

System der Siphonophoren

auf phylogenetischer Grundlage entworfen

von

Ernst Haeckel.

Vorbemerkung.

Die Siphonophoren, welche die Challenger-Expedition auf ihrer Weltreise in den Jahren 1873—1876 gesammelt hatte, wurden mir im Jahre 1879 von dem verdienstvollen Leiter derselben, SIR WYVILLE THOMSON, zur Bearbeitung übergeben. Das Studium dieser „*Challenger-Siphonophoren*“, unter welchen sich neue, höchst merkwürdige Typen (meistens Tiefsee-Bewohner) finden, veranlaßte mich, meine früheren, ein Decennium hindurch unterbrochenen und die Organisation und Entwicklung der ganzen Klasse betreffenden Untersuchungen wieder aufzunehmen. Während eines dreimonatlichen Aufenthaltes in Puerto del Arrecife, der Hafenstadt der canarischen Insel Lanzarote (im Dezember 1866 und im Januar und Februar 1867) hatte ich Gelegenheit gehabt, mit fast allen typischen Gattungsformen dieser anziehenden Tierklasse mich genauer bekannt zu machen. Die Thatsachen, welche ich damals über die merkwürdige, bis dahin sehr wenig bekannte Keimesgeschichte derselben beobachtet hatte, wurden 1869 in einer besonderen, von der „Utrechter Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft“ gekrönten Preisschrift veröffentlicht (Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren, mit 14 Tafeln, Utrecht 1869). Meine Absicht war damals, dieser ontogenetischen Abhandlung eine größere, vergleichend anatomische Arbeit folgen zu lassen, in welcher ich zugleich das System der Siphonophoren einer durchgreifenden Revision unterzog. Indessen scheiterte die Ausführung dieser Absicht an äusseren Hindernissen; der größte Teil des reichen, in Lanzarote gesammelten Beobachtungsmaterials wurde nicht publicirt.

Inzwischen fand ich auf den zahlreichen Reisen, welche ich behufs Vollendung meines „Systems der Medusen“ anstellte (und über welche ich 1879 im Vorworte zu dieser Monographie Bericht

erstattet habe), reiche Gelegenheit, meine Untersuchungen über Siphonophoren fortzusetzen. Auch sammelte ich wichtiges Material in den verschiedenen Museen, welche ich zum Zwecke der Medusen-Vergleichung besuchte. Anderes Material, darunter sehr lehrreiche neue Formen, erhielt ich von mehreren Reisenden zugesandt, das wertvollste von Herrn Kapitän HEINRICH RABBE in Bremen. Endlich gab mir meine Reise nach Indien die lang ersehnte Gelegenheit, auch mit der reichen und noch so wenig bekannten Siphonophoren-Fauna des indischen Ozeans bekannt zu werden; sowohl auf der Hinreise nach Ceylon (über Bombay) als auf der Rückreise (über Socotora), besonders aber auf Excursionen die ich von Belligemma und Matura aus anstellte, beobachtete ich eine Anzahl von neuen, zum Theil höchst interessanten Gattungs-Formen. Zugleich erhielt ich hier Gelegenheit, meine früheren Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren bedeutend zu vervollständigen. Wertvolle systematische Aufschlüsse erhielt ich endlich durch das Studium der naturgetreuen Original-Zeichnungen und Manuscripte von MERTENS, über welche BRANDT 1835 kurz berichtet hatte.

Allen den Herren, welche mich bei diesen Untersuchungen unterstützten, und insbesondere den Reisenden und Museums-Direktoren, welche mir werthvolles Material überliessen, statte ich hierfür meinen besten Dank ab. Mit ihrer Hilfe wurde es mir möglich, unsere Kenntniss der Siphonophoren-Arten bedeutend zu erweitern und durch die Auffindung neuer morphologischer Typen wesentlich abzurunden. Die allgemeinen Ergebnisse dieser Untersuchung, erläutert durch die Beschreibung und Abbildung zahlreicher neuer Formen, enthält mein „*Report on the Siphonophora collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876.*“ Dieser *Report*, begleitet von fünfzig (grösstentheils bereits vollendeten) Tafeln wird im Laufe des Sommers 1888 publicirt werden.

Die nachstehenden Mittheilungen über meine Untersuchungen, über welche ich der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Jena am 8. Juli und 25. November 1887 Bericht erstattet habe, sind dazu bestimmt, eine kurze vorläufige Übersicht der gewonnenen Resultate zu geben, erstens mit Beziehung auf die neue, dadurch erzielte Auffassung der Siphonophoren-Organisation, und zweitens in Hinsicht auf die gleichzeitig damit erreichte Reform des Systems.

Theorien über die Organisation der Siphonophoren.

Die eigenthümlichen morphologischen und physiologischen Verhältnisse, durch welche sich die Siphonophoren vor den übrigen Acalephen auszeichnen, haben bekanntlich zu sehr verschiedenen Theorien über das Wesen und die Bedeutung ihrer Organisation geführt. Zwei wesentlich verschiedene Deutungen derselben stehen sich noch heute schroff gegenüber; man kann sie kurz als die *Polyorgan*- und die *Polyperson-Theorie* bezeichnen. Die ältere ist die *Polyorgan-Theorie* (ESCHSCHOLTZ 1829, HUXLEY 1859, P. E. MÜLLER 1871, METSCHNIKOFF 1874). Hiernach ist der ausgebildete Organismus aller Siphonophoren ein „einfaches medusenartiges Thier“, welches sich von den typischen Medusen nur durch die Multiplication und Differenzirung seiner vielgestaltigen Organe unterscheidet. Genauer ausgedrückt bleibt derselbe eine individuelle Hydromedusen-Person (ein Morphon dritter Stufe oder ein „morphologisches Individuum dritter Ordnung“).

Dieser älteren Auffassung steht die neuere Ansicht als die *Polyperson-Theorie* gegenüber (VOGT 1847, LEUCKART 1851, KÖLLIKER 1853, GEGENBAUR 1854, CLAUS 1863, CHUN 1882). Hiernach ist der ausgebildete Siphonophoren-Organismus eine Tierkolonie, zusammengesetzt aus vielen polypenartigen Einzeltieren, welche nach den Gesetzen der Arbeitsteilung sehr verschiedenartige Umbildungen, Ausbildungen und Rückbildungen erlitten haben. Genauer ausgedrückt ist derselbe ein „schwimmender Hydropolypen-Stock oder Cormus“, aus mehreren individuellen und polymorphen, theils polypoiden, theils medusoiden Personen zusammengesetzt (ein Morphon vierter Stufe oder ein „morphologisches Individuum vierter Ordnung“).

Seitdem im Laufe der letzten beiden Decennien auch die *Ontogenie* der Siphonophoren besser bekannt geworden ist, und seitdem dieselbe durch die Descendenz-Theorie eine causale Beziehung zu ihrer *Phylogenie* erhalten hat, ist der prinzipielle Gegensatz beider Theorien wesentlich verschärft worden. Nach der *Polyorgan-Theorie* ist die ontogenetische Urform der Siphonophoren eine einfache *Hydromedusen-Person*, und darauf gründet sich der phylogenetische Schluss, dass die ganze Klasse ursprünglich von Medusen abstammt. Nach der *Polyperson-Theorie* hingegen ist jene ontogenetische Urform als ein schwimmender *Hydro-*

polypen-Stock aufzufassen, und darauf gründet sich der philogenetische Schluß, dass die ganze Klasse von *Polypen* abstammt.

Nach der heutigen, auch von uns getheilten Auffassung der meisten Zoologen ist die niedere, festsitzende *Hydropolypen-Form* die primäre und ältere; die höhere *Hydromedusen-Form* hat sich aus ihr erst viel später sekundär entwickelt, und zwar durch Anpassung an freischwimmende Lebensweise. Dadurch ist das charakteristische Schwimmorgan der Medusen entstanden, die *Umbrella*, jener radial gebaute contractile Gallertschirm, welcher ihren Stammformen, den *Polypen*, noch völlig fehlte. Der wichtigste Bestandteil der letzteren aber, das Magenrohr (von der *Gastraea* ererbt) hat sich durch Vererbung auf die Medusen übertragen; es ist zu dem „*Manubrium*“ geworden, in dessen Wand sich die Geschlechtsproducte entwickeln.

Wenden wir diese grundlegende und wohlberechtigte Auffassung auf jene beiden Theorien der Siphonophoren-Organisation an, so ergibt sich folgender Gegensatz bezüglich der Ursprungsfrage: Nach der *Polyorgan-Theorie* war die Stammform der Siphonophoren eine einfache *Meduse* und besaß bereits die *Umbrella*; von diesem bereits bestehenden Schwimmorgane sind also die verschiedenen Schwimmorgane der Siphonophoren durch Vermehrung und Umbildung abzuleiten (Schwimmglocken, Luftkammer). Nach der *Polyperson-Theorie* hingegen war die Stammform der Siphonophoren ein *Hydropolypen-Stock* und besaß noch *keine Umbrella*; die angeführten Schwimmorgane der Siphonophoren sind demnach Neubildungen und können von keinem bestehenden Schwimmorgane der Stammform abgeleitet werden. Daraus ergibt sich ferner ein schwerwiegender Gegensatz in der Beurteilung der meduseniformen Larve der Siphonophoren, die sich aus ihrer *Gastrula* zunächst entwickelt. Nach der *Polyorgan-Theorie* besitzt diese Larve im wesentlichen den morphologischen Wert einer einfachen Medusenperson und hat als erbliche Wiederholung der ursprünglichen Stammform die größte palingenetische Bedeutung. Nach der *Polyperson-Theorie* hingegen kann sie diese Bedeutung nicht besitzen; sie ist nur von untergeordnetem cenogenetischen Werte und als ein eigenthümlich modificirter *Hydropolyp* anzusehen.

Beide entgegengesetzte Theorien sind seit vierzig Jahren von ausgezeichneten Zoologen beider Parteien mit vielem Scharfsinn verteidigt worden, jedoch ohne entscheidenden Erfolg; beide sind teilweise berechtigt; beide enthalten eine Mischung von Wahrheit

und Irrtum. Nach meiner eigenen Anschauung, die sich auf ausgedehnte vergleichende Untersuchung der ganzen Klasse und zahlreiche, dabei entdeckte, neue Thatsachen gründet, liegt die Wahrheit in der That zwischen beiden Auffassungen in der Mitte. Die Polyorgan-Theorie hat Recht, indem sie bei der ganzen Auffassung und Beurteilung der Siphonophoren von der *Hydromedusen*-Form ausgeht, indem sie die primäre medusiforme Larve *palingenetisch* beurteilt, und indem sie ferner eine weitgehende *Multiplication* und *Dislocation* der einzelnen Medusen-Organen annimmt; sie hat aber Unrecht, indem sie dem ausgebildeten Siphonophoren-Cormus nur den Wert einer Person zuspricht und die Personen, welche denselben zusammensetzen, nur für Organe (in morphologischem Sinne) hält. Die Polyperson-Theorie dagegen behält Recht, indem sie die ausgebildete Siphonophore für einen *Cormus* (Kolonie oder Stock) erklärt, der aus vielen *polymorphen Personen* zusammengesetzt ist; sie geht aber viel zu weit und hat Unrecht, indem sie auch den einzelnen (morphologischen) Organen dieser Personen den gleichen individuellen Wert zuschreibt (z. B. den einzelnen Deckstücken, Fangfäden u. s. w.); sie hat ferner Unrecht, indem sie eine weitgehende sekundäre Multiplication und Dislocation dieser Organe leugnet; und sie hat namentlich Unrecht, wenn sie die primäre medusiforme Larve für eine cenogenetische Keimform hält und in Verkennung ihres palingenetischen Wertes die Siphonophoren für „schwimmende Hydropolypen-Stöcke“ (*Hydractinia* ähnlich) erklärt.

Medusom-Theorie.

Die neue Theorie über die Organisation der Siphonophoren, zu welcher ich durch meine Untersuchungen über die vergleichende Anatomie und Ontogenie derselben geführt wurde, will ich kurz als Medusom-Theorie bezeichnen; sie versucht die wahren Bestandteile der beiden vorstehend charakterisirten Theorien in sich aufzunehmen, hingegen ihre Irrtümer auszuschneiden. Die Grundgedanken derselben sind kurz folgende:

1) Die primäre Larve, welche zunächst aus der Gastrula der Siphonophoren entsteht, ist immer eine einfache Medusen-Person; sie kann bald mehr bald minder cenogenetisch modificirt sein, behält aber stets über-

wiegend palingenetische Bedeutung und erklärt sich aus der Abstammung der Siphonophoren von Hydromedusen.

2) Die primäre medusiforme Larve der Siphonophoren tritt in zwei wesentlich verschiedenen Formen auf, als *Disconula* und *Siphonula*, und da dieser Unterschied mit wesentlichen Differenzen in der Organisation der daraus entstehenden Siphonophorenstöcke zusammenfällt, begründet er die Einteilung der Klasse in zwei Legionen oder Subklassen: *Disconanthen* und *Siphonanthen*.

3) Die Legion der *Disconanthen*, die einzige Ordnung der *Chondrophoriden* oder *Porpitarien* umfassend, entwickelt sich aus der regulären und octoradialen Medusenlarve *Disconula*; sie behält deren marginalen Tentakelkranz zeitlebens und erzeugt die Personen des Stockes durch Knospung aus der Subumbrella.

4) Die zweite Legion dagegen, die der *Siphonanthen*, umfasst alle übrigen Siphonophoren (*Calycophoriden*, *Physophoriden*, *Pneumatophoriden*, *Auorphoriden*); ihre primäre Larve ist eine bilaterale Meduse, welche sich durch eine ventrale Schirmspalte und den Besitz eines einzigen Tentakels auszeichnet (*Siphonula*); sie erzeugt die Personen des Stocks durch einseitige Knospung aus der Magenwand oder dem Manubrium.

5) Die primäre Larve der *Disconanthen* (*Disconula*) ist als die ontogenetische Wiederholung einer gemeinsamen uralten octoradialen Stammform (*Archimeda*) aufzufassen und ihr phylogenetischer Ursprung ist wahrscheinlich unter den *Trachomedusen* zu suchen (*Trachynemiden*, *Pectylliden*).

6) Die primäre Larve der *Siphonanthen* (*Siphonula*) ist als die ontogenetische Wiederholung einer gemeinsamen uralten bilateralen Stammform (*Protomeda*) aufzufassen und deren Ursprung ist wahrscheinlich unter den *Anthomedusen* zu suchen (*Codoniden*, *Euphysiden*).

7) Sämtliche Teile, welche aus der primären Larve der Siphonophoren durch Knospung entstehen, sind entweder medusiforme Personen oder besondere Organe von solchen.

8) Alle Organe, welche ursprünglich zu einer Medusen-Person zusammengehören, fassen wir unter dem Begriffe eines *Medusoma* zusammen, gleichviel ob sie aus gemeinsamer Basis am Stamme hervorsprossen, oder getrennt an verschiedenen Stellen, infolge cenogenetischer Wanderung oder Dislocation; die Vermehrung einzelner gleichwertiger Teile (z. B. Nectophoren, Bracteen, Palponen), welche oft sekundär auftritt, ist bloß als *Multiplication der Organe*, nicht der Personen oder Medusome aufzufassen.

9) Die *Medusome* treten am Siphonophoren-Stock in zwei verschiedenen Hauptformen auf, die jedoch nicht scharf zu trennen sind: bei den *palingenen Medusomen* sind die Hauptorgane mehr oder weniger im ursprünglichen Zusammenhang geblieben (z. B. bei der Gonophore der Eudoxia); bei den *cenogenen Medusomen* hingegen erscheinen die Hauptorgane mehr oder weniger dislocirt, z. B. bei der sterilen Meduse der Eudoxia, welche sich aus Deckstück (Umbrella) und Magenrohr (Siphon) nebst Tentakel zusammensetzt.

10) Die laterale Knospung der sekundären Medusome (Anhänge) am Siphonophoren-Stamme findet bald einzeln, bald gruppenweise statt; Gruppen, welche sich aus mehreren Medusomen zusammensetzen, nennen wir *Cormidien*.

11) Die *Cormidien* sind ursprünglich einfache segmentale Wiederholungen einer Medusom-Gruppe in metamerer Reihenfolge, durch freie Internodien getrennt (*Cormidia ordinata*), z. B. die Eudoxien der Calyphoriden, die Prodoxien der Physophoriden (*Apolesia* etc.).

12) Durch Auflösung solcher ursprünglichen *Cormidien* entstehen jene centralisirten *Cormen*, bei denen die Personen der ersteren zerstreut am Stamme knospen und ebenso ihre einzelne Organe sich von einander trennen (*Cormidia dissoluta*, z. B. *Agalmopsis*, *Polyphyses*).

13) Die Rückbildung der einzelnen *Medusome*, und ihrer dislocirten *Organe* ist für die Entwicklung der Siphonophoren-Stöcke von größter Bedeutung, um so mehr, je stärker der *Cormus* centralisirt ist; und je inniger die Wechselbeziehungen der durch Arbeitsteilung differenzirten *Medusome* sich gestaltet haben.

Disconula-Larve der Disconanthen.

Unter den verschiedenen medusiformen Larven von *Disconanthen* (*Chondrophoriden* oder *Porpitarien*), welche ich beobachten konnte, sind besonders wichtig die jüngsten Larven von *Porpitiden* (von 0,1—0,4 mm Durchmesser). Dieselben besitzen einen kreisrunden, flach gewölbten Schirm, dessen Rand einen Kranz von acht einfachen Tentakeln trägt. Aus dem Mittelpunkt der Subumbrella hängt ein centrales großes Magenrohr herab, und aus dem Grunde dieses Siphon entspringen in gleichen Abständen 8 Radial-

Canäle, welche in der concaven Subumbrella zum Schirmrande verlaufen, um sich hier durch einen Ringkanal zu verbinden. Oberhalb derselben liegt in der Mitte der Gallertscheibe eine Pneumatophore, zusammengesetzt aus einer centralen linsenförmigen Luftflasche und einem Kranze von 8 radialen, dieselbe umgebenden Luftkammern. Sowohl die erstere als jede der letzteren besitzt in der Mitte ihrer oberen Fläche eine äußere Öffnung (Luftporus der Exumbrella). Nur durch den Besitz dieses hydrostatischen Apparates unterscheidet sich diese *Disconula* von einer gewöhnlichen, achtstrahligen, streng regulär gebauten Hydro-meduse; unter letzteren besitzen namentlich gewisse Trachomedusen (*Trachynemiden*, *Pectylliden*) eine bedeutungsvolle Ähnlichkeit. Auch bei einem darauf folgenden Larven-Stadium, welches wir *Porpula* nennen wollen, erhält sich noch der reguläre Bau einer einfachen Craspedoten-Person. Die *Porpula* unterscheidet sich von der *Disconula* dadurch, daß die Zahl der marginalen Tentakel von 8 auf 16 steigt, und daß mehrere concentrische ringförmige Luftkammern um den Kranz der 8 primären Kammern angelegt werden. In einem noch späteren Stadium ist die Zahl der letzteren wie der ersteren bedeutend vermehrt, und die Tentakeln bilden am Schirmrande mehrere Reihen. Dann wachsen zwischen dem Schirmrande und dem centralen Siphon 8 oder 16 kegelförmige Knospen aus der Subumbrella hervor, die späteren Träger der Gonophoren. Sie bleiben geschlossen bei den monogastrischen *Discaliden*, während sie bei den polygastrischen *Porpitiden* und *Veelliden* eine Mundöffnung erhalten. Die jüngsten Larven der Veelliden sind von denen der Porpitiden kaum zu unterscheiden; die Differenz beider wird erst deutlich, sobald bei den ersteren die Entwicklung der verticalen Hautfalte der Exumbrella beginnt (*Rataria*); in der Basis derselben bildet sich der diagonale Kamm der Pneumatophore, welcher die *amphithec*e Grundform der Veelliden bestimmt. Aber ihre jüngsten Larven sind ebenso octo radial wie die der regulären Porpitiden. Frühzeitig unterscheiden sich beide dadurch, daß bei den *Porpitiden* jede der acht radialen Luftkammern ein Stigma bildet, bei den *Veelliden* nur zwei schräg gegenüberliegende. Die Ähnlichkeit dieser Larven mit Pectylliden läßt vermuten, daß die Disconanthen sich ursprünglich aus dieser Gruppe der Craspedoten entwickelt haben. Wenn die acht schlauchförmigen, von der Subumbrella der Pectylliden herabhängenden Gonaden nicht selbst Geschlechtsprodukte, sondern statt deren durch Knospung medusoide

Gonophoren bilden würden, und wenn oberhalb derselben in der Gallertsubstanz des Schirms (durch drüsenähnliche Einsenkung oder Einstülpung der Exumbrella) sich ein Luftsack abschnüren würde, so wäre aus der Pectyllide oder Trachynemide eine einfachste Discalide entstanden.

Siphonula-Larve der Siphonanthen.

Ganz verschieden von der ersten Entwicklung der *Disconanthen* verhält sich diejenige der zweiten Legion, der *Siphonanthen* (*Calycophoriden*, *Physophoriden*, *Pneumatophoriden*, *Aurophoriden*). So verschieden sich die Siphonophoren dieser gestaltenreichen Legion auch sonst in entwickeltem Zustande verhalten mögen, so ähnlich sind ihre ersten Larvenformen — wenigstens soweit bis jetzt die ontogenetische Beobachtung reicht. Die *Siphonula* — oder die primäre medusenförmige Larve — ist in dieser Legion von Anfang an nicht octoradial und regulär, sondern bilateral-symmetrisch. Der ursprüngliche Tentakelkranz am Schirmrande ist verschwunden; immer hat sich nur ein einziger Fangfaden erhalten, der primäre einseitige Larven-Tentakel, welcher durch eine ventrale Schirmspalte vom Schirmrande centripetal bis an die Basis des Magenrohrs gewandert ist. Der primäre Schirm selbst (*Protocodon*) ist durch diese einseitige Entwicklung bilateral umgebildet; er entwickelt sich bei den *Calyconecten* (oder *Calycophoren*) zur primären Schwimmglocke, bei den übrigen drei Ordnungen (*Physonecten*, *Cystonecten* und *Auronecten*) zur Pneumatophore. Diese „Schwimmbhase“ entsteht auch hier als drüsenähnliche Einstülpung des Exoderms, aber nicht *central* im Scheitel der Exumbrella (wie bei den Porpitarier), sondern *excentrisch*. Der primäre Siphon (*Protosiphon*) bleibt bei den monogastrischen Siphonanthen als einziger Magenschlauch bestehen; bei den polygastrischen entwickelt er sich zum Stamme, aus dem alle übrigen Personen des Stockes durch laterale Knospung hervorgehen. — Der ganze Bau der *Siphonanthen*, ebenso wie die Bildung ihrer *Siphonula*-Larven, deutet auf die nächste Verwandtschaft mit den Anthomedusen, und zwar mit der Familie der *Codoniden*. Bei diesen Anthomedusen allein entwickeln sich die Geschlechtsprodukte in der ganzen Magenwand (wie in dem Manubrium der Gonophoren bei sämtlichen Siphonanthen) — ohne Andeutung radialer Abteilungen. Unter den *Codoniden* aber ist wieder

die Subfamilie der *Euphysiden* (namentlich *Hybocodon* und *Amphicodon*) von der größten Bedeutung. Hier allein verschwinden drei von den vier primären Tentakeln des Schirmrandes; nur einer bleibt bestehen und bildet sich um so mächtiger aus. Dadurch wird die bilaterale Umbildung der Umbrella bedingt. Für diese Ableitung der Siphonanthen spricht auch die außerordentliche Neigung vieler Anthomedusen, durch Knospung aus der Magenwand direkt Medusen zu bilden (*Codonium gemmiferum*, *Sarsia siphonophora* etc.). Da diese Euphysiden sich aus Tubularia-Polypen des Genus *Corymophra* entwickeln, sind letztere wahrscheinlich auch als die älteren Stammformen der *Siphonanthen* anzusehen.

Cormus und Cormidien.

Alle Siphonophoren sind in erster Linie charakterisirt durch die Ausbildung eines Stockes (*Cormus* oder Tierkolonie), eines individuellen Organismus, der sich aus mehreren polymorphen Personen (*Zooiden* oder „eigentlichen Individuen“) zusammensetzt. Die Gesetze und Modificationen dieser Zusammensetzung oder Stockbildung sind bisher noch wenig untersucht worden, trotzdem sie sehr interessant und wichtig sind. Ich unterscheide zunächst einfache und vielfache Stöcke. Der einfache Stock (*Cormus simplex*) wird durch eine einzige centralisirte Personengruppe gebildet, so bei *sämtlichen Disconanthen* und bei den *monogastrischen Siphonanthen*. Der zusammengesetzte oder vielfache Stock dagegen (*Cormus compositus*) wird durch die Vereinigung mehrerer individualisirten Personengruppen (oder „am Stamme zerstreuter Individuengruppen“) gebildet, der *Cormidien*. Solche Stöcke bilden die *polygastrischen Siphonanthen*. Jedes Cormidium entspricht gewöhnlich in seiner allgemeinen Zusammensetzung aus mehreren polymorphen Personen einem einfachen Stock und ist meistens monogastrisch. Doch giebt es auch polygastrische Cormidien (z. B. *Apolemia*, *Salacia*, *Physalia*). Bei allen polygastrischen Siphonanthen sind die Cormidien als laterale, ursprünglich metamerisch geordnete Äste eines segmentirten Truncus (oder gegliederten Stammes) aufzufassen. Dieser erscheint aber in ganz verschiedener Form, je nachdem die Cormidien ordinat oder dissolut sind.

Ordinate Cormidien.

Bei den meisten polygastrischen Siphonanthen (also bei der großen Mehrzahl der heute existirenden Siphonophoren-Genera) sind die Cormidien *ordinat*, d. h. regelmäßig in Metameren des gegliederten Stammes oder der *Cormus*-Axe geordnet; die *Internodien*, oder die regelmäßigen Zwischenräume des Stammes zwischen je zwei Cormidien, sind oft ganz frei, besonders bei sehr langgestrecktem *Cormus*, so z. B. bei fast allen polygastrischen *Calyconecten*, ferner bei einem Teile der *Physonecten* (Apolemiden, viele Agalmiden) und der *Cystonecten* (Salaciden, viele Rhizophysiden). Nicht selten ist bei diesen Stöcken sogar der langgestreckte Stamm durch ringförmige, in gleichen Abständen die Internodien trennende Stricturen so auffallend gegliedert, daß die ebenmäßige und durchgreifende Metamerenbildung derjenigen der Gliedertiere nichts nachgiebt. Dieser Vergleich ist um so mehr gestattet, als der apicale Stammabschnitt (dem Kopfe entsprechend) sich durch eine höhere morphologische Differenzirung seiner Personengruppen auszeichnet. Die Polyorgan-Theorie könnte solche regelmäßig gegliederten Formen als *Siphonophorae articulatae* bezeichnen und den übrigen (als *S. inarticulatae*) gegenüberstellen. Aber auch wenn der Stamm sehr verkürzt ist und die Cormidien an demselben so dicht gedrängt stehen, daß man eigentlich kaum Internodien unterscheiden kann, folgen sich doch oft die Cormidien in einer gedrängten Spiralreihe in größter Regelmäßigkeit, so bei den *Discolabidae* und *Rhodallidae*. Bei anderen, bisweilen selbst bei nahe verwandten Formen lockert sich die regelmäßige Ordnung und geht allmählich in die Bildung der *Cormidia dissoluta* über.

Dissolute Cormidien.

Während bei der Mehrzahl der polygastrischen Siphonanthen die Cormen deutlich articulirt und die Cormidien an denselben in regelmäßiger Folge ordinirt sind, verliert sich diese ursprüngliche Ordnung bei einem Teile dieser Gruppe mehr oder weniger, und bei einigen vollständig. Die Auflösung beginnt gewöhnlich damit, daß die zu einem Cormidium gehörigen Siphonen und Gonophoren sich trennen; die letzteren sprossen direkt aus dem

Stamm hervor, oft regelmäßig mit den ersteren alternierend, so bei *Polyphyes* unter den Calyconecten, bei *Cannophysa*, *Nectophysa*, *Rhizophysa* unter den Cystonecten, bei vielen Agalmiden unter den Physonecten. Infolge weiterer Auflösung der Stammordnung treten auch die Palponen, ferner die Bracteen aus den Cormidien aus und sprossen direkt aus dem Stamm hervor (so bei mehreren Agalmiden und Forskaliden). Endlich löst sich jegliche Ordnung auf, und der ganze Stamm erscheint mit Hunderten oder Tausenden von verschiedenen Anhängen (Siphonen, Palponen, Gonophoren, Bracteen etc.) in regelloser Gruppierung besetzt, so daß es unmöglich ist, die verschiedenen zusammengehörigen Bestandteile der dissoluten Cormidien herauszufinden (*Physalia*, *Agalmopsis* und andere Agalmiden). Diese Erscheinung ist deshalb von größtem Interesse, weil innerhalb einer und derselben Familie (z. B. Agalmiden, Rhizophysiden) nächstverwandte Genera existiren, von denen das erste völlig ordinate Cormidien besitzt, das zweite völlig dissolute Cormidien, und ein drittes eine vollkommene Zwischenform zwischen beiden darstellt. In dieser Thatsache liegen directe morphologische Beweise für die Multiplication und Dislocation der Teile des Siphonophoren-Stockes.

Dislocation und Multiplication der Organe.

Wenn unsere Medusom-Theorie richtig ist, so sind als wirkliche *Personen* (oder „eigentliche Individuen“) des Siphonophoren-Stockes nur jene Teile aufzufassen, welche ursprünglich den morphologischen Wert einer *Medusen-Person* besaßen, nicht aber jene Teile, welche ursprünglich nur *Organe* einer solchen Person gewesen sind. Demgemäß muß in vielen Fällen eine weitgehende Dislocation und Multiplication von Teilen angenommen werden, welche ursprünglich Organe eines Medusoms bildeten. Diese Annahme wird direkt dadurch gestützt, daß thatsächlich der Ersatz primärer Organe durch aequivalente sekundäre in größter Ausdehnung stattfindet. Als solche *Vicarien* (*Reserveteile* oder „*Ersatzorgane*“) deute ich z. B. die zahlreichen Schwimglocken und Deckstücke vieler Physonecten, die aufeinander folgenden heteromorphen Schwimglocken der Calyconecten, die gehäuften Palponen vieler Physonecten. Hingegen ist z. B. bei den traubenförmigen Gruppen der Geschlechtstiere jede einzelne „Gonophore“

als eine medusoide Person aufzufassen, welche nur die Mundöffnung und die Tentakel verloren hat. Die Morphologie und Sociologie der Siphonophoren wird diese wichtigen tectologischen Unterschiede viel mehr als bisher berücksichtigen und die Individualität schärfer bestimmen müssen.

Monogastrische und polygastrische Cormidien.

Die ordinaten Cormidien enthalten gewöhnlich nur einen einzigen Siphon, selten zwei oder mehrere. Die wichtigsten Formen der *monogastrischen Cormidien* (mit einem einzigen Siphon) sind folgende:

1. Die *Eudoxome der Calyconecten* (oft als „*Eudoxia*“ frei werdend); jedes Cormidium besteht aus zwei Personen, einer sterilen (Siphon nebst Tentakel und Deckstück) und einer fertilen, der Gonophore (dazu oft mehrere accessorische Gonophoren).

2. Die *Ersaeome der Calyconecten* (oft als „*Ersaea*“ frei werdend); jedes Cormidium besteht aus drei Personen, indem zu den beiden Personen des Eudoxoma noch eine medusoide „Special-Schwimmglocke“ hinzutritt.

3. Die *Rhodalome* von einigen Rhodaliden, von *Hippopodius*, *Vogtia*, *Aurophysa*, *Cannophysa*, *Arethusa* etc.; jedes Cormidium besteht aus einem Siphon nebst Tentakel und einer oder mehreren Gonophoren.

4. Die *Athorome* von *Physophora* und von Anthophysiden; jedes Cormidium besteht aus einem Siphon nebst Tentakel, einem oder mehreren Palponen und einer oder mehreren Gonophoren.

5. Die *Crystallome* von *Crystallodes* und anderen ordinaten Physonecten; jedes Cormidium besteht aus einem Siphon nebst Tentakel, einem oder mehreren Palponen, einer oder mehreren Gonophoren und einer Gruppe von Bracteen.

Viel seltener und viel weniger mannigfaltig sind ordinate *polygastrische Cormidien*, bei denen jede Personengruppe mehrere Siphonen (jeden mit einem Tentakel) enthält; sie finden sich bei *Apolesia* unter den Physonecten und bei *Salacia* unter den Cystonecten. Die Linie des Stammes, in welcher ursprünglich die Cormidien gleichmäßig geordnet nacheinander hervorsprossen, ist die ventrale Medianlinie des Protosiphon; meistens wird sie in einer weiteren oder engeren Spirale aufgerollt, selten bleibt sie gerade (*Crystallodes*, *Stephanomia*).

Stamm oder Truncus.

(*Coenosoma, Coenosark, Axenkörper.*)

Der Stamm der Siphonophoren, oder der centrale Axenkörper, an welchem alle verschiedenen Personen und Organe des Cormus befestigt sind, wird allgemein dem Stamme eines Hydropolypen-Stockes verglichen. Dieser Vergleich ist nach unserer Ansicht im strengerem Sinne nicht zulässig; denn bei den letzteren ist der primäre Larvenkörper, aus welchem sich der Cormus entwickelt, eine Polypenperson, bei den ersteren hingegen eine Medusenperson. Richtig dagegen ist jener Vergleich, insofern in beiden Fällen der Truncus verästelt ist. Seltsamerweise wird der Stamm der Siphonophoren allgemein als „*unverästelt*“ beschrieben. In der That ist derselbe stets verästelt; denn alle Anhänge desselben — gleichviel ob man sie als *Personen* oder als *Organe* auffaßt — entstehen als laterale Äste des Axenkörpers. Nur die Gabelteilung oder *dichotome Verästelung* kommt hier nicht vor. Auch die sonstige Beschreibung, welche allgemein vom Stamme oder Axenkörper der Siphonophoren gegeben wird, hat eigentlich nur für die eine Legion der Klasse, die Siphonanthen, Gültigkeit. Denn nur hier wird der Stamm (gleichviel ob er lang oder kurz ist) vom *primären Siphon* gebildet und alle Anhänge (oder Äste) des Stammes sprossen in einer Reihe aus seiner ventralen Mittellinie hervor. Wenn dieselben auch später oft radial geordnet erscheinen, so beruht das nur auf einer sekundären Spiraldrehung des Stammes und Verschiebung seiner Anhänge. Ganz anders verhält sich die zweite Legion, die Disconanthen. Hier wird der eigentliche Stamm, d. h. der gemeinsame Centralteil des Cormus, von der *primären Umbrella* gebildet, und alle Anhänge (oder Äste) sprossen aus deren unterer Fläche, der Subumbrella, hervor, nicht in einer Reihe, sondern in concentrischen Kreisen, ursprünglich octo-radial geordnet. Dagegen behält der primäre Siphon in dieser Legion nur den Wert eines centralen Ernährungs-Organes.

Nectosoma und Siphosoma.

Bei allen Siphonophoren ohne Ausnahme, ebensowohl den *monogastrischen* als den *polygastrischen*, kann man den entwickelten Cormus (sowohl von anatomischem als von physiologischem Gesichtspunkte) in zwei Hauptteile zerlegen, in Nectosom und Siphosom.

Das *Nectosoma* oder der Schwimmkörper bildet bei der ruhig an der Meeresoberfläche schwimmenden Siphonophore den oberen, vorderen oder proximalen Teil des Stockes, das *Siphosoma* oder der Nährkörper den unteren, hinteren oder distalen Teil. Physiologisch betrachtet, ist der erstere das Organ der *Locomotion* (und oft zugleich *Respiration*), der letztere hingegen das Organ der *Ernährung* und *Fortpflanzung*. Vergleicht man den Siphonophorenstock mit der einfachen Medusenperson, so entspricht im ganzen das *Nectosoma* des ersteren der *Umbrella* der letzteren, und das *Siphosoma* des Cormus dem *Manubrium* der Meduse. Bei den polygastrischen Siphonanthen schlagen beide Teile, unabhängig voneinander, ihren selbständigen Entwicklungsgang ein, mit getrennten Vegetationspunkten. Bei denjenigen Siphonanthen, deren Stamm spiral gewunden ist, erscheint die Spiraldrehung meistens in beiden Teilen entgegengesetzt; gewöhnlich zeigt das Nectosom eine Lambda-Spirale, hingegen das Siphosom eine Delta-Spirale.

Nectosoma der fünf Ordnungen.

Der Schwimmkörper wird in der Klasse der Siphonophoren durch zwei wesentlich verschiedene Organe gebildet, durch Schwimmglocke (*Nectophore*) und Schwimmblase (*Pneumatophore*). Die *Nectophore* ist die *Umbrella* einer Hydromeduse, an welcher sowohl die Ringmuskelschicht des Velum und der Subumbrella, als auch das primäre Canalsystem (vier Radialcanäle, verbunden durch einen marginalen Ringcanal) vollkommen erhalten ist. Die *Pneumatophore* hingegen ist eine eingestülpte und bedeutend umgebildete *Umbrella*, in deren Scheitel (durch apicale oder laterale Einsenkung einer Gasdrüse) eine chitinöse, gasgefüllte „Luftflasche“ entstanden ist. Die Definition der fünf Siphonophoren-Ordnungen wird in erster Reihe durch die verschiedene Bildung des Schwimmkörpers gegeben:

I. Die *Calyconecten* oder *Calycophoriden* besitzen bloß Schwimmglocken, aber keine *Pneumatophore*;

II. Die *Cystonecten* oder *Pneumatophoriden* tragen bloß eine einfache große *Pneumatophore*, aber keine Schwimmglocke;

III. Die *Disconecten* oder *Chondrophoriden* besitzen eine octoradiale, meist aus concentrischen Kammerringen zusammengesetzte *Pneumatophore*, dagegen keine Schwimmglocken;

IV. Die *Physonecten* oder *Physophoriden* tragen an der

Spitze des Stammes eine einfache Pneumatophore und darunter eine zweizeilige oder mehrzeilige Reihe von Schwimmglocken;

V. Die Aurnecten oder *Aurophoriden* (eine neue, bisher völlig unbekannte Gruppe von höchst merkwürdigen Tiefsee-Bewohnern) besitzen an der Spitze des Stammes eine colossale Pneumatophore, darunter einen (einfachen oder mehrfachen) horizontalen Kranz von Schwimmglocken, und in dessen Mitte (in der dorsalen Mittellinie des Nectosom, gegenüber der ventralen Knospenreihe) eine große Aurophore, ein neues, bisher unbekanntes Organ, welches als eine modificirte, zu einer mächtigen Gasdrüse umgebildete Schwimmglocke anzusehen ist.

Nectophoren oder Schwimmglocken.

(*Nectocalyces*, *Nectozooide*, *Schwimmstücke*, *Schwimmhöhlenstücke*.)

Die Schwimmglocken zeigen die Struktur der *Umbrella* einer einfachen Hydromedusen-Person allgemein so klar, daß über ihre morphologische Bedeutung als lokomotives Organ einer solchen Person — im Sinne der Polyorgan-Theorie — kein Zweifel bestehen kann. Überall ist die Schwimmböhle des Gallertschirms von der Ringsmuskelschicht der Subumbrella ausgekleidet, und ihr Distalrand springt in Form eines echten Velum vor; an der Basis dieses Velum verläuft der Ringskanal, welcher die vier Radialkanäle verbindet. Die Polyperson-Theorie deutet nun diese Thatsache so, daß sie jede Schwimmglocke als eine Medusen-Person oder ein „locomotives Zooid“ auffaßt, welches bloß die locomotive Umbrella ausgebildet, hingegen das nutritive Manubrium durch Rückbildung verloren hat. Hiergegen ist von der Medusom-Theorie einzuwenden, daß diese phylogenetische Deutung sich nicht durch die bekannten ontogenetischen Thatsachen begründen läßt. Die *Protocodon*, oder die „primäre Schwimmglocke“ der *Siphonula*, ist nur ein *Organ* dieser Medusen-Person. Sie bleibt als solches bei den meisten (oder allen) Calyconecten nicht bestehen, sondern wird abgeworfen und durch *Metacodonen* oder *heteromorphe* „secundäre Schwimmglocken“ ersetzt. Bei den monogastrischen Calyconecten verwandelt sich die *Protocodon* in das Deckstück der *Eudoxia*. Hingegen verwandelt sich dieselbe bei den Physonecten, Cystonecten und Aurnecten in die Pneumatophore. Die zahlreichen *Metacodonen*, welche bei den Physonecten und Aurnecten, sowie bei den Polyphyiden, die zweizeilige, vielzeilige oder kranzförmige Schwimm-

säule zusammensetzen, sind entweder dislocirte Umbrellen von Medusomen, welche in den einzelnen Cormidien sich metamer wiederholen, oder sie sind bloße *Vicarien*, „Ersatzglocken“, welche durch Multiplication solcher Umbrellen entstehen und oft in großer Zahl sich wiederholen.

Pneumatophore oder Schwimmblase (Luftkammer).

Das hydrostatische Organ der Siphonophoren, welches als *Pneumatophore* bezeichnet wird, fehlt nur einer Ordnung, den *Calyconecten*. Bei den übrigen Siphonophoren ist es allgemein vorhanden, und zwar in zwei verschiedenen Formen: die *Physonecten*, *Cystonecten* und *Auronecten* besitzen eine einfache Schwimmblase am oberen oder apicalen Pole des Stammes; die *Disconecten* hingegen einen complicirten Apparat, zusammengesetzt aus concentrischen Kammern und Ringen, welche den größten Teil der Umbrella einnehmen. In allen Fällen entsteht die Pneumatophore bei der primären Medusenlarve sehr frühzeitig, und zwar durch eine drüsenähnliche Einstülpung des Exoderms der Exumbrella. Bei der bilateralen *Siphonula* der Siphonanthen liegt diese Einstülpung excentrisch (oft nahe an den Schirmrand herabgerückt), hingegen bei der octoradialen *Discomula* der Disconanthen central, im Apicalpole selbst. Die auffallenden und scheinbar beträchtlichen Verschiedenheiten, welche die erste Anlage der Pneumatophore (sowohl in zeitlicher als räumlicher Beziehung) bei verschiedenen (oft selbst nahe verwandten) *Physonecten* zeigt, erkläre ich einfach durch cenogenetische Verschiebungen. Immer gehört der Teil des medusoiden Larvenkörpers, an welchem die erste Anlage erscheint, ursprünglich zu dessen Exumbrella.

Bei den Siphonanthen wird der eingestülpte, einem einfachen, beutelförmigen Drüsenschlauche vergleichbare Teil der Exumbrella als Luftsack (*Pneumatossaccus*) bezeichnet; er sondert in seiner oberen oder apicalen Hälfte eine Chitinmembran ab, die Luftflasche (*Pneumatocystis*), während sein unterer oder distaler Teil (der „Lufttrichter“) als Gasdrüse fungirt (*Pneumadenia*); das drüsige (meist gelbliche oder grünliche) Epithel dieses Teiles scheidet die Luft ab, welche durch die basale Öffnung der Luftflasche („Trichterpforte“ oder *Pneumatopyle*) in letztere hineintritt. Die *Cystonecten* oder *Pneumatophoriden* besitzen am Apicalpole der

Luftflasche ein äußeres Luftloch oder *Stigma* (die primäre Invaginationsöffnung), durch welches sie die Luft willkürlich entleeren können. Bei vielen Siphonanthen wächst das luftabsondernde Drüsenepithel des Lufttrichters durch die Trichterpforte in die basale Hälfte der Luftflasche hinein und kleidet dieselbe als „sekundäres Exoderm“ aus (CHUN).

Der Luftsack verbindet sich bei den meisten Siphonanthen später mit dem peripheren (nicht eingestülpten) Teile der primären Umbrella — dem Luftschild, *Pneumatocodon* — durch eine Anzahl von verticalen Radialsepten, gewöhnlich acht, seltener vier oder sechzehn; bisweilen ist die Zahl variabel. Die radialen Taschen zwischen diesen Septen öffnen sich unten in den Centralkanal des Stammes und entsprechen den Radialkanälen eines einfachen Medusenschirms. Darauf gründet sich die Annahme, daß die ganze Luftkammer als eine „umgestülpte Schwimglocke“ anzusehen sei (METSCHNIKOFF 1874). Im Gegensatze dazu wird dieselbe von den meisten Zoologen gegenwärtig als eine selbständige *medusoide Person* (oder ein „medusiformes Zooid“) betrachtet und angenommen, daß sie als „Knospe“ aus der primären Larve hervorwächst (LEUCKART 1875, CLAUS 1878, CHUN 1887). Der Gegensatz beider Auffassungen gipfelt in der Deutung des Luftsackes: derselbe ist nach der ersten Ansicht die *Exumbrella* eines Medusenschirms, nach der zweiten die *Subumbrella*. Diese letztere Auffassung ist nach meiner Überzeugung ganz irrtümlich, die erstere in gewissem Sinne zulässig. Die vergleichende Ontogenie der Siphonophoren scheint mir mit Bestimmtheit darzuthun, daß der Luftsack eine apicale Gasdrüse des Exoderms ist, welche bei der *Disconula* der Disconanthen im Scheitel des Schirmes selbst central sich in die Schirmgallerte einsenkt, bei der *Siphonula* der Siphonanthen hingegen excentrisch neben dem Scheitel. Sie entsteht also bei ersteren an derselben Stelle, mit welcher viele Medusen (z. B. *Aglaura*) sich saugnapffählich ansaugen können. Erst nachträglich dehnt sich diese apicale Luftdrüse so gewaltig aus, daß sie den größten Teil des ursprünglichen Larvenschirmes einnimmt, so daß man in gewissem Sinne von einer „Umstülpung“ sprechen kann. Jedenfalls ist der „Luftsack“ ursprünglich ein Teil vom Exodermepithel der *Exumbrella*, nicht der *Subumbrella*. Die ganze Pneumatophore ist nicht eine sekundäre Medusenperson, sondern der Schirm der primären Medusenlarve.

Die vielkammerige Pneumatophore der *Disconanthen* kann nur in ihrer ersten Anlage mit der einkammerigen Pneuma-

tophore der *Siphonanthem* verglichen werden. Auch hier ist sie anfangs weiter nichts als eine apicale Gasdrüse, welche nur einen kleinen Bezirk im Scheitel der primären Larven-Umbrella einnimmt. Bald umgiebt sich diese einfache Centralkammer aber mit einem Gürtel von acht Radialkammern, und weiterhin werden um diese viele concentrische Kammerringe angelegt. So entsteht die charakteristische octoradiale, concentrisch gekammerte Luftscheibe der *Porpitiden*, von welcher die amphithecate Pneumatophore der *Velelliden* nur eine sekundäre Modifikation darstellt. Bisweilen ist ihr Rand in 8—16 radiale Lappen gespalten. An der oberen Fläche mündet dieselbe durch zahlreiche Stigmata, von denen das centrale allein dem einfachen Apical-Stigma der Pneumatophoriden verglichen werden kann. Von der unteren Fläche gehen zahlreiche gegliederte Luftröhren oder Tracheen ab, welche sich in der sogenannten „Leber“ oder dem „drüsigen Centralorgan“ ausbreiten. Ich betrachte nur das entodermale Kanalnetz dieses voluminösen „Centralorgans“ als „Leber“ (und vielleicht „Niere“), hingegen das compacte exodermale Parenchym als eine mächtige Gasdrüse. Die unteren Enden der Tracheen sind nicht blind geschlossen, wie allgemein angenommen wird, sondern offen, und nehmen das abgesonderte Gas auf; ihre terminalen Mündungen entsprechen der „Trichterpforte der Luftflasche“ bei den Siphonanthem. Dagegen dienen die Stigmen der oberen Fläche (oder der Exumbrella) bei den Disconanthem nicht zur Aufnahme der atmosphärischen Luft von außen (wie allgemein angegeben wird), sondern nur zum Austritt des abgesonderten Gases (entsprechend dem Apical-Porus der Cystonecten).

Aurophore oder Luftglocke.

Durch den Besitz eines eigentümlichen, zum Nectosoma gehörigen Organs, das allen übrigen Siphonophoren fehlt, und das ich *Aurophora* nenne, zeichnet sich die neue, Tiefsee-bewohnende Familie der *Rhodalliden* aus; da sie auch in anderen Beziehungen sehr eigentümlich organisirt ist, kann man sie als Vertreter einer besonderen Ordnung, der *Auronecten*, ansehen. Die Aurophore ist eine voluminöse Gasdrüse, welche aus einer medusiformen Schwimglocke sich entwickelt hat; sie liegt unterhalb der großen Pneumatophore, in der dorsalen Mittellinie des Stammes, gegenüber der ventralen Knospenreihe. Die Schirmhöhle der Schwim-

glocke ist in einen engen muskulösen Luftgang (*Auroductus*) umgewandelt, dessen innere Öffnung in die Basis der Pneumatophore, die äußere nach außen mündet. Die Radialkanäle der metamorphen Nectophore sind in ein complicirtes Radialsystem von weiten Drüsenkammern umgewandelt.

Siphosoma oder Nährkörper.

Der Nährkörper zeigt in den verschiedenen Gruppen der Siphonophoren-Classe viel mannigfaltigere und bedeutendere Unterschiede in Gestalt und Zusammensetzung als der Schwimmkörper. Unstreitig der wichtigste Unterschied liegt zunächst darin, daß bei den Monosiphonien (oder den *monogastrischen Siphonophoren*) der Archisiphon oder Protosiphon (das primäre Magenrohr der Medusenlarve) allein als Organ der Nahrungsaufnahme und Verdauung bestehen bleibt, während bei den Polysiphonien (oder den *polygastrischen Siphonophoren*) daneben sich „sekundäre Saugröhren“ oder Metasiphonen durch Knospung entwickeln, jede mit Magenöhle und Mundöffnung versehen. Bei den Polysiphonien bleibt die primäre Mundöffnung der Medusenlarve nur selten bestehen, bei sämtlichen *Disconanthen* und bei *Stephalia*, *Arethusa* (vielleicht auch *Physalia*) unter den *Siphonanthen*. Bei den meisten (vielleicht bei allen übrigen) polygastrischen Siphonanthen schließt sich die primäre Mundöffnung des Protosiphon, welcher nur noch als Stamm (*Truncus* oder *Coenosoma* des Stockes) bestehen bleibt.

Die polymorphen Anhänge, welche als laterale Äste aus dem Stamm des Siphosoma hervorsprossen, sind teils medusoid (*Bracteen*, *Gonophoren*), teils polypoid (*Siphonen*, *Palponen*, *Cystonen*, *Gonostyle*). Die Polyorgan-Theorie faßt die ersteren als multiplicirte Umbrellen einer Meduse oder als sekundäre Vicarien von solchen auf, die letzteren als wiederholte Manubrien oder Vicarien von solchen. Die Polyperson-Theorie anderseits erblickt in jeder einzelnen Bractee eine Medusenperson, welche alle Organe bis auf die Umbrella verloren hat; in jedem einzelnen Siphon und Palpon eine selbständige Hydropolypenperson. Unsere Medusom-Theorie hingegen faßt auch diese polymorphen Anhänge teils als dislocirte Organe von Medusomen auf, teils als multiplicirte Ersatzorgane oder Vicarien von solchen.

Siphonen oder Saugröhren.

(*Polypiten, Magenröhren, Magenschläuche, Nährpolypen, Fresspolypen, Hydranthen, Gastrozooide.*)

Die Siphonen, welche der Klasse den Namen „Siphonophoren“ gegeben haben, sind die wichtigsten, niemals fehlenden Anhänge ihres Organismus. In physiologischem Sinne werden sie allgemein und mit Recht als die Organe der Nahrungsaufnahme und Verdauung angesehen, in morphologischem Sinne bald einem ganzen Polypen, bald dem homologen Magenrohr oder Manubrium einer Meduse verglichen. Wie bei diesen besitzt jeder Siphon oder jedes „Saugrohr“ am Distalende des schlauchförmigen Körpers eine Mundöffnung, am Proximalende eine Stammöffnung, durch welche seine einfache Höhlung sich in die Schirmhöhle oder die Stammhöhle öffnet. Durch eine oder zwei (oft auch drei) Ringstrikturen zerfällt der einfache Hohlraum des Siphon in zwei, drei oder vier Kammern. Wenn vier Abschnitte deutlich zu unterscheiden sind, so ist der erste (proximale) ein dünner Stiel (*Pedunculus siphonalis*), meist zugleich die Ansatzbasis des Tentakels; der zweite ein dickwandiger, mit Massen von Nesselzellen ausgerüsteter Vormagen (*Basigaster*); der dritte, der eigentliche Magen (*Stomachus*), meistens mit „Leberstreifen“, seltener mit drüsigen Zotten ausgekleidet; der vierte endlich ein äußerst kontraktiler Rüssel (*Proboscis*). Der Magen geht meistens ohne scharfe Grenze in den Rüssel über, wogegen er vom Basigaster gewöhnlich scharf abgegrenzt ist (oft durch eine „Pylorusklappe“). Der Stiel des Vormagens ist oft rückgebildet oder nicht deutlich abgesetzt; gewöhnlich entspringt an ihm der Tentakel. Je nachdem der entwickelte Siphonophoren-Cormus nur einen einzigen oder mehrere Siphonen trägt, unterscheiden wir Monosiphonien und Polysiphonien.

Monosiphonien oder monogastrische Siphonophoren.

Von großer Bedeutung für das richtige Verständniss der Siphonen ist die Thatsache, daß bei allen Siphonophoren die primäre medusiforme Larve (*Disconula* oder *Siphonula*) nur einen einzigen Siphon trägt, und daß dieser bei einem Teile der Klasse bestehen bleibt (*Monogastricae*), während er bei einem anderen Teile sich in den Stamm verwandelt und physiologisch durch mehrere se-

kundäre Siphonen (laterale Aste desselben) ersetzt wird (*Polygastricae*). Bisher waren als monogastrische Siphonophoren nur die Eudoxien unter den Calycephoren bekannt; unter den neuen Tiefsee-Siphonophoren des „Challenger“, welche ich demnächst im „Report“ beschreiben werde, befinden sich jedoch auch interessante monogastrische Formen aus drei anderen Ordnungen (Discaliden, Athoriden, Cystaliden). Da in beiden Legionen der Klasse die Monosiphonien große Ähnlichkeit mit den bekannten Larvenformen von Polysiphonien zeigen, könnte man sie auch als „geschlechtsreif gewordene Larven“ ansehen. Richtiger ist in phylogenetischem Sinne die umgekehrte Deutung: Jene Larven der Polysiphonien wiederholen nach dem biogenetischen Grundgesetze die Bildung ihrer Monosiphonien-Stammformen. Hinsichtlich der Magenstellung zeigen die Monosiphonien in beiden Legionen sehr wichtige Verschiedenheiten, welche sich durch ihre diphyletische Abstammung erklären. Bei den Discaliden oder den monogastrischen Discanthen steht der primäre Siphon central im Mittelpunkte einer regulären octoradialen Umbrella, bei den monogastrischen Siphonanthen hingegen mehr oder weniger excentrisch an der Basis einer bilateralen Umbrella.

Polysiphonien oder polygastrische Siphonophoren.

Bei der großen Mehrzahl der Klasse finden sich im entwickelten Zustande mehrere Saugröhren oder Polypiten als Organe der Nahrungsaufnahme und Verdauung. Dieselben entstehen bei den *Disconanthen* durch Knospung aus der primären *Subumbrella*, hingegen bei den *Siphonanthen* durch Knospung aus der ventralen Mittellinie des primären *Siphon*, der sich in den Stamm verwandelt. Bei den ersteren umgeben diese „Metasiphonen“ den primären Archisiphon kranzförmig, während sie bei den letzteren entweder einseitig in einer Linie oder allseitig (in einer Spirale) an dem Protosiphon verteilt sind. Im einfachsten und ursprünglichen Falle, wie er bei den polygastrischen Calyconecten und bei vielen Physonecten vorliegt, folgen sich die Metasiphonen in regelmäßiger metamerer Reihe an dem segmentirten Stamme, durch weite Internodien getrennt. Jeder einzelne Siphon ist (bei den Eudoxien und den entsprechenden einfachsten Prodoxien der Physonecten) mit einem Deckstück verbunden; beide zusammen bilden ein Medusoma, dessen Umbrella durch diese Bractee, dessen Manubrium

durch jenen Siphon repräsentirt wird. Bei den meisten Physonecten entwickeln sich aber bald zahlreiche Deckstücke, welche als bloße Multiplicationen der primären Bractee, mithin nur als untergeordnete Organe zu betrachten sind. Sobald jedoch aus der Basis eines solchen Medusoms Gonophoren hervorsprossen — also Anhänge vom morphologischen Werte einer Medusenperson — so erhält eine solche „Personengruppe“ den morphologischen Wert eines *Cormidium*. Bei vielen Polysiphonien löst sich die metamere Ordnung der Cormidien später auf, und dann läßt sich die Zugehörigkeit der zerstreuten Siphonen zu den dissoluten Medusomen oft nicht mehr bestimmen.

Palponen oder Taster.

(*Fühler, Arme, Flüssigkeitsbehälter, Hydrocystae, Dactylozooiden.*)

Bei der großen Mehrzahl der Siphonophoren finden sich am Siphosoma, zwischen den Siphonen zerstreut, oder gruppenweise mit denselben verbunden, die Taster oder Fühler. Dieselben sind stets einfache, dünnwandige, sehr kontraktile Schläuche, deren Proximalteil mit der Stammhöhle communicirt, während das distale Ende geschlossen ist. Morphologisch sind die Taster als mundlose Manubrien, oder als Magenschläuche von Medusomen zu deuten, deren Umbrellen sich in Deckstücke verwandelt haben oder ganz zurückgebildet sind. Von den Cystonen unterscheiden sich die Palponen durch den Mangel einer distalen Öffnung, von den Siphonen nicht allein hierdurch, sondern auch durch den Mangel der drüsigen Zotten und Leberstreifen in der Magenegend. Ihre physiologische Funktion scheint vorzugsweise (wenn auch nicht ausschließlich) Sinnesthätigkeit zu sein. Wahrscheinlich fungirt ihre empfindliche Spitze allgemein als Tastorgan, bisweilen zugleich als Auge; bei einer (neuen) *Athorybia* beobachtete ich eine Linse in diesem Ocellus (einem sichelförmigen Pigmentfleck an der Oberseite der Tasterspitze). Bei einigen Agalmiden scheinen die Tasterspitzen als Otocysten zu fungiren, indem sie sich durch einen starken Sphincter von der weiten Tasterhöhle abschnüren und eine kugelige Endblase bilden, in welcher ein krystallinischer Otolith durch Flimmerepithel in rotirender Bewegung erhalten wird. Palponen finden sich allgemein verbreitet bei den Physonecten und Physaliden; sie fehlen den Aurnecten, Calyconecten und Disconecten. Nicht selten

sind die Palponen mit Tentakeln verwechselt worden (so z. B. öfter von CLAUS, selbst bei *Physophora*).

Cystonen oder Afterblasen.

Unter dieser Bezeichnung trenne ich von den übrigen poly-poiden Organen der Siphonophoren blasenförmige Schläuche ab, welche bisher allgemein mit den Palponen verwechselt wurden. Allerdings sind sie diesen sehr ähnlich, unterscheiden sich aber sehr wesentlich durch den Besitz einer terminalen Öffnung. Durch diese Öffnung, welche die Tiere willkürlich öffnen und schließen können, werden Flüssigkeit und Excrete aus dem Kanalsystem entleert, vielleicht auch Wasser aufgenommen; sie ist daher als After zu betrachten. Häufig ist der Distalteil der Cystonen pigmentirt und mit besonderen Drüsenzellen ausgestattet; auch enthalten sie bisweilen geformte krystallinische Excrete. Offenbar stehen daher diese Afterblasen sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung näher den Siphonen als den Palponen; sie unterscheiden sich aber von den ersteren durch die einfache Wandstruktur. Ich finde diese Gebilde sehr verbreitet unter den *Physonecten*; dagegen scheinen sie den übrigen Ordnungen ganz zu fehlen.

Tentakeln oder Fangfäden.

(*Senkfäden, Nesselfäden, Filamente, Nematozoide.*)

Tentakeln sind bei allen Siphonophoren vorhanden, und sowohl als Fangapparate, wie als Angriffs- und Schutzwaffen unentbehrlich. Die neueren Angaben, wonach sie einigen Arten fehlen sollen, sind sicher dadurch zu erklären, daß die zarten Fäden beim Fange an der Basis abgerissen sind (was sehr leicht geschieht). Die Polyperson-Theorie deutet die Tentakeln als selbständige polypoide Personen. Ich stimme hingegen der Polyorgan-Theorie bei, welche sie für Organe der Siphonen erklärt. Nach meiner Ansicht verhalten sich jedoch die Tentakeln in beiden Legionen der Klasse völlig verschieden. Bei den *Disconanthen* (oder *Porpitarien*) bleibt der primäre Tentakelkranz am Schirm-rande der Medusen-Larve (*Disconula* = *Archimeda*) erhalten; es sind mindestens acht vorhanden; gewöhnlich wird ihre Zahl später

sehr vermehrt; sie haben keine individuellen Beziehungen zu den einzelnen Siphonen, welche in großer Zahl aus der Subumbrella hervorsprossen. Ganz anders verhalten sich von Anfang an sämtliche übrigen Siphonophoren, die Siphonanthen. Schon ihre primäre Medusen-Larve (*Siphonula* = *Protomeda*) besitzt constant nur einen einzigen Tentakel, und dieser ist excentrisch an der Basis des primären Siphon angeheftet. Die phylogenetische Ursache dieser eigentümlichen Lage ist in der bilateralen Umbildung zu suchen, welche die älteren vierstrahligen Medusen-Ahnen dieser Legion (*Codoniden*) durch die Rückbildung von drei Randtentakeln erlitten haben (*Euphysiden*); nur ein einziger Tentakel blieb erhalten und wurde um so stärker ausgebildet; er wanderte in Folge der ventralen Spaltung der Umbrella an deren Unterseite bis zur Basis des Siphon. Eine ähnliche *centripetale Wanderung* der Tentakeln kommt auch bei Medusen vor, bald auf der oberen, bald auf der unteren Fläche des Schirms. — Die Thatsache, daß jeder einzelne Siphon der polygastrischen Siphonanthen an seiner Basis ebenfalls nur einen einzigen Tentakel trägt, ist einfach als die Folge einer metameren Wiederholung jenes primären Verhältnisses anzusehen (Vererbung).

Nur bei wenigen Siphonophoren bleiben die Tentakeln einfache Fangfäden. Bei der großen Mehrzahl wächst aus denselben eine Reihe von Seitenzweigen hervor (Beifäden, accessorische Tentakeln, Nebenfäden oder *Tentillen*) — ähnlich wie bei den Cladonemiden (*Pteronema*, *Gemmaria*). Die terminale Bewaffnung derselben mit mannigfach gestalteten „Nesselknöpfen“ ist oft sehr charakteristisch für einzelne Gattungen und Arten. Manche Vertreter der Polyperson-Theorie betrachten selbst jedes dieser Nebenorgane als selbständiges Individuum, als autonome Person, und CLAUS findet sogar, daß die mantelartige Umhüllung (*Involucrum*), welche bei vielen Physonecten jeden einzelnen Nesselknopf umgiebt, „morphologisch offenbar dem Schirm der Meduse entspricht“ (1878). Nach meiner Ansicht sind alle diese Anhänge, mag ihre Structur noch so verwickelt sein, nur untergeordnete Organe zweiten Ranges.

Palpakeln oder Tastfäden.

Unter diesem Begriffe verstehe ich ausschliesslich die langen, äußerst kontraktile, hohlen, einfachen Fäden, welche bei der

Mehrzahl der Physonecten an der Basis der Palponen angebracht sind; sie verhalten sich morphologisch und genetisch zu den letzteren ganz ebenso, wie die *Tentakeln* zu den *Siphonen*. Während die Tentakeln vorzugsweise als Fangorgane und Waffen von Bedeutung sind, fungiren dagegen die Palpakeln als feine, weit verstretchbare Tastorgane; sie unterstützen die Sinnesfunktion der Palponen. Jeder Palpon trägt immer nur einen einzigen Palpapel, und dieser ist stets einfach, niemals verästelt. Während die Anhänger der Polyperson-Theorie in jedem Palpapel ein selbständiges „*Individuum*“, d. h. eine sensible Person erblicken, muß ich dagegen der Polyorgan-Theorie beistimmen, welche denselben nur für ein Organ des Palpon erklärt.

Bracteen oder Deckstücke.

(*Hydrophyllia*, *Protecta*, *Deckblätter*, *Deckschuppen*, *Phyllozootide*.)

Die polymorphen Organe, welche gewöhnlich als „Deckstücke“ aufgeführt werden, fehlen in den drei Ordnungen der *Disconecten*, *Cystonecten* und *Auronecten* vollständig, bei den ersteren ursprünglich, bei den letzteren beiden wahrscheinlich infolge von Rückbildung. Die beiden übrigen Ordnungen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Deckstücke sehr wesentlich dadurch, daß dieselben bei den *Calyconecten* an jedem Medusom in Einzahl auftreten, bei den *Physonecten* hingegen in Mehrzahl. Nur die primäre Larve der letzteren (Siphonula) bildet häufig ein einziges „primäres Deckstück“ (*Protobractea*), und dieses ist dann dem einzigen Deckstück der ersteren (*Eudoxia*) zu vergleichen, bezüglich der Umbrella der ursprünglichen Stammform (*Protomeda*).

Die physiologische Bedeutung der Bracteen liegt ausschließlich in ihren protectiven Function; sie sind Schilder oder Schirmorgane, unter deren Schutze sich die übrigen Personen des Stockes verbergen. Was ihre morphologische Deutung betrifft, so faßt die Polyperson-Theorie die Deckstücke als rückgebildete medusoide Personen auf, welche das Manubrium und die Tentakeln verloren, um so mehr aber den Gallertschirm ausgebildet haben; die Polyorgan-Theorie hingegen erblickt in ihnen multiplicirte Umbrellen. Nach unserer Medusom-Theorie muß man zunächst zwischen den primären und sekundären Deckstücken unterscheiden. Die Protobracteen oder die *primären Deckstücke*, welche

in Einzahl bei den Larven der Physoneecten und bei den Eudoxomen der Calyconecten sich finden, sind als die Umbrella einer primären Medusen-Person aufzufassen. Die *Metabracteen* hingegen oder die *sekundären Deckstücke*, welche gewöhnlich in sehr großer Zahl den Stamm der Physoneecten bedecken, können verschiedene Bedeutung haben; sie können entstanden sein als:

- 1) Dislocirte Umbrellen von sekundären Medusomen;
- 2) Vicarien oder multiplicirte Ersatzdeckstücke von solchen;
- 3) Spaltstücke von getheilten (z. B. vierteiligen) Umbrellen.

Der direkte Übergang von Nectophoren in Bracteen ist bei den Athoriden und Anthophysiden zu beobachten. Bei *Athoria* und *Rhodophysa* finde ich im Distalende jeder Bractee eine kleine rudimentäre Schwimmhöhle, bisweilen mit vier Nesselköpfen.

Gonostyle oder Geschlechtsstiele.

(*Blastostyle*, *Gonoblastidien*, *Gonodendren*, *Klinozooide*.)

Die Gonophoren oder die medusiformen „Geschlechts-Personen“ der Siphonophoren entwickeln sich bisweilen direkt am Stamme, d. h. als Knospen aus der Magenwand des primären Siphon; so bei manchen monogastrischen Siphonophoren und bei einzelnen polygastrischen (z. B. bei Agalmiden mit dissoluten Cormidien). Viel häufiger wachsen die Knospen aus der Magenwand von sekundären polypoiden Personen hervor, welche wir *Gonostyle* oder *Blastostyle* (ALLMANN) nennen wollen. Gewöhnlich sind diese Schläuche mundlos und werden als „Taster“ bezeichnet, besser als *Sexual-Palponen*; bisweilen (bei den Porpitiden und Velelliden) besitzen sie einen terminale Mundöffnung und können dann *Sexual-Siphonen* genannt werden. Gewöhnlich verästeln sich diese Schläuche sehr stark baumförmig, so daß die zahlreichen daran sitzenden Gonophoren große Trauben bilden (Geschlechtsbäumchen, *Gonodendra*). In physiologischer Beziehung unterscheiden sich die *Gonostyle* sowohl von den *Palponen* als von den *Siphonen* sehr wesentlich dadurch, daß ihre einzige Funktion in der Produktion von Gonophoren besteht. In morphologischer Hinsicht kann man sie als sterile Polypen-Personen auffassen, welche sich zu ihren Gonophoren-Knospen ähnlich verhalten, wie ein *Hydropolypenstock* zu seinen *Medusenknospen* (Polyperson-Theorie) — dann würde die Generationsfolge (*Strophogenesis*) an die Stelle des ursprüng-

lichen Generationswechsels (*Metagenesis*) getreten sein. Nach der Polyorgan-Theorie hingegen ist jeder Gonostyl nur als ein Organ zu betrachten, entsprechend einem Medusen-Manubrium, aus welchem Medusen-Personen der nächsten Generation durch Knospung entstehen.

Gonophoren oder Geschlechts-Personen.

(*Reproductoren, Sexual-Medusoide, Gonozooide.*)

Unter allen Teilen des Siphonophoren-Organismus sind die Gonophoren immer diejenigen, welche am unzweideutigsten die ursprüngliche Natur der Medusen-Person bewahrt haben; stets finden sich daran beide Hauptorgane vor, die *Umbrella* und das *Manubrium*; in der Wand des letzteren entstehen die Geschlechtsproducte. Aber nur bei den Disconecten (und vielleicht bei einem Teile der Cystonecten) scheint die Mundöffnung des Manubrium zum Durchbruche zu gelangen; bei den übrigen bleibt dasselbe geschlossen. Die Geschlechtsprodukte entstehen bei beiden Geschlechtern der *Siphonanthren* in der ganzen Peripherie des Manubrium (wie bei den *Codoniden*) — und zwar aus dessen Exoderm. An der Umbrella der Gonophoren bleibt fast immer das Velum und der Ringkanal des Schirmrandes wohl erhalten, ebenso die vier Radialkanäle der Subumbrella. Nur selten werden diese Teile mehr oder weniger rudimentär, so daß die Medusenform in die rückgebildete Gestalt des medusoiden „Sporosackes“ übergeht. Die Tentakeln am Schirmrande der Gonophoren sind gewöhnlich verschwunden, bisweilen aber noch als vier Rudimente erkennbar (bei einigen Calyconeecten). Bei den *Disconanthren*, deren freie Sexual-Medusen in geschlechtsreifem Zustande noch nicht bekannt sind, dürften dieselben vielleicht acht getrennte Gonaden aus ihrer Subumbrella hervorsprossen lassen.

Über die Verteilung der beiderlei Gonophoren am Cormus ist zu bemerken, daß die meisten Siphonophoren monöcisch sind. Diöcisch sind einige Calyconeecten (*Mitrophyes*, *Diphyes*) und Physonecten (*Apolemia*, *Athoralia*). Unter den monöcischen Cormen finden sich beiderlei Personen bald in getrennten Cormidien (diklinisch), bald gemischt in jedem einzelnen Cormidium (monoklinisch). Dagegen sind hermaphroditische Personen (d. h. Gonophoren, welche Sperma und Eier bilden) in dieser Klasse nicht bekannt. Die männlichen Personen heißen Androphoren, die weiblichen Gynophoren.

Systematische Synopsis der Familien und Genera der Siphonophoren.

(Die mit einem * bezeichneten Formen sind neu.)

Erste Legion (oder Subclasse) der Siphonophoren:

Disconanthae, Hkl.

Siphonophoren mit einem scheibenförmigen Stamm, welcher eine vielkammerige, ursprünglich octoradiale Pneumatophore einschließt und ursprünglich aus einem Medusen-Schirm entstanden ist. Aus der Unterfläche des letzteren (Subumbrella) sprossen in concentrischen Ringen die stockbildenden Personen hervor, welche den axialen Central-Siphon umgeben: entweder secundäre Siphonen oder Palponen, aus deren Wand die medusenförmigen Gonophoren knospen. Der Scheibenrand trägt einen Kranz von zahlreichen (ursprünglich acht) Tentakeln, welche keine Beziehung zu den einzelnen Siphonen besitzen. Schwimmglocken und Bracteen kommen niemals vor. Die primäre Larve, welche aus dem befruchteten Ei entsteht, ist eine reguläre Meduse von octoradialen Bau (*Disconula*); an ihrem Schirmrande steht ein Kranz von acht Tentakeln. Die Stammformen der Disconanthen (*Archimeda*) sind wahrscheinlich octoradiale und octonemale Trachomedusen aus der Familie der Trachynemiden (*Pectylliden*).

Erste Ordnung: Disconectae, Hkl.

(Synonym: *Chondrophorae*, Cham., *Veilellidae*, Esch., *Porpitae*, Goldf., *Cirrhiigradae*, Blainv., *Porpitariae*, Hkl.)

Einzige Ordnung der Disconanthen; daher die Charaktere dieser Legion.

1. Familie: *Discalidae**, Hkl. (fam. nova).

Monogastrische Disconecten mit kreisrunder, glockenförmiger Pneumatophore; Schirm von regulär-octoradialer Grundform, ohne verticalen Kamm. Die Gonostyle, welche aus der Subumbrella hervorsprossen und den centralen primären Siphon umgeben, sind Palponen ohne Mundöffnung. Marginale Tentakeln einfach, mit endständigen Nesselknöpfen. (Tiefsee-Bewohner.)

1. Genus: *Discalia**, Hkl. Schirm gewölbt, glockenförmig, fast kugelig. Pneumatophore mit einem Kranze von 8 Radialkammern

um die Centalkammer, ohne concentrische Ringkammern. Tentakeln 8 oder 16. *D. primordialis** Hkl. (Tr. Pac.). *D. medusina**, Hkl. (S. Pac.).

2. Genus: *Disconalia**, Hkl. Schirm flach, linsenförmig, Pneumatophore mit einem Kranze von 8 Radialkammern und mehreren concentrischen Ringkammern, sowie 16 Randlappen. Tentakeln zahlreich. *D. pectyllis** Hkl. (Ind.). *D. gastroblasta** Hkl. (Pac.).

2. Familie: Porpitidae, Brdt.

Polygastrische Disconecten mit kreisrunder, scheibenförmiger oder kappenförmiger, concentrisch gekammerter Pneumatophore; Schirm von regulär-octoradialer Grundform, ohne verticalen Kamm. Die Gonostyle, welche aus der Subumbrella hervorsprossen und den centralen primären Siphon umgeben, sind secundäre Siphonen mit Mundöffnung. Marginale Tentakeln mit drei Reihen von sitzenden oder gestielten Nesselknöpfen.

3. Genus: *Porpalia**, Hkl. Schirm gewölbt, linsenförmig oder fast kugelig. Tentakeln am Schirmrande in 8 Büscheln, indem die 8 primären weit vortreten. Luftkappe gelappt. *P. globosa* Esch. (Tr. Atl.), *P. prunella**, Hkl. (Tr. Pac.).

4. Genus: *Porpema**, Hkl. Schirm gewölbt, linsenförmig oder fast kugelig. Tentakeln sehr zahlreich, in mehreren Kreisen übereinander; die 8 primären Tentakeln nicht vortretend. Luftkappe gelappt. *P. lenticula**, Hkl. (Ind.). *P. medusa** Hkl. (S. Atl.).

5. Genus: *Porpitella**, Hkl. Schirm flach, scheibenförmig. Tentakeln am Schirmrande in 8 oder 16 Büscheln, indem die 8 primären (und 8 secundären) weit vortreten. Luftscheibe ganzrandig. *P. caerulea*, Esch. (Tr. Pac.). *P. radiata*, Bdt. (Tr. Pac.).

6. Genus: *Porpita*, Lam. Schirm flach, scheibenförmig. Tentakeln sehr zahlreich, in mehrerer Kreisen übereinander; die 8 primären Tentakeln nicht vortretend. Luftscheibe ganzrandig. *P. mediterranea*, Esch. (Med.). *P. linmaeana*, Less. (N. Atl.). *P. umbella*, Esch. (Tr. Atl.). *P. gigantea*, Péron (Ind.).

3. Familie: Velellidae, Esch. (s. restr.).

Polygastrische Disconecten mit elliptischer oder amphithecater (parallelogrammer), concentrisch gekammerter Pneumatophore. Schirm flach scheibenförmig, von elliptischer oder amphithecater Grundform; Exumbrella mit einem verticalen Kamm (meistens in einer Diagonal-Ebene). Gonostyle mit Mundöffnung, wie bei den Porpitiden. Marginale Tentakeln einfach, ohne Nesselknöpfe.

7. Genus: *Rataria*, Esch. Schirm elliptisch. Verticaler Kamm in der größeren Ellipsen-Axe, ohne Skelet-Blatt der Pneumatophore. Tentakel-Kranz einfach. *R. cordata*, Esch. (N. Atl.). *R. mitrata*, Esch. (Tr. Atl.). *R. cristata** Hkl. (S. Atl.).

8. Genus: *Veleva*, Lam. Schirm meist elliptisch. Verticaler Kamm in einer diagonalen Axe der Pneumatophore, durch ein verticales Chitin-Blatt derselben gestützt. Tentakel-Kranz einfach. *V. spirans*, Forsk. (Med.), *V. caurina*, Esch. (N. Atl.). *V. scaphidia*, Per. (S. Atl.). *V. patellaris*, Mert. (Pac.).

9. Genus: *Velaria**, Hkl. Schirm meist viereckig (parallelogramm), mit abgerundeten Ecken. Verticaler Kamm wie bei *Veleva*; aber Tentakel-Kranz mehrfach. *V. mutica* Lmk. (N. Atl.). *V. oblonga*, Cham. (Pac.). *V. indica*, Esch. (Ind.).

Zweite Legion (oder Subklasse) der Siphonophoren:

Siphonanthae, Hkl.

Siphonophoren mit einem röhrenförmigen Stamm, welcher an seinem Apical-Pole eine einfache (in einer Ordnung fehlende, niemals vielkammerige) Pneumatophore trägt und ursprünglich aus einem Medusen-Manubrium entstanden ist. Aus der ventralen Mittellinie des letzteren sprossen in einer (geraden oder spiral gewundenen) Reihe die stockbildenden Personen hervor, welche durch Arbeitstheilung sehr verschiedene Formen annehmen. Jeder Siphon trägt an seiner Basis einen einzigen Tentakel. Die primäre Larve, welche aus dem befruchteten Ei entsteht, ist eine bilaterale Meduse (*Siphonula*), mit einer ventralen Schirmspalte; oft ist ihr Schirm stark rückgebildet und modificirt; an der Basis ihres Manubrium (des primären Siphon) steht ein einziger Tentakel. Die Stammformen der Siphonanthen (*Protomeda*) sind wahrscheinlich bilaterale und mononemale Anthomedusen aus der Familie der Codoniden (Euphysiden).

Zweite Ordnung: **Calyconeetae**, Hkl.

(Synonym: *Calyceporidae* Leuck., *Diphyidae* Esch., *Diphyae* Cuv., *Abylariae* Hkl.)

Siphonanthen ohne Pneumatophore und ohne Palponen, mit einer oder mehreren Schwimmglocken am Apical-Pole des langgestreckten polygastrischen Stammes; die monogastrischen Formen

mit einem Deckstück. (Viele Arten der Calyconecten unterliegen einem regelmäßigen Generationswechsel, indem die Cormidien, welche an dem langgestreckten polygastrischen Cormus sich metamer wiederholen, sich ablösen und erst als freie „Eudoxien“ geschlechtsreif werden. Aus dem Ei der letzteren entwickelt sich eine Siphonula mit primärer heteromorpher Schwimmglocke. Beide Generationen, die monogastrische und polygastrische, müssen aus praktischen Gründen im System ebenso getrennt und neben einander classificirt werden, wie die Hydromedusen und ihre Hydropolypen-Ammen.)

4. Familie: **Eudoxidae**, Hkl.

Monogastrische Calyconecten, welche ursprünglich aus zwei Medusomen zusammengesetzt sind, einer sterilen Person (Siphon nebst Tentakel und Deckstück) und einer fertilen Person (Gonophore). Später kann der dipersonale Cormus traubenförmig werden, indem accessorische Gonophoren zu der primären hinzutreten. Eine (sterile) „Special-Schwimmglocke“ kommt nicht zur Ausbildung.

4A. I. Subfamilie: **Diplophysidae**, Hkl.

Deckstücke mit abgerundeter Exumbrella, ohne Kanten, helmförmig oder kegelförmig.

10. Genus: *Diplophysa*, Ggbr. Deckstück halbkugelig oder fast kugelig, mit abgerundeter Exumbrella ohne Kanten und Scheitelspitze. Phyllocyst einfach, in der verticalen Hauptaxe (teilweise freie Eudoxien von *Monophyes*). *D. inermis*, Ggbr. (Med.). *D. truncata*, Will. (Med., Atl.). *D. Köllikeri*, Hxly. (Ind.).

11. Genus: *Eudoxon*, Hkl. Deckstück kappenförmig oder helmförmig, mit abgerundeter Exumbrella, ohne Scheitelspitze und Kanten. Phyllocyst einfach, ohne Apophyse. (Teilweise freie Eudoxien von *Praya*?) *E. didymon**, Hkl. (Tr. Atl.).

12. Genus: *Cucullus*, Less. Deckstück kegelförmig oder trichterförmig, ohne Kanten, mit abgerundeter Exumbrella und mit Scheitelspitze, sowie tiefer Ventral-Fissur. Phyllocyst einfach, ohne Apophyse. (Teilweise freie Eudoxien von *Diphyes*.) *C. campanula*, Leuck. (Med.). *C. elongatus*, Will (Med.). *C. Lessoni*, Esch. (Pac.).

4A. II. Subfamilie: **Aglaismidæ**, Hkl.

Deckstück mit kantiger Exumbrella, prismatisch oder polygonal (freie Eudoxien von *Abyliden*).

13. Genus: *Cuboides*, Quoy. Deckstück sechsseitig, würfelförmig. Von der Basis des senkrecht aufsteigenden Phyllocyst gehen zwei laterale Lappen ab. (Freie Eudoxien von *Cymba*). *C. crystallus*, Hkl. (N. Atl.). *C. nacella*, Hkl. (Ind.). *C. vitreus*, Quoy (Pac.).

14. Genus: *Amphirrhoa*, Lesr. Deckstück sechsseitig-prismatisch, suflörkastenförmig. Von der Spitze des senkrecht absteigenden Phyllocyst gehen fast rechtwinkelig zwei horizontale laterale Canäle divergirend ab. (Freie Eudoxien von *Abyla*.) *A. trigona* Hkl. (Med.). *A. carina** Hkl. (N. Atl.). *A. alata*, Hxly. (S. Pac.).

15. Genus: *Sphenoides*, Hxly. Deckstück vierseitig-prismatisch, unten keilförmig. Von der Basis des Phyllocyst steigt ein einziger unpaarer, spornförmiger Canal nach unten ab. (Freie Eudoxien von *Bassia*.) *S. australis*, Hxly. (S. Pac.). *S. perforata*, Hkl. (Tr. Atl.). *S. obeliscus**, Hkl. (N. Atl.). *S. tetragona**, Hkl. (Ind.).

16. Genus: *Aglaisma*, Esch. (s. m.). Deckstück fünfseitig-prismatisch. Von der Basis des Phyllocyst gehen vier Radial-Canäle ab, zwei paarige nach rechts und links, ein aufsteigender nach oben und ein absteigender nach unten. (Freie Eudoxien von *Calpe*.) *A. Eschscholtzii*, Hxly. (Med., Atl.). *A. elongata*, Hxly. (Pac.).

5. Familie: *Ersaeidae*,* Hkl.

Monogastrische Calyconecten, welche ursprünglich aus drei Medusomen zusammengesetzt sind: einer sterilen Person (Siphon nebst Tentakel und Deckstück), einer sterilen Special-Schwimmglocke (deren Manubrium durch Rückbildung ausgefallen ist) und einer fertilen Person (Gonophore). Später wird der tripersonale Cormus traubenförmig, indem accessorische Gonophoren zu der primären hinzutreten.

17. Genus: *Ersaea*, Esch. (s. m.). Deckstück konisch, trichterförmig oder kapuzenförmig, oben mit Spitze. (Zum Teil freie Eudoxien von *Diphyopsis*?) *E. Gaimardi*, Esch. (Med.). *E. compressa**, Hkl. (N. Atl.). *E. Bojani*, Esch. (Pac.).

6. Familie: *Monophyidae*, Claus.

(= *Sphaeronectidae*, Huxley.)

Polygastrische Calyconecten mit einer einzigen definitiven Schwimmglocke an der Spitze des Stammes.

6A. I. Subfamilie: *Sphaeronectidae*, Hxly. (s. r.).

Schwimmglocke mützenförmig, abgerundet, ohne Kanten.

18. Genus: *Sphaeronectes*, Huxley (s. m.). Hydroecium der Haupt-Schwimmglocke eine offene Rinne an deren Ventral-Seite, von zwei lateralen Flügeln unvollständig geschlossen. *S. princeps**, Hkl. (Ind.). *S. hydrorrhoea**, Hkl. (T. Atl.).

19. Genus: *Monophyes*, Claus. Hydroecium ein geschlossener Canal oder eine trichterförmige Höhle an der Ventral-Seite der Haupt-Schwimmglocke. (Eudoxien frei als *Diplophysa*.) *M. gracilis*, Cls. (Med.). *M. irregularis*, Cls. (Med.). *M. Köllikeri*, Hkl. (= *Sphaeronectes Köllikeri*, Hxly.). (Ind.).

20. Genus: *Mitrophytes**, Hkl. Hydroecium fehlt. Der Stamm liegt frei zwischen der Exumbrella der definitiven Haupt-Schwimmglocke und einem mützenförmigen Deckstück, welches aus der rückgebildeten primären Schwimmglocke entstanden ist. *M. peltigera**, Hkl. (T. Atl.).

6B. II. Subfamilie: *Cymbonectidae*, Hkl.

Schwimmglocke pyramidal, mit vortretenden Kanten.

21. Genus: *Cymbonectes**, Hkl. Hydroecium der Hauptschwimmglocke unvollständig, eine offene Rinne an deren Ventral-Seite, von zwei lateralen Flügeln unvollständig gedeckt. *C. cymba**, Hkl. (Tr. Atl.). *C. mitra* Hkl. (= *Diphyes mitra*, Hxly.). (Ind.).

22. Genus: *Muggiaea*, Busch. Hydroecium der Hauptschwimmglocke ein geschlossener Canal oder eine trichterförmige Höhle an der Ventral-Seite (Flügel verwachsen). Eudoxien frei als *Eudoxon*. *M. Kochii*, Chun (Med.). *M. pyramidalis*, Busch (Atl.). *M. Chamissonis*, Hkl. (= *Diphyes Chamissonis*, Hxly.). (Pac.).

23. Genus: *Cymba*, Esch. (s. m.). Hydroecium eine trichterförmige Höhle. Deckstücke der Eudoxien würfelförmig, sechsseitig (*Cuboides*). *C. crystallus**, Hkl. (N. Atl.). *C. Vogtii* (= *Abyla Vogtii* Hxly.) (S. Pac.). *C. nacella*, Less. (Ind.).

7. Familie: *Diphyidae*, Esch. (s. restr.).

Polygastrische Calyconecten mit zwei Schwimmglocken.

7A. I. Subfamilie: *Prayidae*, Köll.

Schwimmglocken mit abgerundeter Exumbrella, ohne Kanten. (Deckstücke der Eudoxome helmförmig, ohne Kanten.)

24. Genus: *Praya*, Blainv. Beide Schwimmglocken fast von gleicher Größe, neben einander liegend. Eudoxome mit abgerun-

deter Exumbrella, ohne Kanten, ohne Special-Schwimmglocken. *P. maxima*, Ggbr. (Med.). *P. galea**, Hkl. (N. Atl.). *P. cymbiformis*, Leuck. (S. Atl.).

25. Genus: *Lilyopsis*, Chun. Beide Schwimmglocken wie bei *Praya*. Jedes Eudoxom mit einer Special-Schwimmglocke. *L. diphyes*, Vogt (Med.). *L. medusa*, Mtsch. (Med.). *L. rosea*, Chun (Med.). *L. catena**, Hkl. (Atl.).

7B. II. Subfamilie: *Epibulidae*, Hkl.

Schwimmglocken pyramidal, mit kantiger Exumbrella; die vordere ebenso groß oder größer als die hintere. (Deckstücke der Eudoxome trichterförmig oder conisch.)

26. Genus: *Epibulia*, Esch. (s. m.) (= *Galeolaria*, Blainv.) Kein Hydroecium. Stamm zwischen beiden Schwimmglocken freihängend. Eudoxome ohne Spezial-Schwimmglocke. *E. aurantiaca*, Vogt (Med.). *E. turgida*, Ggbr. (Med.). *E. truncata*, Sars (N. Atl.). *E. Sarsii*, Ggbr. (Arkt.) *E. stephanomia*, Mert. (Pac.). *E. biloba*, Sars (N. Atl.).

27. Genus: *Diphyes*, Cuv. Vordere Schwimmglocke mit einem Hydroecium, hintere mit einem (rinnenförmigen oder geschlossenen) Hydroecial-Canal, aus dessen Mündung der Stamm vortritt. Eudoxome ohne Special-Schwimmglocke. Eudoxien frei als *Cucullus*. *D. acuminata*, Leuck. (Med.). *D. subtilis*, Chun (Med.). *D. appendiculata*, Esch. (Pac.). *D. gracilis*, Ggbr. (= *D. elongata*, Hyndm.?) Atl.

28. Genus: *Diphyopsis**, Hkl. Schwimmglocken wie bei *Diphyes*. Jedes Eudoxom mit einer (sterilen) Special-Schwimmglocke. Eudoxien frei als *Ersaea*. *D. campanulifera*, Quoy (Med.). *D. compressa**, Hkl. (N. Atl.). *D. dispar*, Cham. (Pac.).

7C. III. Subfamilie: *Abylidae*, Ag.

Schwimmglocken pyramidal oder prismatisch, mit kantiger Exumbrella, die vordere viel kleiner als die hintere. (Deckstücke der Eudoxien polyhedrisch, mit Kanten.)

29. Genus: *Abyla*, Quoy (s. r.). Distale Schwimmglocke fast dreiseitig - prismatisch, mit drei Flügelkanten. Deckstück der Eudoxien mit zwei divergenten (fast horizontalen) lateralen Phyllocyst-Canälen (*Amphirrhoa*). *A. trigona*, Quoy (Med.). *A. carina**, Hkl. (Tr. Atl.). *A. Gegenbauri**, Hkl. (S. Pac.).

30. Genus: *Bassia*, Quoy (s. m.) Distale Schwimmglocke fast vierseitig - prismatisch, mit vier Flügel-Kanten. Deckstück der

Eudoxien mit einem unpaaren absteigenden Basal-Canal am Phyllocyst. (*Sphenoides*.) *B. quadrilatera*, Quoy (S. Pac.). *B. obeliscus**, Hkl. (N. Atl.). *B. perforata*, Hkl. (= *Abyla perforata*, Ggbr.) (Tr. Atl.). *B. tetragona**, Hkl. (Ind.).

31. Genus: *Calpe*, Quoy. Distale Schwimmglocke fast fünfseitig-prismatisch, mit fünf Flügelkanten. Deckstück der Eudoxien mit vier divergenten Canälen am Phyllocyst, zwei lateralen, einem aufsteigenden und einem absteigenden (*Aglaisma*). *C. pentagona*, Quoy (Med., Atl.). *C. Huxleyi**, Hkl. (Tr. Pac.).

8. Familie: **Desmophyidae***, Hkl.

Polygastrische Calyconecten mit drei bis sechs oder mehr Schwimmglocken, in ein zweizeiliges Nectosoma geordnet. Jedes Cormidium mit einem Deckstück. (Verbindende Zwischengruppe zwischen den *Diphyiden* und *Polyphyiden*, zwischen *Praya* und *Hippopodius*.)

32. Genus: *Desmophyes**, Hkl. Schwimmglocken abgerundet, ohne Kanten, wie bei *Praya*. Auch die Cormidien des Siphosoma ähnlich wie bei *Praya*, jedes mit einem abgerundeten helmförmigen Deckstück. *D. annectens**, Hkl. (Ind.). *D. imbricata**, Hkl. (S. Pac.).

9. Familie: **Polyphyidae**, Chun (= *Hippopodidae*, Köll.).

Polygastrische Calyconecten mit drei bis sechs oder mehr Schwimmglocken, in ein zweizeiliges Nectosoma geordnet. Cormidien ohne Deckstücke.

33. Genus: *Hippopodius*, Quoy. Schwimmglocken von der Form eines Pferdehufes, mit abgerundeter Exumbrella. Cormidien ordinat, durch freie Internodien getrennt (an der Basis jedes Siphon ein Paar Gonophoren). *H. gleba*, Leuck. (Med.). *H. squamatus**, Hkl. (S. Atl.). *H. cupola**, Hkl. (Pac.).

34. Genus: *Polyphyes**, Hkl. Schwimmglocken wie bei *Hippopodius*. Cormidien dissolut; Gonophoren zwischen den Siphonen in den Internodien. *P. luteus*, Köll. (Med.). *P. dissolutus**, Hkl. (S. Atl.).

35. Genus: *Vogtia*, Köll. Schwimmglocken pyramidal, mit fünfkantiger Exumbrella. Cormidien ordinat, wie bei *Hippopodius*. *V. pentacantha*, Köll. (Med.). *V. spinosa*, Kef. u. Ehl. (Tr. Atl.).

**Synopsis des Generationswechsels zwischen monogastrischen
und polygastrischen Calyconecten.**
(*Eudoxien* und *Calycophoren*-Stöcken.)

A. Familie der Monophyiden.

I. Gruppe:

Monogastrische Generation.

- Diplophysa inermis*, Ggbr.
Diplophysa truncata, Will.
Diplophysa Koellikeri, Hkl.

Eudoxon Eschscholtzii, Busch.
Eudoxon pyramidale, Will.

Eudoxon cordiforme, Hkl. (= *Cucubalus cordiformis*, Quoy.)

Cuboides crystallus, Hkl.
Cuboides nacella, Hkl.
Cuboides vitreus, Hxly.

II. Gruppe:

Polygastrische Generation.

- Monophyes gracilis*, Cls. (Med.).
Monophyes irregularis Cls. (Med.).
Monophyes Koellikeri, Hxly. (Ind.).

Muggiaea Kochii, Chun (Med.).
Muggiaea pyramidalis, Busch.
(Med., Atl.).
Muggiaea Chamissonis (= *Diphyes*, Hxly.). (Pac.).

Cymba crystallus Hkl. (N. Atl.).
Cymba nacella, Less. (Ind.).
Cymba Vogtii, Hxly. (Tr. Pac.).

B. Familie der Diphyiden.

- Cucullus campanula*, Leuck.
Cucullus elongatus, Will.
Cucullus gracilis, Hkl.
Cucullus Lessoni, Esch.

- Ersaea Gaimardi*, Esch.
Ersaea compressa, Hkl.
Ersaea Bojani, Esch.

- Amphirrhoa trigona*, Ggbr.
Amphirrhoa carina, Hkl.
Amphirrhoa alata, Hxly.

- Diphyes acuminata*, Leuck. (Med.).
Diphyes subtilis, Chun. (Med.).
Diphyes gracilis, Ggbr. (Atl.).
Diphyes appendiculata, Esch.
(Pac.).

- Diphyopsis campanulifera*, Quoy.
Diphyopsis compressa, Hkl. (Atl.).
Diphyopsis dispar, Cham. (Pac.).

- Abyla trigona*, Quoy. (Med.).
Abyla carina, Hkl. (Atl.).
Abyla Gegenbauri, Hkl. (Pac.).

Sphenoides australis, Hxly.
Sphenoides perforata, Hkl.
Sphenoides obeliscus, Hkl.
Sphenoides tetragona, Hkl.

Bassia quadrilatera, Quoy. (Pac.).
Bassia perforata, Ggbr. (Atl.).
Bassia obeliscus, Hkl. (Atl.).
Bassia tetragona, Hkl. (Ind.).

Aglaisma Eschscholtzii, Hxly.
Aglaisma elongata, Hxly.

Calpe pentagona, Quoy. (Med.).
Calpe Huxleyi, Hkl. (Pac.).

Dritte Ordnung: **Physonectae**, Hkl.

(Synonym: *Physophoridae*, Esch. [s. restr.], *Physophorae*, Gldf.,
Agalmariae, Hkl.)

Siphonanthen mit einer einfachen Pneumatophore, ohne Aurophore, und mit mehreren Schwimmglocken (die bei einzelnen Gruppen durch Deckstücke vertreten sind). Siphosoma stets mit Palponen.

10. Familie: **Circalidae***, Hkl.

Monogastrische Physonecten, deren Körper ein einziges Cor-midium bildet. Nectosoma aus einer Pneumatophore und einem Kranze von Nectophoren zusammengesetzt. Siphosoma ein einziger großer Siphon, mit einem Tentakel, umgeben von einem Kranze von Palponen und Gonophoren. (*Stephalia* ähnlich, aber monogastrisch, und ohne Aurophore.)

36. Genus: *Circalia**, Hkl. Unter der großen Pneumatophore ein Kranz von Schwimmglocken, unter diesem ein Kranz von zahlreichen Palponen. Neben dem centralen großen Siphon eine männliche und eine weibliche Gonophoren-Traube. *C. stephanoma**, Hkl. (N. Atl.). *C. haplorrhiza*, Hkl. (= *Physophora alba*, Quoy?) (S. Atl.). *C. papillosa*, Hkl. (= *Agalma papillosum*, Fewk.?) (Tr. Atl.).

11. Familie: **Athoridae***, Hkl.

Monogastrische Physonecten, deren Körper ein einziges Cor-midium bildet. Nectosoma aus einer Pneumatophore und einem Kranze von Bracteen zusammengesetzt. Siphosoma ein einziger

großer Siphon, mit einem Tentakel, umgeben von einem Kranze von Palponen und Gonophoren. (*Athorybia* und *Anthophysa* ähnlich, aber monogastrisch; andererseits ähnlich den sogenannten „*Athorybia-Larven*“ — besser „*Athoria-Larven*“ — der Agalmiden, aber mit entwickelten geschlechtsreifen Gonophoren.)

37. Genus: *Athoria**, Hkl. Deckstücke am Distal-Ende mit rudimentärem Schwimmsack (ähnlich *Rhodophysa*). *A. larvalis**, Hkl. (Ind.). *A. bractealis**, Hkl. (S. Pac.).

38. Genus: *Athoralia**, Hkl. Deckstücke ohne Schwimmsack-Rudiment (ähnlich *Athorybia*). *A. coronula**, Hkl. (Ind.).

12. Familie: Apolemidæ, Huxley.

Polygastrische Physonecten mit zweizeiligem Nectosoma und langem, röhrenförmigem, mit Bracteen besetztem Siphosoma. Cormidien ordinat, durch freie Internodien getrennt. Tentakeln einfach, ohne Beifäden. Pneumatophore einfach, mit freiem Luftsack, ohne Radial-Taschen.

39. Genus: *Dicymba**, Hkl. Nectosoma nur mit zwei großen gegenständigen Nectophoren, ohne Palponen. Jedes Cormidium nur mit einem Siphon. Cormen monoecisch. *D. diphyopsis**, Hkl. (Ind.).

40. Genus: *Apolemia*, Esch. Nectosoma mit mehreren, in zwei gegenständige Reihen gestellten Nectophoren, zwischen denen Palponen sitzen. Jedes Cormidium mit mehreren Siphonen. Cormen dioecisch. *A. uvaria*, Esch. (Med.). *A. uviformis*, Lsr. (N. Atl.). *A. dubia*, Bdt. (Tr. Pac.).

13. Familie: Agalmidæ, Bdt.

Polygastrische Physonecten mit zweizeiligem Nectosoma und langem, röhrenförmigem, mit Bracteen bedecktem Siphosoma. Cormidien bald ordinat, bald dissolut. Tentakeln zusammengesetzt, mit einer Reihe von Beifäden. Pneumatophore mit einem Kranze von Radial-Taschen (meistens acht).

13A. I. Subfamilie: Crystallocladinae, Hkl.

Stamm starr, nicht contractil, weil das Siphosoma dicht bedeckt ist mit dicken, keilförmigen oder prismatischen, schuppenartig sich deckenden Bracteen.

41. Genus: *Stephanomia*, Per. Stamm starr, nicht contractil, dicht bedeckt mit dicken, keilförmigen Bracteen. Cormidien ordinat, in einer geraden Ventral-Reihe, durch regelmäßige Inter-

nodien getrennt. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *S. amphitrites*, Per. (Tr. Pac.). *S. nereidum**, Hkl. (Ind.).

42. Genus: *Crystallodes*, Hkl. Stamm und Cormidien wie bei *Stephanomia*. Nesselknöpfig dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *C. rigida*, Hkl. (N. Atl.). *C. Mertensii*, Bdt. (N. Pac.). *C. imbricata*, Quoy (S. Pac.). *C. vitrea**, Hkl. (Ind.).

43. Genus: *Phyllophysa*, Ag. Stamm starr, wie bei *Stephanomia*. Cormidien dissolut, Personen in aufgelöster Spirale. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *P. foliacea*, Ag. (Tr. Pac.). *P. squamacea**, Hkl. (S. Pac.).

44. Genus: *Agalma*, Esch. Stamm und Cormidien wie bei *Phyllophysa*. Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *A. Okenii*, Esch. (N. Pac.). *A. polygonata*, Dana (N. Pac.). *A. clavatum*, Leuck. (Med.).

13B. II. Subfamilie: *Anthemodinae*, Hkl.

Stamm sehr beweglich und contractil, weil das Siphosoma locker bedeckt ist mit dünnen, blattförmigen Deckstücken.

45. Genus: *Anthemodes*, Hkl. Stamm sehr beweglich und contractil, mit dünnen, blattförmigen Bracteen bedeckt. Cormidien ordinat, in einer Spiral-Reihe, durch gleiche Internodien getrennt. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *A. canariensis*, Hkl. (N. Atl.). *A. ordinata**, Hkl. (Tr. Atl.). *A. picta*, Mtsch. (Med.).

46. Genus: *Cuneolaria*, Eysh. Stamm und Cormidien wie bei *Anthemodes*. Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *C. incisa*, Eysenh. (Tr. Pac.). *C. elegans* (= *Agalma elegans*, Fewk.) (N. Atl.).

47. Genus: *Halistemma*, Hxly. Stamm wie bei *Anthemodes*. Cormidien dissolut, ohne Internodien. Personen in aufgelöster Spirale. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *H. rubrum*, Hxly. (Med.). *H. tergestinum*, Claus (Med.). *H. fragile*, Fwk. (N. Atl.). *H. carum* (= *Nanomia cara*, Ag.) (N. Atl.).

48. Genus: *Agalmopsis*, Sars. Stamm und Cormidien wie bei *Halistemma*. Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *A. Sarsii*, Köll. (Med.). *A. elegans*, Sars (N. Atl.). *A. dissoluta**, Hkl. (Tr. Atl.).

49. Genus: *Lychnagalma**, Hkl. Stamm und Cormidien wie bei *Halistemma*. Nesselknöpfe mit einer großen Endblase, die von acht Fäden kranzförmig umgeben ist. *L. vesicularia**, Hkl. (N. Atl.). *L. utricularia*, Claus (Med.).

14. Familie: **Nectalidae**, Hkl.

Polygastrische Physonecten mit zweizeiligem oder vierzeiligem Nectosoma, (Schwimmglocken gegenständig oder kreuzständig). Stamm des Siphosoma verkürzt und in Gestalt einer flachen Spiral-Blase horizontal gewunden. Am Außenrande dieser Blase ein Kranz von großen Deckstücken, nach innen davon ein Kranz von Palponen; im Centrum die Siphonen und Gonophoren (Nectosoma wie bei den *Agalmiden*, Siphosoma wie bei den *Anthophysiden* oder *Athorybiden*).

50. Genus: *Nectalia**, Hkl. Nectosoma zweizeilig. Nesselknöpfe mit einfachem Endfaden. *N. loligo** (N. Atl.).

51. Genus: *Sphyrophysa*, Ag. Nectosoma vierzeilig(?). Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *S. intermedia*, Ag. (= *Physophora intermedia*, Quoy) (T. Atl.). *S. brevis*, Ag. (= *Agalma breve*, Hxly.), (N. Atl.).

15. Familie: **Discolabidae**, Hkl. (= *Physophoridae mult. aut.*)

Polygastrische Physonecten mit zweizeiligem oder vierzeiligem Nectosoma. (Schwimmglocken gegenständig oder kreuzständig.) Stamm des Siphosoma ohne Bracteen, verkürzt und in Gestalt einer Spiral-Blase gewunden. Am Außenrande der Blase ein Kranz von großen Palponen, nach innen davon die Siphonen und Gonophoren, regelmäßig in Cormidien geordnet (in jedem Cormidium ein Siphon nebst Tentakel, eine Androphoren-Traube, eine Gynophoren-Traube und nach außen ein oder zwei Palponen). Die Bezeichnung *Physophoridae* ist unbrauchbar geworden, da sie in vier verschiedenen Bedeutungen verwendet wird.

52. Genus: *Physophora*, Forsk. Nectosoma zweizeilig. Palponen-Kranz doppelt, mit Palpakeln. Gonostyle ohne langen Endfaden. *P. hydrostatica*, Forsk. (Med.). *P. magnifica*, Hkl. (Tr. Atl.). *P. borealis*, Sars (N. Atl.).

53. Genus: *Stephanospira*, Ggbr. Nectosoma zweizeilig. Palponen-Kranz einfach, ohne Palpakeln. Gonostyle in einen palpakelähnlichen langen Endfaden ausgezogen. *S. insignis*, Ggbr. (T. Atl.). *S. corona**, Hkl. (N. Atl.). *S. myzonema*, Per. (S. Atl.).

54. Genus: *Discolabe*, Esch. Nectosoma vierzeilig. Palponen-Kranz einfach, mit Palpakeln. Gonostyle ohne Endfaden. *D. mediterranea*, Esch. (= *Physophora tetrasticha* Phil.) (Med.). *D. tetrasticha**, Hkl. (N. Atl.).

16. Familie: *Forskaliidae**, Hkl.

Polygastrische Physonecten mit zapfenförmigem, vielzeiligem Nectosoma, dessen Schwimmglocken in mehrfachen Spiral-Reihen den Stamm umgeben. Siphosoma langgestreckt, röhrenförmig, mit Bracteen besetzt. Siphonen auf langen Stielen.

55. Genus: *Strobalia**, Hkl. Cormidien ordinat, durch freie, nur mit Bracteen besetzte Internodien getrennt; jeder Stammknoten mit einem gestielten Siphon nebst Tentakel, mehreren Palponen und einem Paar diclinen Geschlechtstrauben. *S. cupola**, Hkl. (Ind.). *S. conifera**, Hkl. (S. Pac.).

56. Genus: *Forskalia*, Köll. Cormidien dissolut, die gestielten Siphonen mit den monoclinen Geschlechtstrauben am Stamm alternierend. Siphonen mit Leberstreifen, ohne Seitenflügel. *F. contorta*, Leuck. (Med.). *F. Edwardsii*, Köll. (Med.). *F. tholoides**, Hkl. (N. Atl.). *F. atlantica*, Fewk. (Tr. Atl.).

57. Genus: *Bathypphysa*, Stud. Cormidien dissolut, wie bei *Forskalia*; aber die gestielten Siphonen zweiflügelig, mit Magen-zotten, ohne Leberstreifen. *B. abyssorum*, Stud. (Pac.). *B. gigantea**, Hkl. (S. Atl.). *B. grandis* (= *Pterophysa grandis*, Fewk.) (N. Atl.).

17. Familie: *Anthophysidae*, Bdt. (= *Athorybidae*, Hxly.).

Polygastrische Physonecten ohne Nectophoren, statt deren mit einem einfachen oder mehrfachen Kranze von Bracteen, welche aus modificirten Nectophoren (durch Rückbildung des Schwimmsackes) entstanden sind. Siphosoma sehr verkürzt; Personen-Gruppen in einer subhorizontalen Spirale zusammengedrängt.

58. Genus: *Rhodophysa*, Blv. (s. r.). Bracteen am Distal-Ende mit rudimentärem Schwimmsack. Nesselknöpfe einfach, mit freiem Spiralband und einfachem Endfaden. *R. corona**, Hkl. (Ind.).

59. Genus: *Melophysa**, Hkl. Bracteen ohne Schwimmsack-Rudiment. Nesselknöpfe einfach, mit freiem Spiralband und einfachem Endfaden. *M. melo* (= *Rhizophysa melo*, Quoy) (Med.).

60. Genus: *Athorybia*, Esch. Bracteen ohne Schwimmsack-Rudiment. Nesselknöpfe dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *A. rosacea*, Esch. (Med.). *A. heliantha*, Esch. (N. Atl.). *A. ocellata**, Hkl. (N. Atl.).

61. Genus: *Anthophysa*, Mert. Bracteen ohne Schwimmsack-Rudiment. Nesselknöpfe von zwei verschiedenen Formen, die einen gleich denen von *Athorybia*, die anderen ebenfalls dreispaltig, aber

außerdem mit zwei handförmigen Anhängen. *A. rosea*, Mert. (N. Pac.). *A. formosa*, Fwk. (N. Atl.).

Vierte Ordnung: **Auronectae** *, Hkl.

Siphonanthem mit einer großen Pneumatophore, unterhalb welcher ein Kranz von Schwimmglocken steht, und in der dorsalen Mittellinie des letzteren eine große medusoide Gasdrüse (Aurophore). Die Subumbrella der Aurophore bildet einen muskulösen Luftgang, von radialen Drüsen-Kammern umgeben. Siphosoma verkürzt und verdickt, eiförmig oder sphäroidal; die knorpelharte Gallertmasse des dicken Stammes von einem dichten Canalnetz durchzogen (wie bei *Alcyonium*); an seiner Oberfläche dicht gedrängt zahlreiche Kränze von Cormidien, deren jedes einen Siphon nebst Tentakel, sowie einen oder mehrere Gonostyle mit traubenförmigen monoklinen Aesten trägt. (Tiefsee-Bewohner.)

18. Familie: **Rhodaliidae** *, Hkl.

(*Characteres der Auronecten-Ordnung.*)

18A. I. Subfamilie: **Stephalidae** *, Hkl.

Siphosoma mit einem centralen Axencanal, der sich unten durch einen Mund öffnet. (Tentakeln einfach, ohne Beifäden.)

62. Genus: *Stephalia* *, Hkl. Kranz der Nectophoren einfach. Tentakeln einfach, ohne Beifäden. *S. corona* *, Hkl. (N. Atl.).

18B. II. Subfamilie: **Auralidae** *, Hkl.

Siphosoma ohne durchgehenden centralen Axencanal. (Tentakeln zusammengesetzt, mit einer Reihe von Beifäden.)

63. Genus: *Auralia* *, Hkl. Kranz der Nectophoren einfach. Siphosoma ohne centralen Axencanal, aber mit einer weiten, kugeligen Centralhöhle. Tentakeln mit Beifäden, deren jeder eine Nessel-Spirale mit einfachem Endfaden trägt (wie bei *Forskalia*). (Vielleicht gehört hierher *Angelopsis globosa*, Fewkes, 1886?) *A. profunda* *, Hkl. (Tr. Atl.).

64. Genus: *Rhodalia* *, Hkl. Kranz der Nectophoren mehrfach. Siphosoma ohne Axencanal und ohne Centralhöhle, mit gleichmäßig dichtem Canal-Netz. Tentakeln wie bei *Auralia*. *R. miranda* *, Hkl. (S. Atl.). (Durchmesser des ganzen Körpers 4—6 Centimeter, der Pneumatophore 1—2 Centimeter.)

Fünfte Ordnung: **Cystonectae**, Hkl.

(Synonym: *Physaliae*, Cuv. *Pneumatophoridae*, Chun. *Phy-salariae*, Hkl.)

Siphonanthren mit einer großen Pneumatophore, die sich durch ein apicales Stigma öffnet, ohne Aurophore. Schwimmglocken und Deckstücke fehlen stets.

19. Familie: **Crystalidae***, Hkl.

Monogastrische Cystonecten, mit einem einzigen centralen Siphon an der Basis einer großen, eiförmigen Pneumatophore, deren Gipfel sich durch einen Porus öffnet. An der Basis des centralen Siphon befindet sich ein einziger großer Tentakel, ein Kranz von Palponen und eine oder mehrere Geschlechtstrauben.

65. Genus: *Cystalia**, Hkl. An der Ventral-Seite des Siphon sitzt unter dem Palponen-Kranz eine einzige monoclinische Geschlechtstraube, gegenüber an der Dorsal-Seite ein großer Tentakel, mit einer Reihe von einfachen Beifäden besetzt. *C. larvalis**, Hkl. (Ind.). *C. Challengeri**, Hkl. (S. Pac.). Tiefsee-Bewohner.

20. Familie: **Rhizophysidae**, Bdt.

Polygastrische Cystonecten mit langem röhrenförmigen Stamm, dessen Spitze eine freie, mäßig große Pneumatophore trägt (ausgezeichnet durch Büschel von blasenförmigen Riesenzellen im Luft-sack). An jedem Metamer oder Stammknoten ein einziger Siphon nebst Tentakel. Palponen fehlen.

20A. I. Subfamilie: **Cannophysidae***, Hkl.

Cormidien ordinat, durch freie Internodien getrennt. An jedem Stammknoten ist ein Siphon mit einer monoclinen Geschlechtstraube verbunden.

66. Genus: *Aurophysa**, Hkl. Cormidien ordinat, mit jedem einzelnen Siphon eine Geschlechtstraube verbunden. Beifäden der Tentakeln einfach. *A. ordinata**, Hkl. (Ind.). *A. inermis*, Hkl. (= *Rhizophysa inermis*, Stud.) (Ind.).

67. Genus: *Cannophysa**, Hkl. Cormidien ordinat wie bei *Aurophysa*. Beifäden der Tentakeln dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *C. gracilis*, Hkl. (= *Rhizophysa gracilis*, Fewk.) (N. Atl.). *C. Murrayana**, Hkl. (Tr. Atl.).

20B. Zweite Subfamilie: **Linophysidae***, Hkl.

Cormidien dissolut; Siphonen von den Geschlechtstrauben getrennt, gewöhnlich beide regelmäßig alternirend.

68. Genus: *Linophysa**, Hkl. Cormidien dissolut; die Siphonen von den Geschlechtstrauben getrennt (gewöhnlich alternirend). Tentakeln einfach, ohne Beifäden. (Tiefsee-Form.) *L. conifera* (= *Rhizophysa conifera*, Stud.). (Atl.).

69. Genus: *Nectophysa**, Hkl. Cormidien dissolut, wie bei *Linophysa*. Beifäden der Tentakeln einfach. *N. Eysenhardtii*, Ggbr. (N. Atl.). *N. Wyvillei**, Hkl. (Tr. Atl.).

70. Genus: *Pneumophysa**, Hkl. Cormidien dissolut, wie bei *Linophysa*. Beifäden der Tentakeln dreispaltig, mit Endblase und ein Paar Seitenhörnern. *P. Mertensii*, Hkl. (= *Epibulia Mertensii*) Bdt. (Tr. Pac.). *P. Gegenbauri**, Hkl. (Ind.).

71. Genus: *Rhizophysa*, Per. Cormidien dissolut, wie bei *Linophysa*. Beifäden der Tentakeln von zwei oder drei verschiedenen Arten, die Mehrzahl dreispaltig, wie bei *Pneumophysa*, dazwischen breite handförmige Anhänge mit einem Ocellus. *R. filiformis*, Lam. (Med.). *R. planostoma*, Per. (Atl.).

21. Familie: **Salacidae***, Hkl.

Polygastrische Cystonecten mit langem röhrenförmigen Stamm, dessen Spitze eine freie Pneumatophore von mäßiger Größe trägt. Vom Lufttrichter wachsen, wie bei *Rhizophysa*, acht radiale Gruppen von exodermalen Riesenzellen in den weiten Luftsack hinein, überzogen von flimmerndem Entoderm-Epithel. An jedem Metamer des Stammes eine traubenförmige Gruppe von mehreren Siphonen und Tentakeln. (Diese interessante Gruppe bildet den directen Übergang von den Rhizophysiden zu den Physaliden. Für die einzige bekannte Gattung benutze ich den alten Namen *Salacia*, womit Linné schon 1756 die *Physalia* belegte. Sie kann einer *Apolemia* verglichen werden, welche Nectophoren und Bracteen verloren hat. Tiefsee-Bewohner.

72. Genus: *Salacia**, L. (s. m.) Cormidien ordinat, durch weite freie Internodien getrennt. In jedem Cormidium mehrere Siphonen und Geschlechtstrauben vereinigt. *S. uvaria*, Hkl. (= *Rhizophysa uvaria*, Fewk.) (N. Atl.). *Salacia polygastrica**, Hkl. (Tr. Atl.).

22. Familie: **Physalidae**, Bdt.

Polygastrische Cystonecten mit verkürztem Stamm, welcher durch Hineinwachsen der hypertrophischen Pneumatophore zu einer mächtigen lufthaltigen Blase ausgedehnt ist. An der Unterseite der Blase sitzen in der ventralen Mittellinie des Stammes große und kleine Siphonen mit Tentakeln, Palponen und Gonophoren.

73. Genus: *Arethusa*, Brn. Pneumatophore groß, eiförmig, mit wenig geneigter, fast verticaler Hauptaxe; Stigma am oberen Pole. Stamm unterhalb derselben sehr verkürzt, in Gestalt einer flachen Spirallblase angeschwollen, die mit einem Kranze von Palponen umgeben ist; innerhalb dieses Kranzes eine Gruppe von Siphonen und Tentakeln, zwischen denen Geschlechtstrauben herabhängen (ähnlich einer *Athorybia* ohne Deckstücke). Tentakeln mit einfachen Beifäden. *A. erythrophysa*, Hkl. (= *Epibulia erythrophysa*, Br. (N. Pac.). *A. brachysoma**, Hkl. (Ind.). *A. Chamissonis*, Hkl. (= *Rhizophysa Chamissonis*, Eysh.) (Tr. Pac.).

74. Genus: *Alophota*, Bdt. Pneumatophore sehr groß, eiförmig, ohne Rückenamm, mit stark geneigter, fast horizontaler Hauptaxe; Stigma am vorderen Pole. Stamm unterhalb derselben sehr verkürzt, scheibenartig verdickt, ohne Palponen-Kranz; in seiner ventralen Mittellinie große und kleine Siphonen; Tentakeln einfach ohne Beifäden. *A. Olfersii*, Bdt. (Tr. Atl.). *A. Giltsehii**, Hkl. (N. Atl.). *A. Challengeri**, Hkl. (S. Atl.).

75. Genus: *Physalia*, Lmk. Pneumatophore wie bei *Alophota*, aber in der dorsalen Mittellinie ein großer Rückenamm, welcher durch Septen in lufthaltige Kammern getheilt ist. Stamm wie bei *Alophota*. *P. caravella*, Esch. (Atl.). *P. pelagica*, Osb. (Ind.). *P. utriculus*, Lmk. (Pac.).

Jena, im November 1887.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [NF_15](#)

Autor(en)/Author(s): Haeckel Ernst Heinr. Phil. Aug.

Artikel/Article: [System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage entworfen 1-46](#)