

Zur

Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren und deren phylogenetischer Ableitung.

Eine Kritik von E. Haeckel's sog. Medusom-Theorie.

Von

C. Claus.

Bekanntlich weichen die Ansichten über die Deutung der Siphonophoren nach zwei Richtungen auseinander, indem eine Reihe von Forschern nach dem Vorgange C. Vogt's und R. Leuckart's im Anschlusse an des letzteren Lehre vom Polymorphismus die Siphonophoren als freischwimmende Hydroidstöcke mit polypoiden und medusoiden Individuen betrachtet, andere Zoologen der älteren Auffassung von Eschscholtz und Huxley beipflichten und bestärkt durch das Bild einer proliferirenden Sarsia (Metschnikoff) den Organismus der Siphonophore auf die Meduse beziehen. Ich selbst habe mich schon 1860 bemüht (in meiner Arbeit „Ueber Physophora hydrostatica“, Zeitschr. für wiss. Zool. Tom. XII), die Richtigkeit der ersteren Auffassung klarzulegen, in neuerer Zeit aber in zwei Schriften das Gemeinsame beider Lehren hervorgehoben und dieselben zu vereinigen versucht. Dasselbe hat auch, wengleich theilweise von anderen Gesichtspunkten geleitet, kürzlich E. Haeckel in seinem an Beschreibungen interessanter bisher unbekannter Formen so reichen „Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876“, sowie in einem diesem Werke vorausgeschickten Auszuge „System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage“

(Jen. Zeitschr. für Naturw. Tom. XXII, 1888) gethan und eine vermittelnde Lehre entwickelt, welche nach der Meinung ihres Autors die wahren Bestandtheile der beiden älteren Theorien vereine, dagegen ihre Irrthümer ausscheide und zuerst die wahre Natur der Siphonophore aufdecke.

Den Schein der Neuheit und Besonderheit wusste E. Haeckel seiner Medusom-Theorie, wie er sie nannte, in sehr geschickter Weise dadurch zu verleihen, dass er in der Definition beider Lehren nebensächlich gewordene Momente in den Vordergrund stellte und sich dem entsprechend neuer Bezeichnungen bediente, welche das Wesentliche der Lehren verdeckten. Die erste wurde als Polyperson-Theorie, die zweite als Polyorgan-Theorie bezeichnet und von beiden behauptet, dass sich dieselben in gleicher Weise wie früher noch heute schroff gegenüberständen. Nach der letzteren sei die Siphonophore eine individuelle Hydroidmedusen-Person, also ein morphologisches Individuum dritter Ordnung, nach der anderen, welche die Abstammung von Polypen behauptete, ein schwimmender Hydropolypenstock oder ein morphologisches Individuum vierter Ordnung. Eine derartige Begriffsbestimmung entspricht jedoch keineswegs dem wahren Sachverhalt, sondern einer einseitigen, den Kernpunkt der Frage verhüllenden Darstellung, welche im Hinblick auf unsere durch neuere Arbeiten gewonnenen Anschauungen über das Verhältniss von Meduse und Polyp als unrichtig zurückzuweisen ist.

Diesen Anschauungen gemäss konnte sich die von R. Leuckart begründete Lehre vom Polymorphismus keineswegs in ihrer alten Form und Fassung unverändert erhalten, und ebenso wie der vermeintlich schroffe Gegensatz von Polypersonen und Polyorganen längst eine Ausgleichung fand, so ist es auch keineswegs mehr zulässig, aus der Zurückführung der Siphonophore auf einen schwimmenden Hydroidenstock den „philosophischen Schluss abzuleiten, dass die ganze Klasse von Polypen abstammt“.

Wer nur einigermaßen auf dem Coelenteratengebiete orientirt ist, sieht alsbald ein, dass auch die Lehre, welche in der Siphonophore auf die Meduse zurückführt und demnach wohl am besten als Medusen-Theorie zu bezeichnen ist, keineswegs die nothwendige Folgerung einschliesst, die Siphonophore als Individuum dritter Ordnung oder Person im Sinne E. Haeckel's zu betrachten. Denn wenn auch die Ausgangsform für die morphologische Gestaltung der Larve eine Meduse ist, von welcher sich durch fortgesetzte Knospung neuer Medusen oder Medusentheile die Anhänge

der Siphonophore entwickelten, so muss in gleicher Weise, wie der Sarsienstock, welcher durch Prolification von Tochtermedusen am Mutterthiere entsteht, auch die Siphonophore durch Hervorsprossung einer grossen Zahl neuer Medusen und deren dislocirter Körperteile an dem Leibe der primären Meduse zu einem Thierstock oder Cormus, einem Individuum vierter Ordnung im Sinne E. Haeckel's werden. Nicht in der Frage, ob Person oder Thierstock, lag der Schwerpunkt der Controverse, sondern in dem für die Deutung der Larve massgebenden Ausgange von der Hydroid-Meduse oder von dem schwimmenden Hydroid-Stöckchen. Aber auch im letzteren Falle bleibt die Hydroid-Meduse das den Stock begründende Geschlechtsthier. Es ist deshalb ein schwerwiegender Irrthum, wenn E. Haeckel von dieser zweiten Lehre, welche wir als Hydroid-Theorie bezeichnen wollen, behauptet, dieselbe führe die Abstammung der letzteren auf den Polypen zurück und sei daher gezwungen, sämtliche Schwimmorgane der Siphonophoren als Neubildungen aufzufassen.

Man sieht aus dieser von mir bereits wiederholt ausgeführten Betrachtung, wie wenig zutreffend die Behauptung ist, dass sich beide Lehren heute noch schroff gegenüberstehen. Ich habe bereits vor 11 Jahren in einem besonderen Capitel meiner Halistemma-Arbeit¹⁾, welches die Ueberschrift führt: „Ueber die Auffassung der Siphonophoren als polymorphe Thierstöcke“, das Verhältniss beider Theorien klargelegt und nachgewiesen, dass dieselben keineswegs scharf und unvermittelt gegenüberstehen. Ganz ähnlich habe ich fünf Jahre später in einem kleinen Aufsätze²⁾ „Ueber den phylogenetischen Entwicklungsgang der Siphonophoren“, den Sachverhalt dargestellt und darauf hingewiesen, dass auch die Hydroid-Theorie, welche das schwimmende Hydroid-Stöckchen zum Ausgange des Vergleiches nimmt, die demselben als Geschlechtsthier zu Grunde liegende Meduse als Stammform voraussetzt, somit nach beiden Seiten sowohl mit Rücksicht auf die Auffassung von Polymorphismus und Thierstock als auf die Stammform der Meduse eine Ausgleichung versucht. E. Haeckel hat den diesbezüglichen Inhalt beider Schriften vollständig ignorirt, die erstere zu meiner Ueberraschung zwar citirt, die letztere aber

¹⁾ Arbeiten des zool. Institutes zu Wien, Tom. I, 1878. Ueber Halistemma Tergestinum etc. S. 47—51.

²⁾ Ebenda, Tom. V, 1883. Ueber das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden, sowie über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Siphonophoren.

nicht einmal in dem seinem Werke angeschlossenen Schriftenverzeichnis auch nur aufzuführen für zweckmässig erachtet. Hätte er auf dieselben Beziehung genommen, so wäre es ihm freilich ebensowenig möglich gewesen, einen heute noch bestehenden schroffen Gegensatz der Polyperson- und Polyorgan-Theorie zu lehren, als seine Medusom-Theorie, welche in Wahrheit mit der Medusen-Theorie zusammenfällt, als eine neue zwischen beiden vermittelnde Lehre darzustellen.

Unter solchen Umständen darf ich mir wohl erlauben, zumal die in beiden Schriften gegebenen Ausführungen in weiteren Kreisen wenig bekannt geworden zu sein scheinen, einige der für unsere Frage entscheidenden Stellen zum Abdrucke zu bringen.

In dem citirten Capitel der Halistemmaarbeit finden sich zunächst die Argumente erörtert, welche gegen die Medusenlehre Huxley's und Metschnikoff's sprechen. Dann heisst es pag. 48: „Aber gerade die Tendenz zur Wiederholung gleichartiger Organe, welche Metschnikoff gezwungen ist, dem Siphonophoren-Organismus beizulegen, führt ihn von seinem abweichenden Ausgangspunkt (Meduse) wieder auf die Theorie des Polymorphismus zurück, die er mit so grosser Bestimmtheit widerlegt zu haben glaubt. Denn in Wahrheit kommt bald ein zweites Deckstück, oder eine neue Schwimmglocke, ein zweiter, dritter Polyp oder Taster hinzu, und der Stiel des primären Magens oder Medusenmundstiels wird, ich will gern zugestehen, einer *Sarsia prolifera* ähnlich, zu einer Art proliferirenden Stamm mit vielen Hunderten von Anhängen. Hiermit aber ist zugleich die Auffassung der Siphonophore als eine Vielheit sich wiederholender Medusentheile, beziehungsweise reducirter Medusen mit besonderen Functionen ausgesprochen und die Lehre vom Polymorphismus und der Arbeitstheilung vollkommen bestätigt, denn wenn die in Vergleich gestellten Gemmen am Magenstiel der *Sarsia* zu neuen Medusen sich gestalten, morphologisch also Anlagen von Individuen sind, so gilt gleiches auch für die sprossenden Siphonophoren-Anhänge, mögen diese nun als Genitalschwimmglocken die volle Medusenform zum Ausdruck bringen oder als Taster und Polyp (Magenschlauch), beziehungsweise als Schwimmglocke und Deckstück lediglich Theile von Medusen, das heisst reducirte Medusen wiederholen und demgemäss nur Theilfunctionen der Arbeit zu besorgen im Stande sein.“

„Der Unterschied von Leuckart's Deutung des Siphonophorenleibes als eines polymorphen freischwimmenden Hydroidenstockes betrifft also im Grunde lediglich die Ausgangsform, die Leuckart bei dem damaligen Stande der Entwicklungslehre in der als isolirter Magenschlauch die Colonie begründenden Larve zu erkennen glaubte, während dieselbe nach den neueren entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen durch die Theile einer Meduse repräsentirt zu sein scheint.“

„Wäre aber auch wirklich, wofür vielleicht die Ergebnisse späterer Untersuchungen entscheidende Anhaltspunkte liefern werden, die morphologisch höhere Hydroidform, die Meduse, phylogenetisch der Ausgang für die Entstehung der Siphonophore, so wäre doch, wie die vorausgeschickten Betrachtungen dargethan haben, der Polymorphismus unserer nunmehr als „Röhrenquallen“ zu bezeichnenden Organismen, welche den Charakter von Hydroidstöckchen gewinnen, nicht im entferntesten widerlegt; vielmehr würden die Anhänge derselben nach wie vor, je nachdem sie den Magenstiel (Polypiten) oder den Medusenschirm, beziehungsweise beide Abschnitte in vereinfachter Form (Geschlechtsgemme) wiederholen, morphologisch als polypoide und medusoide Individuen im Sinne Leuckart's zu bezeichnen sein. Da wir uns aber bereits klar gemacht haben, dass Polyp und Meduse im Grunde ein und dasselbe¹⁾ sind, so würde der in beiden Auffassungen ausgesprochene Unterschied nur noch für die phylogenetische Zurückführung der Siphonophore bedeutungsvoll bleiben.“

„Uebrigens ergibt sich zugleich, was in ähnlicher Weise auch aus der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cestoden abgeleitet werden kann, dass die Begriffe von Individuum und Thierstock bei niederen Thieren keineswegs im Sinne von „Person“ und „Cormus“ Haeckel's morphologisch scharf begrenzt einander gegenüberstehen, sondern in gleicher Weise wie die von Organ und Individuum nur als Verhältnissbegriffe betrachtet werden müssen und je nach dem Vergleichsobjecte eine wechselnde Anwendung gestatten. Daher kann auch Leuckart's Kriterium, welches die Individualität sämtlicher Siphonophorenanhänge beweisen soll, die gleichartige Beschaffenheit im Knospenzustand, in diesem Sinne

¹⁾ An einer früheren Stelle dieser Abhandlung (pag. 26—30) war die morphologische Ableitung von Schwimmglocke, Hydroidmeduse und Acalephe von Polypen genetisch begründet.

nicht im entferntesten verwerthet werden. Auch der sprossende Randfaden am Medusenschirme, der Tentakel einer Scyphistoma oder eines beliebigen Polypen würde damit als Individuum erwiesen sein. Dieser allerdings unverkennbare Widerspruch, der aber mit der Auffassung von Individuum und Stock als Verhältnissbegriffe sofort hinwegfällt, scheint für Metschnikoff vornehmlich Anlass gewesen zu sein, gegen die Polymorphismustheorie aufzutreten und sozusagen das Kind mit dem Bade auszuschütten.“

Nicht minder bestimmt sprach ich mich in der späteren kleinen Schrift (pag. 9) über das Verhältniss beider Ansichten und die Möglichkeit ihrer Vereinbarung in folgender Weise aus: „Ich habe schon früher (in dem Halistemma-Aufsatz) zu zeigen versucht, dass der Unterschied beider Auffassungen, zumal bei dem relativen Werthe des Begriffes „Individuum“ und bei der Beziehung der Meduse zu Hydroidstock als dessen aufgeamnten Geschlechtsthieres, keineswegs so bedeutend ist, als er beim ersten Blick zu sein scheint, und dass auch die zweite Auffassung (Medusentheorie) die Lehre vom Polymorphismus nicht im Entferntesten alterirt.“

Wenn daher E. Haeckel der Medusen-Theorie darin Unrecht gibt, dass sie dem ausgebildeten Siphonophoren-Cormus nur den Werth einer Person zuspreche und die Personen, welche denselben zusammensetzen, nur für Organe (im morphologischen Sinne) halte, so ist ihm entgangen, dass ich bereits wiederholt näher ausgeführt hatte, wie wenig eine solche Folgerung in der Lehre selbst begründet ist, indem dieselbe im vollen Einklange mit der Forderung seiner Medusom-Theorie die ausgebildete Siphonophore als einen aus zahlreichen polymorphen Personen zusammengesetzten Cormus zu betrachten hat. Wenn er ferner an der Hydroid-Theorie die Ausstellung macht, dass dieselbe darin zu weit gehe und Unrecht habe, wenn sie auch den einzelnen (morphologischen) Organen dieser Personen den gleichen Werth zuschreibe, so hat er zu sagen vergessen, dass diese Mängel durch die in jenen Schriften gegebenen Erörterungen bereits beseitigt und in der von mir vertretenen Fassung der Theorie nicht mehr enthalten waren, dass somit bereits eine Vermittlung zwischen beiden Theorien vorlag, durch welche der vermeintlich bestehende schroffe Gegensatz derselben aufgehoben war. Hätte aber E. Haeckel dem Inhalt meiner Schriften Rechnung getragen, so würde nicht nur die in seiner Medusom-

Theorie enthaltene Vermittlung den Schein der Neuheit verloren haben, sondern auch das Wesentliche, die wahre Natur des Gegensatzes der beiden seitherigen Lehren und damit die Coincidenz seiner Medusom-Theorie mit der Medusen-Theorie zu Tage getreten sein.

Allerdings war es consequent, dass sich E. Haeckel im Anschluss an einen ihm von E. Metschnikoff gemachten Vorhalt, die Deutung ¹⁾ der Siphonophorenlarve als Meduse betreffend, von der Vogt-Leuckart'schen Theorie, deren eifriger Anhänger er bislang gewesen, zu der Medusen-Theorie bekehrte und in diese den Polymorphismus der ersteren übertrug. Indessen hätte man von ihm doch wenigstens die Darlegung der Gründe erwarten sollen, warum nicht ein schwimmender Polypenstock der phylogenetische Ausgang der Siphonophoren gewesen sein könne, umso mehr, als in jüngster Zeit mehrere Argumente zu Gunsten desselben und zur Widerlegung der Medusen-Theorie vorgebracht worden waren. Anstatt die von R. Leuckart, sodann von mir und Anderen hervorgehobenen Schwierigkeiten, welche die vorausgesetzte Dislocation zahlreicher Medusentheile dieser Lehre bereitet, zu beheben und die von mir erhobenen Einwürfe gegen die Annahme, dass die Geschlechtsform der Hydroidpolypen in ihrer vollendeten Gestalt als Meduse den Ausgangspunkt für die Entstehung der Siphonophoren gab, zu widerlegen, werden eine Reihe von Behauptungen als Axiome hingestellt und als Sätze im Schematismus der neuen Medusom-Theorie aufgenommen.

Womit beweist uns denn E. Haeckel, dass die primäre medusiforme Siphonophorenlarve palingenetisch zu beurtheilen sei und die Annahme einer weitgehenden Multiplication und Dislocation der einzelnen Medusen-Organe der Wahrheit entspreche? Und auf welche neue thatsächlichen Verhältnisse beruft er sich, wenn er als Schiedsrichter in dieser Hauptfrage die gegentheilige Ansicht, welche eine weitgehende secundäre Multiplication und Dislocation dieser Organe leugnet und die primäre medusiforme Larve für eine cenogenetische Form hält, als unrichtig verwirft? Oder ist es mehr als ein Axiom, von einer bilateralen Meduse als der primären Larve oder „Siphonula“ auszugehen, welche durch eine ventrale Schirmpalte und den Besitz eines einzigen Randfadens ausgezeichnet, einer uralten bilateralen, „Protomeda“ getauften Stammform der Anthomedusengruppe entsprungen sei? Seit wann ist denn im System Haeckel's

¹⁾ El. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Tom. XXIV, 1874, pag. 38.

die bilaterale Symmetrie, welche doch nach seiner sog. Gastraeatheorie in Folge kriechender Lebensweise entstanden sein soll, ein so uralter Charakter der Meduse geworden, deren ontogenetische Entwicklung am Hydroidstock auf eine regulär radiäre Grundform hinweist?

Mit einer solchen dogmatischen, jeder Erfahrung widerstehenden Behauptung erspart man sich freilich die Beantwortung der Frage¹⁾, auf welchem Wege Magenrohr und Fangfaden aus dem Centrum und vom Schirmrande hinweg an die Aussenseite des Medusenschirmes gelangt seien und welchen Vortheil diese Abweichung von der radiären Grundform für die Erhaltung des Organismus gehabt haben könnte, ohne zu bedenken, dass man damit den Knoten zerhauen hat, anstatt ihn zu lösen.

Nicht anders steht es mit dem zweiten Axiom, welches der Haeckel'schen Medusen-Theorie ihren besonderen Charakter verleiht, der Annahme einer zweiten, „Archimeda“ benannten uralten Stammform von octoradialen Bau aus der Trachymedusengruppe, um von derselben eine zweite medusiforme Larve, die „Disconula“, abzuleiten, welche im Besitze eines marginalen Tentakelkranzes, die Individuen des Stockes durch Knospung aus der Subumbrella erzeugt habe und den Ausgang für die Entwicklung der in Disconanthen umgetauften Discoideen (*Porpita*, *Velella*) darstellte. Durch diese Hypothese und die mit derselben ausgesprochene Supposition eines diphyletischen Ursprunges der Siphonophoren wird die Lehre Haeckel's allerdings zu einer neuen Abart der Medusen-Theorie, büsst jedoch zugleich in demselben Grade an Wahrscheinlichkeit ein, als die neue absonderliche Annahme willkürlich und unbegründet erscheint. Aus beiden Axiomen folgt die Trennung der Siphonophoren in zwei Hauptabtheilungen, die E. Haeckel als Siphonanthen und Disconanthen bezeichnet und von denen jene ihrem Ursprung nach auf die Anthomedusen, diese auf die Trachymedusen zurückzuführen sein würden. Die Unzulässigkeit dieser diphyletischen Ableitung wurde bereits von anderer Seite dargethan und auf die Widersprüche hingewiesen, welche sich für Bau und Entwicklung der Velellen aus der Anknüpfung an octoradiale Medusen ergeben würden.²⁾ Nicht nur,

¹⁾ Vergl. C. Claus, Ueber das Verhältniss von Monophyes zu den Diphyiden, sowie über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Siphonophoren. Arbeiten des zool. Instituts etc. Wien 1833, pag. 9.

²⁾ C. Chun, Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887—88 ausgeführte Reise. Sitzungsberichte der k. preuss. Akademie der Wissenschaften, Berlin 1888, XLIV, pag. 3, 4.

dass das Stadium der radiären Disconula erst auf einfacher gestaltete bilaterale Entwicklungsstadien folgt, welche es wahrscheinlich machen, dass hier eine ähnliche bilaterale Gliederung wie an Siphonanthenlarven vorausgeht, auch die Entstehungsweise des keineswegs unmittelbar auf die Medusenumrella zu beziehenden Mantels, sowie die Entwicklung eines reichen Gefässnetzes und kräftigen Muskelbelages auf der aboralen Fläche im Gegensatze zu der gefässlosen und muskelfreien Exumbrella der Meduse lassen sich mit Haeckel's Annahmen nicht vereinigen.

Gegen die Medusen-Theorie, in welcher Form und Modification sie auch vertreten werde, habe ich aber in meiner früheren Schrift noch ein anderes Argument verwerthet, welches von E. Haeckel gänzlich ignorirt worden ist. Ich bemerkte, „eine andere Betrachtung macht es unwahrscheinlich, dass die Geschlechtsform der Hydroidpolypen in ihrer vollendeten Gestalt den Ausgangspunkt für die Entstehung der Siphonophoren gab, da dieselbe ja ihrer ontogenetischen Entstehung nach durch Hydroidstöckchen vorbereitet wird, welche demnach auch bei einer durch Dislocation bestimmter Körperteile veränderten und zur Stammform der Siphonophoren gewordenen Meduse¹⁾ in deren Entwicklung hätten wiederkehren müssen.“ „Die directe Entwicklung (ohne Generationswechsel) einzelner Hydroid-Medusen²⁾ aber ist unbestritten eine erst später entstandene secundäre Zusammenziehung der Entwicklungsvorgänge, die wir deshalb gewiss nicht zum Ausgang der Ableitung zu nehmen berechtigt sind.“ Die Medusen-Theorie knüpft nun an diese secundäre, erst später entstandene hypogenetische Entwicklung der Stammform an, welche schon in der bilateralen (Siphonula) oder radialen (Disconula) Siphonophorenlarve als Meduse zur Wiederholung gelangt, lässt demnach die ältere und ursprünglich metagenetische Entwicklung der Meduse durch Hydroidstöcke gänzlich unberücksichtigt. Das ist der Schwerpunkt, aber auch der schwächste Punkt der Theorie, der zugleich den Gegensatz zur Hydroid-Theorie zum Ausdruck bringt. Diese knüpft an die ältere und ursprüngliche metagenetische Entwicklung der Stammform an und führt die so frühzeitig an

¹⁾ Wie sie Metschnikoff voraussetzt und auch E. Haeckel in seiner „Protomeda“ voraussetzt.

²⁾ Zu denselben gehören die Trachymedusen, also auch Haeckel's „Archimeda“.

der jungen Siphonophorenlarve hervortretende Aehnlichkeit mit einer bilateral gestalteten Meduse nur auf äusserliche, erst secundär entstandene Analogien zurück. Für sie erscheint die Siphonophorenlarve nicht als Wiederholung einer uralten, hypogenetisch sich fortpflanzenden, bilateralen Oceanide mit dislocirtem Magenrohr und Randfaden, welche durch fortgesetzte Knospung neuer Medusen und Medusentheile den polymorphen Stock erzeugt, sondern ein freischwimmendes Entwicklungsstadium des Hydroidstöckchens einer metagenetisch sich fortpflanzende Oceanide gab den Ausgang für die Entstehung der Siphonophoren, und zwar war die Behinderung an der Fixation die Ursache der ersten Veränderung, der Anlass zu einer Reihe von Umgestaltungen, welche dann auch die an dem Stocke hervorsprossende Geschlechtsmeduse betrafen. Natürlich muss es bei dem Mangel bestimmterer, etwa in Uebergangszuständen und Zwischenformen vorliegender Anhaltspunkte der Phantasie überlassen bleiben, sich das Bild der Veränderungen auszumalen, durch welche im phylogenetischen Process die einer *Hydractinia*- oder *Podocoryne*-Larve ähnliche Ausgangsform sich zur Siphonophore umgestaltet haben konnte. Nur in diesem Sinne ist der in meiner kleinen Schrift vorgelegte Versuch¹⁾ zu beurtheilen, als eine Vorstellung, welche dem Bilde der knospenden Meduse gegenüber mindestens gleiche Berechtigung hat. Der Ausgleich, den ich mit dieser Darlegung zwischen der Medusen- und Hydroid-Theorie versuchte, beruhte demnach auf dem Nachweise, dass während für die erstere die Auffassung der Siphonophore als polymorpher Thierstock keineswegs ausgeschlossen erscheint, auch die zweite Lehre eine in der Stammform bereits vorhandene Hydroidmeduse voraussetzt. Ich konnte der Medusen-Theorie darin Recht geben, dass sie an die Hydromeduse anknüpft, aber nicht darin beistimmen, dass sie diese schon in der primären Larve wiederholt findet und diese letztere palingenetisch beurtheilt. Dahingegen vertrat ich die Hydroid-Theorie, in deren Auffassung vom polymorphen Thierstock ich keinen Widerspruch zu der ersteren fand, mit Rücksicht auf den für die Entstehung behaupteten Ausgangspunkt der Siphonophore, welcher nicht in dem fertigen Hydroid-, sondern in dem

¹⁾ Ueber denselben wurde seinerzeit in der unter E. Haeckel's Aegide erscheinenden Zeitschrift „Kosmos“ ein Referat gebracht, dessen ablehnende Beurtheilung in sehr naiver Weise durch die geringe Grösse der gedachten Larven ausgebildeten Siphonophoren gegenüber, an denen doch die langsamen Abänderungen hätten auftreten müssen, begründet wurde.

freischwimmenden Larven-Stöckchen zu suchen ist. Nicht eine symmetrisch gewordene Meduse mit dislocirten Körpertheilen und hypogenetischer Entwicklung, sondern eine metagenetisch sich entwickelnde normal gestaltete Meduse wurde als Stammform vorausgesetzt und in deren schwimmendem Larvenstöckchen der Ausgang, beziehungsweise Anstoss zur Entstehung der Siphonophore erkannt.

Somit standen sich beide Lehren keineswegs mehr als Polyorgan- und Polyperson-Theorien schroff gegenüber und waren auch darin einander nähergeführt, dass ebenso seitens der letzteren die Abstammung von der Hydroidmeduse eingeräumt werden konnte. Die Mischung von Wahrheit und Irrthum war bereits, wenn auch in einer anderen Form und Richtung als in E. Haeckel's sogenannter Medusom-Theorie, zu klären versucht worden, und zwar zu Gunsten der Hydroidtheorie, welche die Siphonophore für „schwimmende Hydropolypenstöcke“ hält und die Medusenähnlichkeit der Larven aus cenogenetisch veränderten Zuständen ableitet. Nur insoweit war es erforderlich, die ursprüngliche, von R. Leuckart begründete Auffassung zu modificiren, dass an Stelle des Hydroidstöckchens, welches nach Ablösung von seiner Unterlage die pelagische Lebensweise angenommen und an der nach oben gewendeten Basis einen hydrostatischen Apparat gewonnen habe, die schwimmende, an der Fixation behinderte, aber nicht in der Ernährung gestörte Larve gesetzt und im Anschlusse an die erst in neuerer Zeit begründeten Anschauungen über das Verhältniss von Meduse zum Polypen die Abstammung der Siphonophore von der Meduse als dem Geschlechtsthier des Hydroidenstockes anerkannt wurde.

Was die neue Classification der Siphonophoren anbetrifft, welche E. Haeckel seinem Werke zu Grunde gelegt hat, so ergeben sich die Besonderheiten derselben zunächst als Consequenzen seiner Hypothese des diphyletischen Ursprunges. Die Siphonophoren werden zur Classe erhoben und mit Rücksicht auf die zweifache Abstammung in zwei Legionen oder Unterclassen getheilt. 1. In die von der hypothetischen Protomeda abzuleitenden Siphonanthen und 2. in die von der hypothetischen Archimeda entsprungene Disconanthen. Die erste Unterklasse zerfällt in die zu Ordnungen erhobenen Abtheilungen der Calyconectae, Physonectae und Cystonectae, welchen den bisher bekannten Gruppen der Calycophoriden, Physophoriden und Physaliden entsprechen und zu denen noch die Auronectae, eine Gruppe höchst merkwürdiger, seither unbekannt

gebliebener Tiefseeformen als vierte Ordnung hinzukommen. Die zweite Unterklasse enthält die einzige Ordnung der *Disconectae*, welche mit der als *Chondrophoriden* oder *Discoideen* bekannten vierten Siphonophorengruppe zusammenfällt. Da die Annahme einer besonderen Stammform für die von den Physophoriden leicht und ungezwungen ableitbaren Discoideen weder nothwendig noch begründet erscheint, wird die auf dieselbe gestützte Aenderung des Systemes, welche die Discoideen in ein gleichwerthiges Verhältniss zu der Gesamtheit aller übrigen Gruppen bringt, als eine durch den Sachverhalt keineswegs gerechtfertigte Neuerung zurückzuweisen sein. Nicht anders möchte es mit den zahlreichen neuen Bezeichnungen zu halten sein, durch welche E. Haeckel seiner bisherigen Gewohnheit folgend, eine Menge althergebrachter und in der Wissenschaft eingebürgerter Namen aus derselben ohne zureichenden Grund verschwinden lassen will. Nicht nur den Ordnungen, vielen Familien und Gattungen werden neue Bezeichnungen gegeben, sondern auch für die Theile und Anhänge der Siphonophoren ganz ohne Nöthigung und ohne vorhandenes Bedürfniss eine neue Nomenclatur eingeführt.

Der Fiction des Medusombegriffes entsprechend, werden alle Organe, welche ursprünglich einer Medusenperson zugehört haben sollen, als „*Medusom*“ zusammengefasst und palingene von cenogenen Medusomen unterschieden. Bei den ersteren sollen die Hauptorgane mehr oder weniger im ursprünglichen Zusammenhange geblieben, bei den letzteren in Folge cenogenetischer Wanderung mehr oder weniger dislocirt worden und eine secundäre Vermehrung gleichwerthiger Theile, eine „*Multiplication*“ der Organe eingetreten sein. Gruppen zusammengehöriger Medusome werden als *Cormidien* bezeichnet und diese falls sie durch freie Internodien getrennt sind und sich in metamerischer Aufeinanderfolge wiederholen, als *ordinate* (*Cormidea ordinata*), falls dieselben am Stamme zerstreut und ihre Organe von einander getrennt sind, als *dissolute* *Cormidien* (*Cormedia dissoluta*) unterschieden. Die Schwimmsäule heisst fortan „*Nectosom*“, der unterhalb derselben folgende Stamm „*Siphosom*“, die Schwimglocke „*Nectophore*“, der Magenschlauch oder Nährpolyp wird als „*Siphon*“, der Taster als „*Palpon*“ umgetauft, für den Fangfaden wird der Ausdruck „*Tentakel*“¹⁾, für die Endfäden

¹⁾ Ich habe in meinen Arbeiten wiederholt den Ausdruck *Tentakel* als synonym mit *Taster* in Anwendung gebracht, wie man ja auch die Fühler der Mollusken als *Tentakeln* zu bezeichnen pflegt. Für E. Haeckel, welcher mit *Ten-*

am Nesselknopfe „Tentillen“, für den Nebenfaden des Tasters „Palp akel“, für den tasterähnlichen Anhang mit terminaler Oeffnung „Cyston“, für das Deckstück „Bractee“, für den Geschlechtsgemmen tragenden Taster oder Magenschlauch „Gonostyl“, für die Geschlechtsgemme „Gonophore“ in Anwendung gebracht. An der Luftkammer oder Pneumatophore wird der Luftsack als „Pneumotosaccus“, die Luftflasche als „Pneumato-cystis“, deren unterer als Gasdrüse fungirender Theil als „Pneumodenia“ und dessen basale Oeffnung oder Trichterpforte als „Pneumatopyle“ bezeichnet. Dass E. Haeckel von der Kunstfertigkeit, neue zutreffende Namen zu bilden, einen sehr ausgedehnten, fast schrankenlosen Gebrauch macht, wird allerdings aus dem Umstande begreiflich, dass er dieselbe in hohem Grade besitzt und durch langjährige Uebung zu einer Specialität ausgebildet hat, in welcher ihn zur Zeit kein zweiter Gelehrter erreichen dürfte. Wenn nun auch nicht geleugnet werden kann, dass die Einführung neuer sachgemässer Benennungen manchen Vortheil bringt und insbesondere für die Conformität im Schematismus der Theorie und des Systemes unentbehrlich wird, so ist es doch ebenso unbestreitbar, dass dieselbe durch fortgesetzte Häufung der Synonyme eine in's Unbegrenzte wachsende Complication der Nomenclatur zur Folge hat, manche Verwirrung veranlasst und das Studium nicht erleichtert, sondern erschwert. Dieselbe erscheint daher nur da, wo es der Sachverhalt unbedingt erfordert, in massvoller Weise geübt, wohl am Platze, dagegen ohne vorhandenes Bedürfniss in massloser Weise übertrieben, entschieden von Uebel und in dem Falle geradezu verwerflich, wenn durch sie alte, nicht minder gute und durch die Person verdienter Autoren historisch gewordene Namen verdrängt und aus der Wissenschaft beseitigt werden.

Indessen erfährt unsere Kenntniss des Formengebietes durch E. Haeckel's Werk eine ganz ausserordentliche Erweiterung, indem unter 240 aufgeführten Arten mehr als 60 bisher unbekannte

takel den Senkfaden bezeichnet, gibt dieser verschiedene Gebrauch des Wortes Anlass zu dem logischen Schluss, „nicht selten seien die Palponen mit Tentakeln verwechselt (confused) worden. z. B. wiederholt von Claus selbst bei *Physophora*“ (Report, pag. 17, 193, 260). Ein Einblick in meine Arbeiten und insbesondere in die *Halistemmaschrift* (1878) überzeugt Jedermann sogleich, dass ich Tentakel mit Taster synonym gebrauche und mich beider Bezeichnungen abwechselnd bediene, dass also von einer Verwechslung mit dem Senkfaden gar nicht die Rede sein kann. Ueberdies ist es ganz und gar unverständlich, wie es möglich sein soll, die Taster zumal von *Physophora* mit den Senkfäden zu confundiren.

Arten, welche sich vorwiegend auf neue interessante Gattungen vertheilen, enthalten sind. Durch diese staunenswerthe Bereicherung des Materiales musste auch dem System eine entsprechende complicirtere Gestalt und reichere Gliederung erwachsen, und neben neuen Gattungen neue Kategorien höherer Ordnung, insbesondere Familien und Unterfamilien aufgestellt werden. Ohne Frage besitzt der specielle beschreibende Theil, der auch an Umfang bei weitem überwiegt, einen ungleich höheren Werth als der in den kurzen einleitenden Capiteln mehr aphoristisch behandelte allgemeine, im Sinne Haeckel's „philosophische“ Theil, welcher die Medusom-Theorie und das auf dieselbe gestützte System begründen soll. Ob freilich der Verfasser auch in jenem überall das Richtige getroffen hat und nicht gar oft zu weit gegangen ist, wird jetzt schon mit berechtigtem Zweifel gefragt und in Zukunft von späteren Untersuchungen entschieden werden können. Zahlreiche Neuerungen betreffen die Auflösung bisheriger Gattungen in zwei oder mehrere Gattungen, und zwar auf Grund geringfügiger, zu generischen Merkmalen kaum verwendbarer Unterschiede. Beispielsweise mag angeführt werden: Die Spaltung von *Physalia* in *Physalia* und *Caravella*, von *Alophota* in *Alophota* und *Arethusa*, sowie die an dieselbe anknüpfende Aufstellung zweier Unterfamilien; ferner die Auflösung von *Rhizophysa* nach ihren einzelnen Arten in die Gattungen *Aurophysa*, *Cannophysa*, *Linophysa*, *Nectophysa*, *Pneumophysa*, *Rhizophysa* und die Unterscheidung zweier Unterfamilien als *Cannophysiden* und *Linophysiden* nach Unterschieden, welche etwa die generische Trennung rechtfertigen. Gleiches gilt von der Spaltung der *Agalmidengattungen*, soweit zur Begründung derselben ausschliesslich die Gestalt der Tentillen verwerthet wurde (*Agalmopsis* — *Lychnagalma*; *Halistemma* — *Cupulita*; *Anthemodes* — *Cuneolaria*; *Agalma* — *Phyllophysa*; *Stephanomia* — *Crystallodes*).

Sodann scheint es mir ganz ungerechtfertigt, für die merkwürdigen, durch den Besitz der Aurophore charakterisirten Tiefseegattungen *Stephalia* (*Stephonalia*), *Auralia* und *Rhodalina* eine besondere Siphonophoren-Ordnung zu creiren, da diese Formen doch die Pneumatophore der *Physophoriden* (*Physonectae*) besitzen und nur durch die Verbindung des proximalen Abschnittes derselben mit einem Luft ausführenden Apparat (*Aurophore*) die ihnen eigenthümlichen Charaktere gewonnen haben, durch die sie sich als besondere *Physophoriden* gruppe erweisen.

Dass der eigenthümliche als *Aurophore* bezeichnete Apparat durch Umgestaltung einer Schwimmglocke entstanden sei, ist nicht nur nicht dargethan, sondern sogar sehr unwahrscheinlich, da man nicht einzusehen vermag, wie eine Schwimmglocke an die stets knospentreie Dorsallinie des Stammes gelangt sein konnte. Selbst wenn dieser merkwürdige Pneumoduct nach Analogie der Schwimmglocken-Anlage durch eine knospentartige Erhebung der beiden Zellenschichten des Stammes mit nachfolgender Entodermwucherung und Einstülpung des umlagernden Entoderms vorbereitet sein sollte, so wäre hiemit doch noch keineswegs der Beweis geführt, dass er nun auch durch Umgestaltung einer Schwimmglocke hervorgegangen sei, vielmehr würde die Deutung desselben als einer dem Bedürfnisse des Luftaustrittes entsprechenden besondern Differenzirung der Stammeswand am Lufttrichter der Pneumophore viel grössere Berechtigung haben. Indessen würde auch im ersteren Falle kein Grund zur Aufstellung einer besonderen Ordnung vorliegen.

Eine andere weit schwerer wiegende Ausstellung betrifft die Classification der *Calycophoriden* (*Calyconectae*), unter welchen die *Eudoxiden* und *Ersaeiden* mit ihren Gattungen und Arten als besondere Familien neben den *Monophyiden* und *Diphyiden* figuriren. Es ist geradezu ein fundamentaler Verstoss gegen den Begriff eines natürlichen, auf phylogenetischer Grundlage aufgebauten Systems, die selbstständig gewordenen Geschlechtsgenerationen von den sie aufammenden Generationen zu trennen und als besondere Arten eigenen Gattungen und Familien zu subsummiren, die neben den entsprechenden Kategorien der Ammengenerationen aufgenommen und aufgezählt werden. Nicht weniger als 25 Arten, 8 Gattungen und 2 Familien kehren somit zweimal und unter doppelten Bezeichnungen wieder. In der That würde eine derartige Verdoppelung gleichwerthiger Kategorien das auf Genealogie basirte natürliche System durch Dislocation und Wiederholung zusammengehöriger Glieder zu einem künstlichen schablonenmässigen Fachwerk herabsetzen. Fände dieses von E. Haeckel gegebene Beispiel Aufnahme und Nachahmung, die bei den vielen talentvollen Anhängern der Schule wahrscheinlich nicht lange ausbleiben dürfte, so würden wir bald dahin kommen, auch die analoge Umänderung z. B. des Cestodensystems, als consequenten und zeitgemässen Fortschritt gepriesen zu sehen. Nach dem vorliegenden Muster würden zunächst für die *Proglottiden* und *Strobiliformen*, dann auch für die *Cysticerken* besondere Familien ge-

gründet und dem Principe der Dislocation und Multiplication der Organe analog in Familien, Gattungen und Arten gegliedert werden. Es ist schwer, einen vernünftigen Grund ausfindig zu machen, welcher dem Autor Anlass zu einem so unbegreiflichen logischen Lapsus gegeben haben kann. Sollte es vielleicht die Conformität der Anordnung gewesen sein, welche der Schematismus der Classification verlangt? Die übrigen Ordnungen beginnen mit monogastrischen Familien, die Physonectae mit den Circaliden und Athoriden, die Cystonecten mit den Cystaliden, die Disconnectae sind ausschliesslich monogastrische Siphonophoren, so müssen auch an der Spitze der Calyconectae monogastrische Familien vorausmarschiren. Indessen hätte doch die Ungleichwerthigkeit der monogastrischen Familien auffallen müssen, indem dieselben in jenen Ordnungen die einfachsten und der Entwicklung nach ältesten Gattungen repräsentiren, während die Eudoxiden und Ersaeiden als metamere den sog. Prodoxien der polygastrischen Apolemiaden gleichwerthige Theilstücke die Endglieder der Entwicklung repräsentiren.

Inwieweit die Aenderungen, welche die Nomenclatur der Gattungen und Familien betreffen, Berechtigung haben, soll hier nicht weiter erörtert werden, nur eine Abweichung vom althergebrachten Gebrauche, welche sich E. Haeckel wie in früheren Werken, so auch in seinem Systeme der Siphonophoren erlaubt, mag erwähnt und als unstatthaft zurückgewiesen werden. Dieselbe betrifft das ganz neue Verfahren, an bereits bekannten, von früheren Autoren aufgestellten Arten, auf Grund der gewechselten Gattungsbezeichnung, den Namen des Autors zu streichen und an dessen Stelle den eigenen Namen als des Autors der neuen Gattung zu substituiren. Es ist das eine Lizenz, die sich, soweit mir bekannt, kein anderer Forscher herausnimmt, eine der Specialitäten Haeckel's, welche in Verbindung mit dem Principe, nach geringfügigen seither zur Unterscheidung der Arten benützten Unterschieden die Gattungen in neue zu spalten, dem Mihi des Systematikers Aussicht auf ein ganz neues höchst ergiebiges Feld eröffnet.

Wien, im December 1888.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [8_2](#)

Autor(en)/Author(s): Claus Carl [Karl] Friedrich Wilhelm

Artikel/Article: [Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren und deren phylogenetischer Ableitung. Eine Kritik von E. Haeckel's sog. Medusen-Theorie. 159-174](#)