem Inneren war eine zweite Blase eingeschlossen, die unten in direkter Verbindung mit dem Saugmagen zu stehen schien, so daß die beiden Hohlräume miteinander kommunizierten. Ihre Wand hatte große, runde Zellen, ähnlich wie bei der Somatocyste. Oben waren offenbar beide Blasen, die äußere und die innere, geschlossen. Der Saugmagen hatte einen größeren Tentakelapparat, an dem jedoch die Nesselknöpfe nicht zu erkennen waren. Über diesem und direkt unter der Blase, also an dem Abschnitt, der als Stamm bezeichnet werden kann, saß eine gestielte hohle Knospe, die im Inneren den Ppropf resp. den Glockenkern bereits erkennen ließ. Daß es sich dabei um die Anlage einer Glocke, und zwar einer Hauptglocke handelte, war unzweifelhaft, nicht ganz sicher dagegen um welche Glocke, denn ihre Lage war keine ausgesprochen ventrale, sondern sie saß etwas verschoben seitlich, ca. 90° vom Tentakel entfernt. Sie saß also auch nicht dorsal, wie eine Oberglocke. Das wird vermutlich mit dem nicht sehr guten Erhaltungszustand der kleinen Larve zusammenhängen. Hoffentlich gelingt es bald, — sie scheint in Villefranche, nach Vogt, nicht so selten zu sein — weiteres Material zu finden und dann mehr zu ermitteln, als es diesmal gelingen wollte.

Larve von Burckhardt.

Taf. III, Fig. 7.

Eine andere, vielleicht noch merkwürdigere Larve fand sich im Material, das ich von Steuer und Cori aus Triest zur Bearbeitung erhielt. Sie war seinerzeit, 15. Juni 1907, von Burckhardt in Ragusa gefangen worden und ihr Erhaltungszustand ein ausgezeichneter. Wohin sie gehört ist ganz problematisch, wenn auch nicht zu bezweifeln sein dürfte, daß sie eine, und zwar vermutlich neue Physophore darstellt, die dann den Speziesnamen *burckhardi* tragen könnte, zur Erinnerung an den verstorbenen Schweizer Gelehrten. Indem ich auf die, an anderer Stelle gegebene Darstellung verweise, genügt es hier zu bemerken, daß die Larve aus einem kleinen, runden „Ei“ mit einer medianen, ringförmigen Einschnürung besteht, das unten ein Büschel merkwürdiger Anhänge trägt, während oben eine tiefe Mulde vorhanden ist, aus deren Mitte ein kleiner, spitzer Kegel, vielleicht die Anlage der Pneumatophore hervorragt. Die Anhänge bestanden aus ca. 5 runden Knospen, einer großen, birnförmigen, hohlen, vielleicht die Anlage eines Saugmagens, einem dicken, nackten Schlauch, vielleicht einem abgebrochenen Tentakel, und einer Anzahl höchst merkwürdiger Nesselknöpfe auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Diese Nesselknöpfe waren alle stark abgeplattet und sahen aus

wie lange, schlanke, distal allmählich spitz zulaufende Blätter an dünnem, langem Stiel. Der älteste Knopf hatte eine Länge von ca. 1,5 mm und trug an seinem Ende einen kleinen, durchsichtigen, dünnen Faden mit Zentralkanal, jedenfalls den Endfaden. Das Blatt selbst hatte ebenfalls einen Zentralkanal und rechts und links von diesem ganz unregelmäßig angeordnete, große Kristallzellen, die sich distal allmählich verloren. Bei dem zweitältesten Blatt war der Endfaden dicker und kürzer, ebenso der Stiel und die Zahl der Kristallzellen geringer. Ähnliche Nesselknöpfe sind, m. W., noch nirgends beobachtet worden und dürfte die zugehörige Kolonie sofort an diesen zu erkennen sein.

Larva Rhizoidarium.

Taf. III, Fig. 6.

Diese Larve hat ein besonderes Interesse, weil sie bestimmt zu den Rhizoideen gehört, die ausgezeichnet sind durch den merkwürdigen Bau ihrer Pneumatophore, vor allem durch die wurzel-förmigen Ausläufer des Luftsackes, und bisher nichts über ihre erste Entwicklung bekannt war. In der Gauß-Monographie habe ich sie eingehend besprochen, so daß hier einige Bemerkungen genügen, um ihre Bedeutung darzutun.

Haeckel hatte seinerzeit eine Anzahl Larven bei Ceylon gefunden und fünf in seiner Monographie der Challenger-Expedition abgebildet (1888, Taf. XXII), die er hierher rechnen zu können glaubte. Ob er recht hat, ist jedoch ganz zweifelhaft, denn diesen Larven fehlt gerade das Typische, die wurzelförmigen Ausläufer in der Pneumatophore. Allerdings hat Chun die Angabe gemacht, daß jugendliche Rhizophysen des Wurzelwerkes entbehren (1897, p. 77), jedoch offenbar nur auf Grund der Ausführungen Haeckels, denn eigene Beobachtungen hierüber besaß er keine.

Nach meiner Larve scheint das aber durchaus unzutreffend und das Wurzelwerk im Gegenteil sehr früh zu entstehen, denn hier hat es bereits seine volle Ausbildung erreicht und füllt die untere Hälfte der Pneumatophore nahezu vollständig aus, obwohl die Larve offenbar noch sehr jung ist. Sie hatte nur eine Länge von 7 mm, wobei allein ca. 5 mm auf die riesige, ganz durchsichtige Pneumatophore kommen. Unterhalb dieser befand sich ein kurzes Stämmchen, das distal in einen großen, schlauchförmigen, hornartig gekrümmten Saugmagen auslief, an dessen Basis mehrere schlauch-artige Anhänge, wahrscheinlich junge Saugmagene, saßen, nebst einem kleinen Fädchen, wahrscheinlich dem Überbleibsel des abgerissenen Tentakels.

Wichtig ist, daß die Pneumatophore oben keinen Porus hatte, wie er sonst allen Rhizoideen zukommt. Deshalb möchte ich annehmen, daß der Porus erst nachträglich, und zwar durch Zerreißungen der Wand der Pneumatophore entsteht. Das würde am besten sowohl der phylogenetischen wie der ontogenetischen Entwicklung der letzteren, soweit bekannt, entsprechen, denn dieser apikale Porus ist, darüber kann kein Zweifel sein, eine neue Erwerbung und kommt nur der hochgradig abweichend gebauten, und an das Leben in der Tiefe angepaßten Gruppe der Rhizoideen zu und ferner z. B. den Chondrophoren, deren Larven ebenfalls in der Tiefe leben.

Jedenfalls beweisen auch diese Larven, wie unvollkommen unsere Kenntnisse der ersten Entwicklung der Siphonophoren sind, und wieviel Arbeit noch geleistet werden muß, bis wir die Ordnung in ihren tieferen Zusammenhängen und mit allen Modifikationen wirklich verstehen, soweit dies überhaupt möglich sein wird, denn letzten Endes stoßen wir immer und überall auf Fragen, für die es keine Antwort zu geben scheint, wie z. B. auf die Frage: Warum ist eine Amöbe auch heute noch eine Amöbe?

August 1917.

Literar.-Verzeichnis.

- Agassiz, A. Catalogue of the North American Aculephae 1860.
- Bigelow, H. B. The Siphonophorae Reports on the Scientific Results of the Expedition to the Eastern Tropical Pacific 1904—1905. XIII. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 38, N. 2, 1911.
- Medusae and Siphonophorae collected by the U. S. Fisheries Steamer „Albatross“ in the Northwestern Pacific 1906. Washington 1913.
- Chun, C. Über die cyclische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. Sitz.-Ber. Akad. Wissenschaft. Berlin 1882. Bd. LII, p. 1155—1172 (Sep. 1—18), Taf. XVII. Berlin 1882.
- Über die cyclische Entwicklung der Siphonophoren: Ibid. 1885, Bd. XXVI, p. 511—529 (Sep. 1—19), Taf. II. Berlin 1885.
- Über Bau und Entwicklung der Siphonophoren. Ibid. 1886. Bd. XXXVIII, p. 681—688 (Sep. 1—8). Berlin 1886.
- Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zur Oberflächenfauna. Bibl. Zoologica. Bd. I. Heft 1, p. 1—66; Taf. II, 1887.
- Bericht über eine nach den Kanarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. Sitz.-Ber. Akad. Wissenschaft. Berlin 1888. Bd. XLIV. 1. Abt. Die Siphonophoren der Kanarischen Inseln, p. 1141—1173 (Sep. 1—33). Berlin 1888.
- Coelenterata. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. II. 1. Abt. 1889. 2. Abt. 1890—1902.
- Die Kanarischen Siphonophoren in monographischen Darstellungen. II. Die Monophyiden nebst Bemerkungen über Monophyiden des Pazifischen Ozeans. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M. Bd. XVIII, Sep. p. 81—168. Taf. VIII bis XII. 1892.
- Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verhandl. Deutsche Zool. Ges. 7. Versammlung. Leipzig 1897, p. 48—111. 1897 a.
- Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. Bd. II, p. 1—124. Mit 5 Tafeln, 3 Karten und 2 Figuren im Text. Kiel und Leipzig 1897 b.
- Über den Wechsel der Glocken bei Siphonophoren. Mit 8 Figuren im Text. Ber. mathem.-physik. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. Wissenschaft. zu Leipzig. Bd. LXV. Januar 1913.
- Claus, C. Neue Beobachtungen über die Struktur und Entwicklung der Siphonophoren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XII, p. 536—563. Taf. XLVI—XLVIII. Leipzig 1863.
- Über Halistemma tergestinum, nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoriden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. I. 1878.
- Über das Verhältnis von Monophyes zu den Diphyiden etc. Ibid. Bd. V. 1883.
- Gegenbaur, G. Beiträge zur näheren Kenntnis der Schwimmpolyphen (Siphonophoren). Zeitschr. wiss. Zool. Bd. V, p. 285—344. (Sep. p. 1—62.) Taf. XVI—XVIII. Leipzig. 1854 a.
- Über Diphyes turgida n. sp. nebst Bemerkungen über Schwimmpolyphen. Ibid. Bd. V, p. 442—454. Taf. XXIII. Leipzig 1854 b.
- Neue Beiträge zur näheren Kenntnis der Siphonophoren. Nov. Act. Acad. Caes. Leopold. Carol. Jena. Bd. XXVII, p. 331. bis 424. Taf. XXVI—XXXII. 1860.
- Haeckel, E. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Natuurkundige Verhandel. Prov. Utrechtsch. Genootsch. 120 Seiten. 14 Tafeln. Utrecht 1869.
- Report on the Siphonophorae. In: Rep. Scient. Res. Voy. Challenger. Zoologie. Vol. XXVIII, p. 1—380. Taf. I—L. 1888.
- Leuckart, R. Zoologische Untersuchungen. I. Die Siphonophoren, p. 1—95. Taf. I—III. Gießen 1853.
- Zur näheren Kenntnis der Siphonophoren von Nizza. Arch. f. Naturgesch. 20. Jahrg. Bd. I. p. 249—377. Taf. XI—XIII (Sep. p. 1—129). 1854.
- Lochmann, L. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. CVIII. Heft 2. p. 258—289. Taf. VII mit 5 Textfiguren. 1914.
- Metschnikoff, E. Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV p. 35—83. Taf. VI—XIII. 1874.

- Moser, F. Über Monophyiden und Diphyiden. Zool. Anz. Bd. XXXVIII, p. 430—432. 1911.
— Über die verschiedenen Glocken der Siphonophoren und ihre Bedeutung. Ibid. Bd. XXXIX, p. 408—410. 1911.
— Die Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 22. Versamml. p. 320—333 mit 11 Textfiguren. Leipzig 1912.
— Über eine festsitzende Ctenophore und eine rückgebildete Siphonophore. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde. Jahrg. 1912. N. 10, p. 522—544 mit 27 Textfiguren. Berlin 1912.
— Neue Beobachtungen über Siphonophoren. Sitz.-Ber. Kgl. Akad. Wissensch. Berlin 1915, Bd. XL, p. 652—660. Berlin 1915.
— Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar-Expedition 1903/4, zugleich eine neue Darstellung der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung der Calycophoren und Physophoren. Mit 33 Tafeln, 1 Karte, 1 Verbreitungstabelle und 66 Textfiguren. Im Druck.
— Die Siphonophoren der Adria und ihre Beziehungen zu denen des Weltmeeres. Mit 4 Tafeln, 1 Karte und 1 Textfigur. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. Mathem.-naturwiss. Klasse. Abt. I, Bd. 126. Heft 9. Wien 1917.
Richter, W. Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI, p. 557—618. Mit 3 Tafeln und 13 Textfiguren. 1907.
Schaeppi, Th. Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren m. Taf. XXII—XXVIII und 11 Textfig. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXII, p. 483—550. 1898.
— Über die Selbstverstümmelung der Siphonophoren. Mitt. Naturwiss. Ges. Winterthur. Heft VI. Sep. p. 1—26. 1906.
— Zur Biologie der Siphonophoren.
Schneider, G. Mitteilungen über Siphonophoren. II. Grundriß der Organisation der Siphonophoren. In: Zool. Jahrb. Bd. IX. Abt. f. Morph., p. 571—664 mit 32 Textfiguren. Taf. XXXIII—XXXV. 1896.
Woltreck, R. Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren (II. Planktolog. Mitteilg. aus d. Zool. Station Villefranche). Verh. Deutsche Zool. Ges., p. 106—122, mit 21 Textfiguren. Leipzig 1905.
— Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks mit einem Anhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. (III. Planktolog. Mitteilg. aus d. Zool. Station Villefranche.) Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXXII, p. 611—637. Mit 21 Textfiguren. 1905.

Erklärung der Tafeln.

Bezeichnungen:

C = Cormidien.
D = Deckblatt.
Gl = Hauptglocken, nach der Reihenfolge der Entstehung numeriert.
Go = Gonophoren.
Ld = larvales Deckstück.
Ld.s. = secundäres larvales Deckstück.
Lgl = Larvenglocke.
Ogl = Oberglocke.
Pn = Pneumatophore.
S = Saugmagen.
St.K = Stammknospe (Mutterknospe für die Cormidien).
So = Somatocyste.
T = Tentakel.
Ugl = Unterglocke.

Tafel I.

Fig. 1—3. *Praya cymbiformis* D. Chiaje (p. 39).

Fig. 4. Larve von Neapel (p. 46).

- Fig. 1. *Pr. cymbiformis*. Jüngstes Jugendstadium. Links die Primärglocke, die definitive Oberglocke („Larvenglocke“) 5,5 mm lang. Aus ihrem Hydrörium, rechts, ragt die zweite Glocke, die erste Unterglocke heraus; sie ist 1,5 mm lang. An deren Apophyse sitzt die Knospe für die dritte Glocke, die zweite Unterglocke. Über dem ersten Saugmagen sieht man das zugehörige junge Deckblatt mit der ersten Gonophore und darüber die Stammknospe.
- Fig. 2. Desgl. von der anderen Seite: die Stammwurzel mit den Cormidien, der Stammknospe, dem Stielgefäß der Primärglocke rechts, und links die Apophyse, Somatocyste und Subumbrella der zweiten Glocke. Deutlich ist zu erkennen, daß die dritte Glocke an der Apophyse der zweiten Glocke sitzt, also eine Unterglocke ist wie letztere. Sie ist halb überdeckt von dem jungen Deckblatt des ersten Saugmagens, welches die Anlage des charakteristischen Kanalsystems aufweist. Hier sieht man auch die erste Gonophore, bereits ziemlich weit entwickelt. An deren Stiel sitzt — ähnlich wie bei der ersten Unterglocke — die Knospe für die Ersatzglocke, die zweite Geschlechtsglocke.
- Fig. 3. Älteres Jugendstadium mit drei Glocken; die definitive Oberglocke links, 13 mm lang, rechts die beiden typischen *Prayaglocken*, die beiden Unterglocken, die inzwischen stark herangewachsen sind. Sie haben eine Länge von 19 und 6 mm. Die Oberglocke ist weniger stark herangewachsen, und rundlicher geworden, so daß sie etwas anders aussieht, wie auf dem vorigen Stadium. Vom Stamm wurde nur der proximale, stark kontrahierte Teil mit einem dicken Knospenbüschel eingeschlagen.
- Fig. 4. Larve von Neapel, 1,2 mm lang.

Tafel II.

Hippopodius pentacanthus (Kölliker) (p. 43).

Fig. 1. Einglockenstadium von 2 mm Länge.

Fig. 2. Desgl., 4,5 mm lang.

- Fig. 3. Junges Zweiglockenstadium von 5 mm Länge mit der Anlage der zweiten Glocke, der typischen Unterglocke, auf der Ventralseite, also auf der gleichen Seite wie der Tentakel, der Primärglocke opponiert. Diese ist also die definitive Oberglocke, keine Larvenglocke.
- Fig. 4. Älteres Zweiglockenstadium von 9 mm Länge. Am Stiel der ersten Unterglocke sitzt die Knospe für die zweite Unterglocke. Die ventrale Lage dieser beiden ist hier besonders gut zu erkennen.
- Fig. 5. Zweiglockenstadium von 10 mm Länge. Die erste Unterglocke hat die charakteristische Form erhalten, obwohl sie erst 2 mm lang ist. Sie sitzt auf einer blasenartigen Aufreibung (bei *) der Somatocyste, wo auch der Saugmagen entspringt.
- Fig. 6. Ausgewachsene Oberglocke („Larvenglocke“) von 12 mm Länge von der Ventralseite.

Tafel III.

- Fig. 1. Larve einer Monophyide oder Diphyide aus Villefranche (p. 7). Außer der Larvenglocke von 1,2 mm Länge die Anlage der ersten, definitiven Glocke; diese ist die Oberglocke, da sie der Larvenglocke und dem Tentakel opponiert, also dorsal, sitzt.
- Fig. 2. *Hippopodius luteus* Q. et G. (p. 10). Einglockenstadium von 3 mm Länge.
- Fig. 3. Desgl. Junges Zweiglockenstadium von 5 mm Länge mit der Anlage der zweiten Glocke, der ersten Unterglocke. Ihre ventrale Lage, auf der gleichen Seite wie der Tentakel, und der Primärglocke opponiert, ist deutlich zu erkennen. Da letztere also dorsal, der zweiten Glocke opponiert, sitzt, kann sie nur die definitive Oberglocke, keine Larvenglocke sein.
- Fig. 4. *Hippopodius serratus* Moser (p. 10). Zweiglockenstadium mit der jungen Oberglocke von 3 mm Länge und der jungen zweiten Glocke, der bereits charakteristischen Unterglocke.
- Fig. 5. *Hippopodius (?) cuspidatus* Moser (p. 45), 3 mm lang, *Hy* = Hydröcium, *Sb* = Subumbrella.
- Fig. 6. *Larva Rhizoidarum* Moser (p. 47), 7 mm lang.
- Fig. 7. Larve von Burckhardt aus Triest (p. 46), 2,5 mm lang.

Tafel IV.

In Ergänzung der Textfiguren.

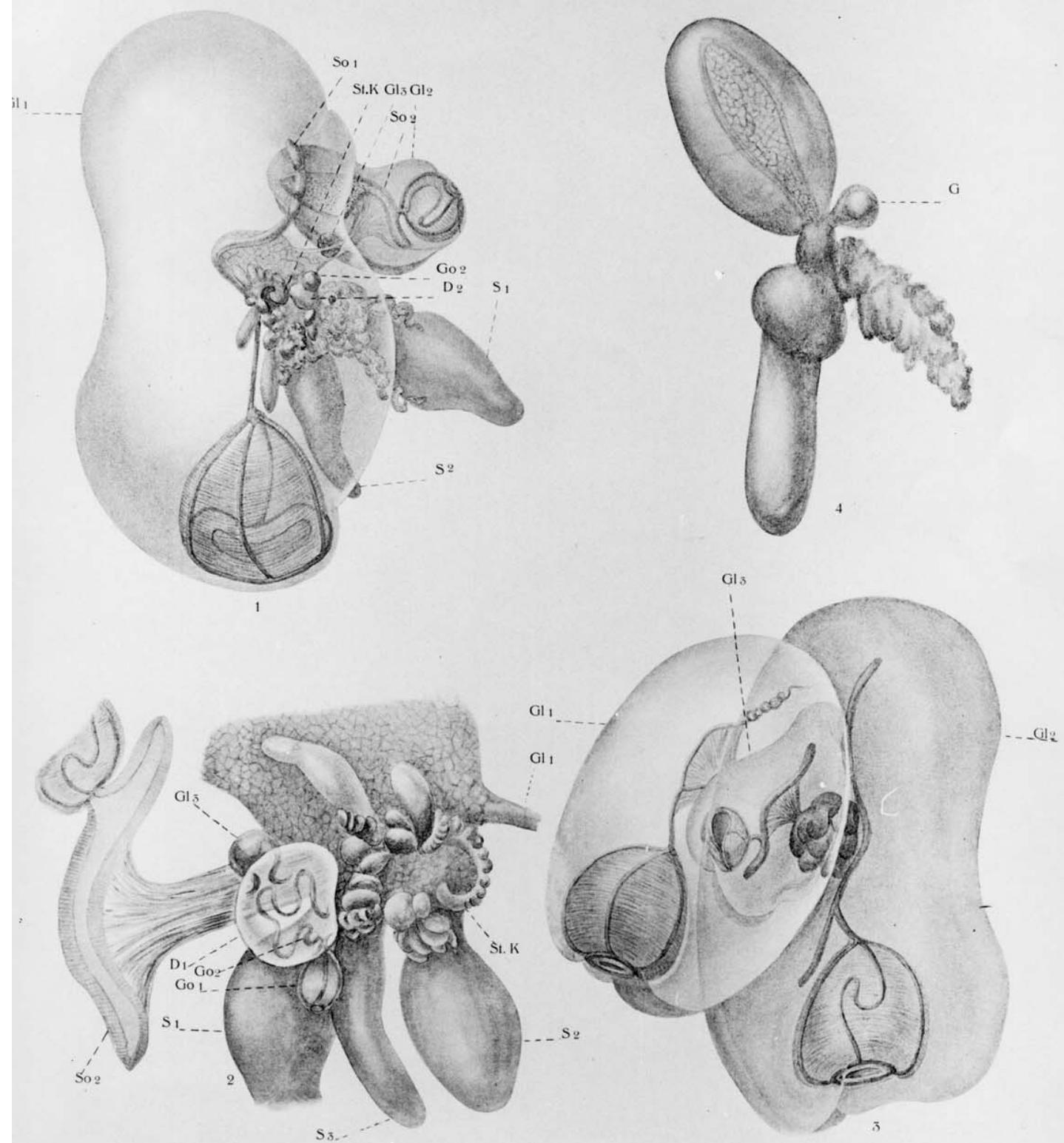
- Fig. 10. Definitives Einglockenstadium von a) *Ceratocymba sagittata* HUXLEY, b) *Dimophyes artica* (CHUN), c) *Diphyes chamissonis* HUXLEY, d) *Abylopsis pentagona* Q. et G. (Originale).
- Fig. 11. Drei Entwicklungsstadien von *Diphyes dispar* CHAM. et EYS. a) Junges, definitives Einglockenstadium mit dem Primärcormidium; darüber die Ventralknospe, aus der das 2. Cormidium hervorgehen wird; b) Junges, definitives Zweiglockenstadium; der Stamm hat sich verlängert, das Primärcormidium vervollständigt (Deckblatt), zwei weitere Cormidien haben sich angelegt, und dicht daneben die 1. Unterglocke. c) Die Cormidien haben sich vergrößert und vermehrt und die Unterglocke ist größer geworden (Originale).
- Fig. 15. Ältestes Stadium von *H. luteus* Q. et G. nach CHUN mit 3 definitiven Glocken (*m*) und der Anlage von drei weiteren Glocken in der Mitte. *A* = die Primärglocke (CHUN).
- Fig. 16. *Diphyes sieboldi* KÖLL. Stamm mit jungen Cormidien und der jungen, ersten Unterglocke, an deren Stiel die Knospe für die zweite Unterglocke sitzt (Original).
- Fig. 17. LOCHMANNS Larve von *G. truncata* (SARS), (nicht von *D. sieboldi* KÖLL. wie er glaubte), mit der Larvenglocke, der definitiven Oberglocke und der Anlage der dritten Glocke, der Unterglocke, die jedoch falsch, dorsal statt ventral, eingetragen ist (LOCHMANN).
- Fig. 18. LOCHMANNS Larve von *G. quadrivalvis* LES. mit der Larvenglocke, der definitiven Oberglocke und der Anlage der dritten Glocke, der Unterglocke, auf der Ventralseite des Stammes, wie die Larvenglocke (LOCHMANN).

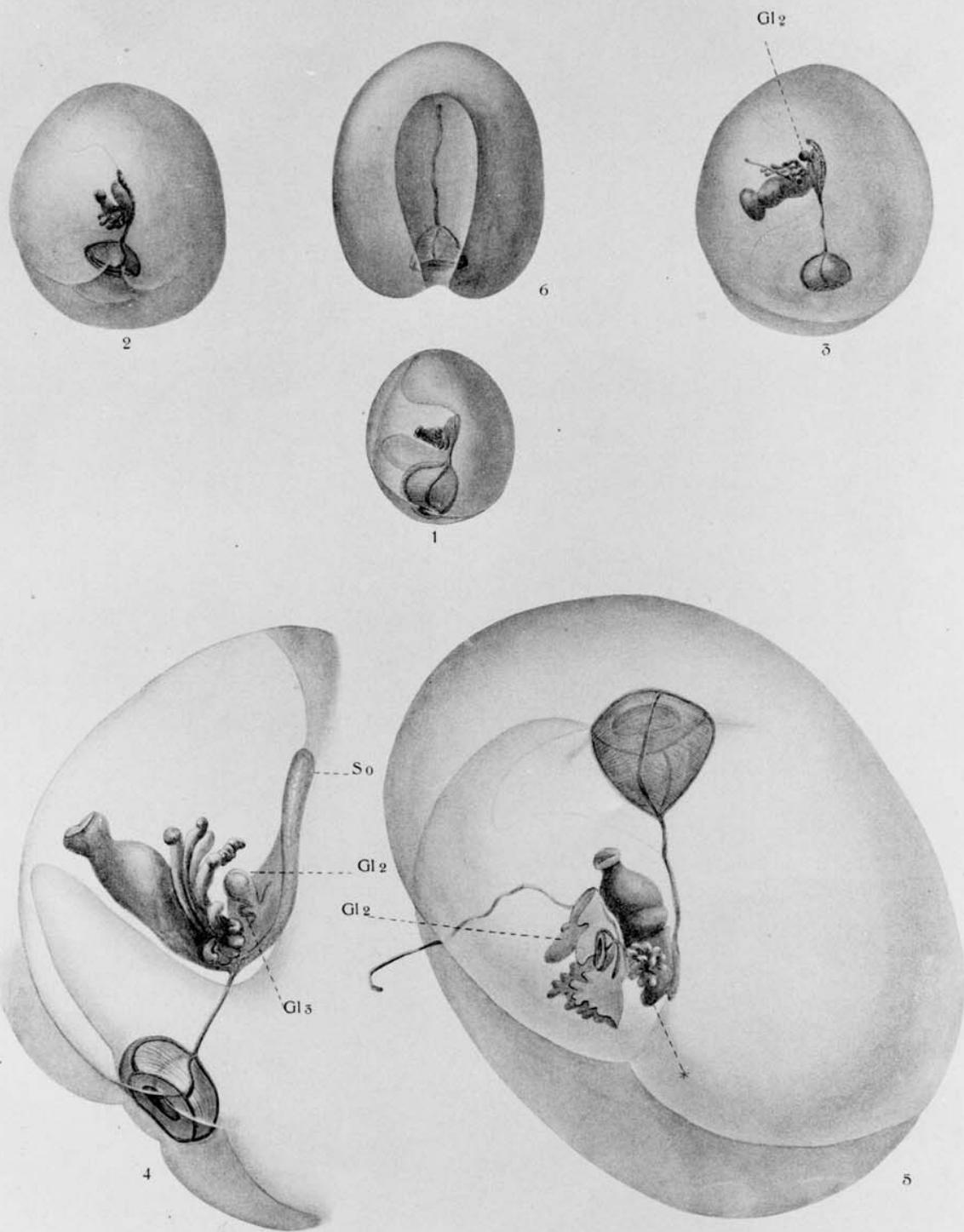
- Fig. 24. Drei Larvenstadien von *Halistemma (Stephanomia) pictum* METSCHNIKOFF ohne larvales Deckstück, mit der Anlage der Pneumatophore, des Saugmagens und des Tentakels. Unterglocken fehlen noch. Pg = Pigment (METSCHNIKOFF).

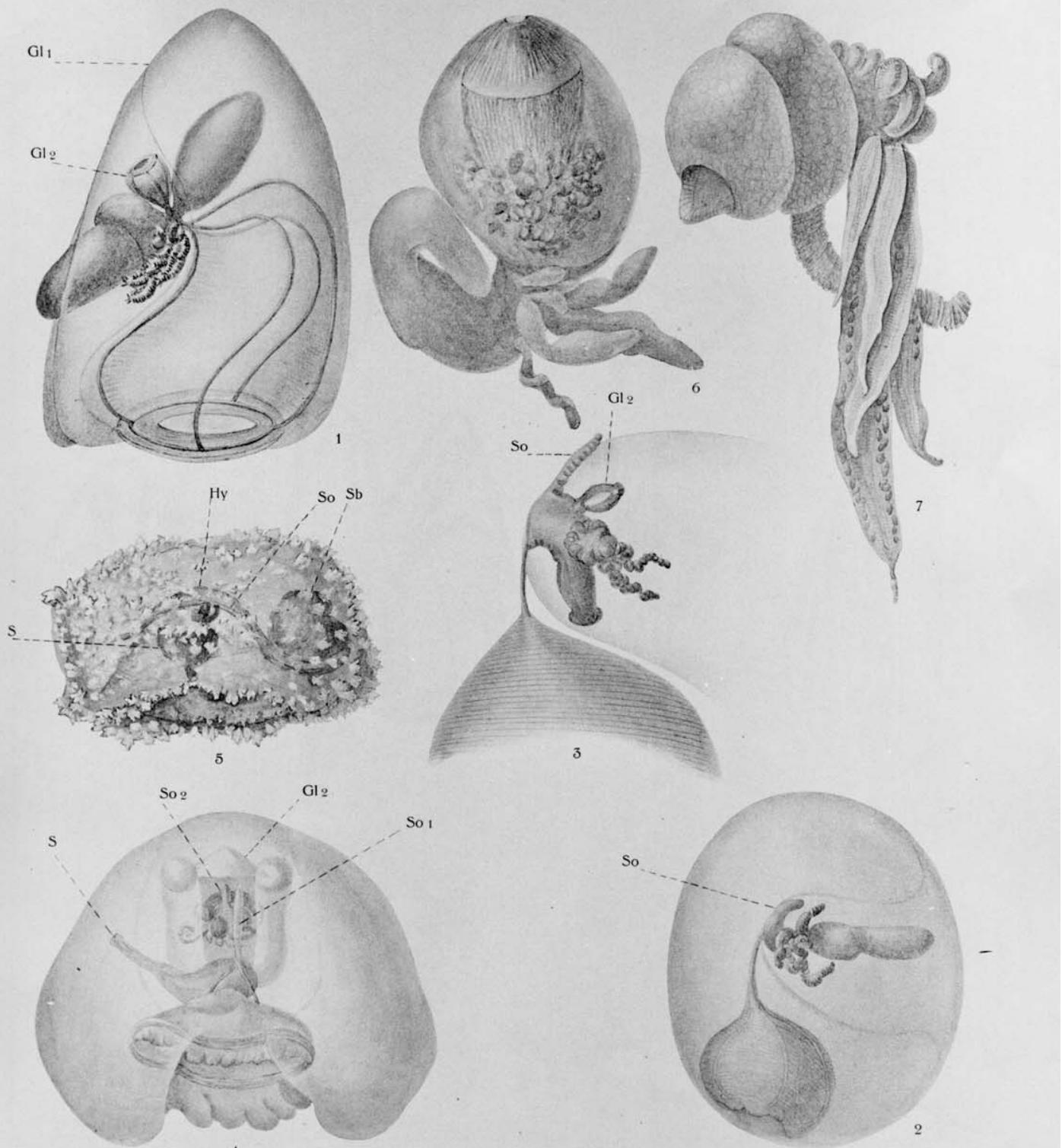
Tafel V.

In Ergänzung der Textfiguren.

- Fig. 19. *Diphyes sieboldi* KÖLL. Junge Oberglocke mit der Anlage der ersten Unterglocke ventral (Original).
- Fig. 20. Drei Stadien von Calycophorenlarven (*G. quadrivalvis* LES.), deren Primärglocke zur hinfälligen Larvenglocke wird. Diese sitzt somit ventral, dicht über dem 1. Tentakel (Fig. a, b) und (Fig. c) der Anlage weiterer Cormidien und der Unterglocke (C + Ugl), auf der gleichen Seite wie der primäre Saugmagen (METSCHNIKOFF).
- Fig. 21. Drei hypothetische Stadien von Calycophorenlarven ohne Larvenglocke, deren Primärglocke also zur definitiven Oberglocke wird. Diese sitzt somit dorsal, dem Tentakel und der Anlage der Cormidien und Unterglocken (C + Ugl) opponiert, so daß der primäre Saugmagen beide trennt. Nach METSCHNIKOFF konstruiert (Original).
- Fig. 22. Fünf Larvenstadien von Physophoren (*Agalma sarsi* = *Agalma elegans* SARS) mit larvalem, kappenförmigem Deckstück (*Ld*), ferner der Anlage der Pneumatophore, sekundärer, larvaler Deckstücke (*Ld. s.*) und des primären Tentakels. Bei e) sind bereits drei sekundäre Deckstücke vorhanden. Hier hat sich ferner der Dottersack zum primären Saugmagen umgewandelt. Unterglocken fehlen noch (METSCHNIKOFF).
- Fig. 29. Eine ältere Larve von Physophoren (*Halistemma pictum* METSCHN.) ohne larvales Deckstück. Die erste Unterglocke ist bereits angelegt (METSCHNIKOFF).







Fanny Moser del.

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W 55

Fig. 1: Larve aus Villefranche. Fig. 2, 3: Hippopodus luteus Q. et G. Fig. 4: Hippopodus serratus Moser.
Fig. 5: Hippopodus (?) cuspidatus Moser. Fig. 6: Larve Rhizoidarum Moser. Fig. 7: Larve von Burckhard.

