

Ueber den Bau der Physaliden und der Röhrenquallen im Allgemeinen.

Von

Eud. Leuckart.

Mit der Tafel VI. Fig. I—VI.

Nachdem sich die zootomischen und embryologischen Forschungen seit einer Reihe von Jahren mit besonderer Vorliebe den niedern Thierformen zugewendet haben, giebt es auch unter den Wirbellosen nur noch wenige Gruppen, deren Organisation und Naturgeschichte wir geradezu dunkel heissen müssten. Zu diesen wenigen gehört vorzugsweise die Gruppe der Röhrenquallen (*Siphonophorae*).

Noch heute wissen wir über diese bizarren Geschöpfe wenig mehr, als was uns vor länger als zwanzig Jahren der treffliche *Eschscholtz* in seiner bekannten Monographie über die medusenartigen Strahlthiere mitgetheilt hat. Allerdings sind wir seither mit manchen neuen und wichtigen Beobachtungen (namentlich von *Olfers*, *Milne Edwards*, *Sars*) über dieselben bereichert worden, aber diese reichen noch keineswegs aus, um zu einem befriedigenden Abschluss über die Natur derselben zu gelangen. Mehr als jemals fühlen wir gegenwärtig die Lücken, die hier in unseren Kenntnissen obwalten, die Unsicherheit, mit der wir es versuchen, den Bau derselben aufzufassen und ihre einzelnen Organe zu deuten.

Bei solcher Sachlage ist es erklärlich, dass auch die neuern zootomischen Handbücher nur wenig Detailangaben über diese Geschöpfe enthalten, dass die Organisation derselben entweder völlig übergangen oder doch sehr lückenhaft und hypothetisch dargestellt wurde. Wenn ich diese merkwürdigen Thierformen hier zur Sprache bringe, so geschieht das mehr, um unsere Kenntnisse über dieselben zu sammeln, als zu bereichern, mehr, um sie der besondern Aufmerksamkeit der Forscher zu empfehlen, als einer vollständigen Analyse zu unterwerfen.

Die Untersuchungen, welche ich über diese Thiere anstellen konnte, beschränken sich auf Physaliden und Veellen, die schon seit vielen Jahren in Spiritus aufbewahrt, aber sehr wohl erhalten waren. Von den erstern untersuchte ich namentlich *Physalia utriculus* Eschsch., die von *Olfers*¹⁾ als eine eigene Art (*Ph. Eschscholtzii*) von der *Ph. Lamartineri* Til. (*Medusa utriculus* Gmel.), mit der sie *Eschscholtz*²⁾ für identisch hält, abgetrennt wurde und von allen bekannten Arten durch einen „langen, fleischigen, rüsselförmigen Fortsatz“ an dem mit Saugröhren besetzten sog. hintern Blasenende ausgezeichnet ist.

Was ich an diesen Thieren beobachtete, wird der nachfolgenden Darstellung zu Grunde gelegt werden.

Der Körper der Physaliden besteht bekanntlich aus einer sehr ansehnlichen gestreckten Luftblase, die an der einen Seite einen Längskamm trägt und an der untern Fläche mit zahlreichen in Form und Function von einander abweichenden Anhängen versehen ist.

Die Blase wird aus zwei derben, dicht an einander anliegenden Häuten gebildet, zwischen denen nur an der untern Fläche, wo die Anhänge befestigt sind, ein grösserer Zwischenraum bleibt. Von hier aus gelingt es ohne grosse Mühe, die innere Haut in Form eines geschlossenen, mit Luft gefüllten Sackes herauszuschälen. Nur am Vorderende findet sich an einer kleinen circumscribten Stelle eine förmliche Verwachsung zwischen beiden Häuten. Man überzeugt sich auf solche Weise, dass der blasenartige Körper der Physaliden (wie auch schon *Eschscholtz* und *von Olfers* sehr richtig angaben) aus zwei in einander eingeschachtelten Säcken gebildet ist, von denen der innere den äussern bis auf jenen Zwischenraum an der untern Fläche vollkommen ausfüllt. Der innere dieser beiden Säcke (Fig. I. c, im Querdurchschnitt) ist der Luftbehälter, die sog. Schwimmblase, während der äussere (Ibid. a.) die Leibeswand darstellt. Den Zwischenraum zwischen beiden (Ibid. d.) werden wir später als Leiheshöhle kennen lernen.

Die äussere Leibeswand ist von grosser Festigkeit und Elasticität und erinnert in ihren physikalischen Eigenschaften an die Schwanzblase der Cysticereen. In Essigsäure quillt sie auf und wird durchsichtig, ohne jedoch ihre histologische Beschaffenheit auffallend zu verändern. Durch weitere Behandlung lässt sie sich leicht in drei auf einander gelagerte Schichten trennen. Die oberste dieser Schichten von allen die ansehnlichste, ist deutlich muskulös. Sie besteht aus breiten Längsfasern, die sehr regelmässig neben einander liegen, hier und da auch wellenförmig oder im Zickzack gebogen sind. Die unterste Schicht ist gleichfalls faserig, jedoch sind ihre Elemente weniger deutlich und quer verlaufend. Zwischen beiden liegt eine dünne structurlose Schicht,

¹⁾ Abhandlungen der Berl. Akad. aus dem Jahre 1831. S. 189.

²⁾ System der Akalephen. S. 163.

in der sich zahlreiche langgestreckte Zellen unterscheiden lassen, die fast alle in schräger Richtung verlaufen und unter sich canalförmig zusammenhängen. Sie enthalten einen granulirten Inhalt und ausserdem noch viele kleine Körnchen mit starkem Lichtbrechungsvermögen. Ueber die Natur dieser Gebilde habe ich nicht in's Reine kommen können. Tilesius¹⁾ will an der Blase ein zartes Gefässnetz beobachtet haben, jedoch bezweifle ich, dass dieses sich auf jene Canäle zurückführen lasse.

Der Kamm ist ein integrierender Theil dieser Körperhaut und kann als eine Duplicatur derselben betrachtet werden (Fig. I. e.). Zwischen den beiden Lamellen desselben bleibt ein Hohlraum, der aber nicht die ganze Länge continuirlich durchzieht, sondern durch eine Anzahl von queren Scheidewänden, die schön bei äusserer Betrachtung (Fig. II.) sichtbar sind, in eine entsprechende Menge von blindsackartigen Kammern oder Fächern getheilt ist.

Diese Scheidewände werden vornehmlich durch die untere Muskelschicht der Leibeswand gebildet, deren Elemente hier aus ansehnlichen balkenförmigen Querfasern, die selbst wiederum aus feinen Fibrillen zusammengesetzt werden, bestehen. Die Länge der einzelnen Scheidewände ist sehr verschieden und abwechselnd bald grösser, bald kleiner.

Nach diesen Verschiedenheiten lassen sich vier Gruppen von Scheidewänden unterscheiden. Die erste Gruppe enthält die längsten, welche die ganze Höhe des Kammes von der Firste bis zum Fusse durchsetzen. Solcher Scheidewände (Fig. II. a.) zähle ich sechs bei unserer Art, eine Zahl, die trotz den Grössenunterschieden (ich untersuchte Individuen von 2—3½") des Körpers constant zu sein scheint²⁾. Diese sechs Scheidewände theilen die Höhle des Kammes in sieben hinter einander liegende Fächer. Ein jedes dieser Fächer ist in der Mitte durch eine Scheidewand zweiten Grades, die von der Firste bis zur halben Höhe reicht (Ibid. b.), nochmals getheilt. Auf solche Weise entstehen vierzehn Fächer in der Höhle des Kammes, und diese Zahl vermehrt sich durch fernere Wiederholung der dichotomischen Theilung bis zu 28 und 56. Die letzten Scheidewände sind die kürzesten, wenig mehr, als Einschnürungen an der äussersten Firste des Kammes.

Die Lage des Kammes, so giebt man gewöhnlich an, ist auf der Oberfläche der Blase. Diese Angabe ist indessen sehr wenig genau. Wenn man wenigstens die Anheftungsstelle der Anhänge als maassgebend betrachtet und die entgegenliegende Fläche als obere bezeich-

¹⁾ Krusenstern's Reise um die Welt. Bd. 3. S. 34.

²⁾ Hiernach scheint dieser Charakter für die Artenbestimmung nicht ohne Bedeutung. Bei einer *Ph. Arethusa* zählte ich 12 solcher Scheidewände, womit auch die Angaben und Abbildungen von v. Olfers übereinstimmen.

net, so liegt der Kamm (vergl. Fig. I.) horizontal und an der einen Seite, von der untern Fläche kaum weiter als von der obern entfernt. Bei den von *Eschscholtz* beobachteten Exemplaren war es mit einer einzigen Ausnahme die rechte Seite, welche den Kamm trug (wenn man das mit Anhängen verschene Blasenende als hinteres betrachtet), während von meinen Exemplaren umgekehrt nur ein einziges diese Lage darbietet. Die übrigen (drei) besitzen den Kamm an der linken Seitenfläche (wie es bei *Ph. pelagica* immer der Fall sein soll). Jedenfalls geht hieraus hervor, dass derartige Abweichungen keineswegs selten sind. Bei den Velellen haben *Chamisso*¹⁾ und *Eschscholtz*²⁾ dieselbe Beobachtung gemacht, und links gewundene Schnecken sind ja bekanntlich, wenigstens in manchen Arten, sehr häufig.

Die Luftblasenwand ist weit zarter als die äussere Körperhaut, aber immer noch derb und fest. Sie erscheint unter dem Mikroscope fast structurlos, nur hier und da, gleich einer Chitinmembran feingestrichelt, ohne dass man jedoch von eigentlicher Faserbildung sprechen könnte. Auch sie wird durch Essigsäure nur wenig verändert.

Die Form der Luftblase wiederholt im Allgemeinen die Form des Körpers. Sie liegt ja, wie schon erwähnt wurde, mit Ausnahme der untern Fläche, überall fest an der äussern Körperwand. Bei der Bildung des Kammes betheiligt sie sich insofern, als sie in die einzelnen Fächer eine entsprechende Anzahl von blindsack- oder darmförmigen Verlängerungen hineinschickt, die sich in ihrer Gestalt nach der Beschaffenheit der einzelnen Scheidewände richten und die innern Hohlräume vollständig ausfüllen. Bei einem Druck auf die Luftblase füllen sich diese Blinddärnchen und blähen den Kamm auf, während sie sich wiederum in die Blase entleeren, sobald die Muskelfasern des Kammes auf sie einwirken. Natürlich kann solche Einwirkung vermittelt der Scheidewände weit vollkommener geschehen, als es ohne diese der Fall sein würde, und in diesem Umstand scheint jene Bildung des Kammes auch wirklich ihre physiologische Begründung zu finden.

Ueber die Bedeutung der Luftblase will ich hier nichts Ausführliches hinzufügen. Es ist leicht einzusehen, dass dieselbe einen hydrostatischen Apparat zur Erleichterung und Veränderung des specifischen Gewichtes darstelle.

Ist sie mit Luft gefüllt, so ragt der Körper der Physalien über die Wasseroberfläche hervor. Er vermag nur dann unterzusinken, wenn entweder die Luft im Innern um so viel zusammengedrückt wird, dass das specifische Gewicht des Wassers das des Körpers übertrifft, oder wenn die Luft nach aussen ausgetrieben wird. Ob aber beides ge-

¹⁾ Nova Act. Leopold. T. X. p. 363.

²⁾ A. a. O. S. 170.

schehen kann, ist noch ungewiss. Aber auch sonst vermag der Apparat gewisse Leistungen zu entfalten. Je nach der Vertheilung der Luft in Blase und Kamm wird der Schwerpunkt eine verschiedene Stelle finden. Bei ausgedehntem Kamm wird dieser fast senkrecht aus dem Wasser hervorragen. In dieser Lage soll er nach Art eines Segels als Locomotionsorgan wirken¹⁾. Ist die Luft aus dem Kamm in die Blase entleert, so wird diese weiter hervortauchen, und die Anhänge werden dem Zuge ihrer Schwere ungehindert folgen. Sie werden sich senkrecht stellen, während der Kamm sich horizontal auf die Wasseroberfläche auflegt.

Auch bei den übrigen Siphonophoren ist ein solcher hydrostatischer Apparat bekanntlich ganz allgemein verbreitet, obgleich derselbe an Entwicklung und relativer Grösse ausserordentlich wechselt. Nur bei *Veleva* (und *Porpita*) ist derselbe noch so ansehnlich, dass diese Thiere dadurch, wie die Physalien, an der Oberfläche des Wassers festgehalten werden. Der Luftapparat der *Veleva* ist aber nicht mehr eine Blase, sondern durch Abplattung in eine ovale Scheibe verwandelt. Auch ist der Luftraum nicht mehr eine einfache Höhle, sondern durch eine Menge concentrischer Scheidewände in Kammern oder kreisförmige Gänge getheilt, die nur noch vermittelst besonderer Oeffnungen unter sich communiciren²⁾, wie man schon daraus abnehmen kann, dass sie sich alle von einer einzigen Kammer aus füllen lassen. Die Wandungen dieses Apparates sind weit fester als bei *Physalia*, hornartig³⁾, häufig von bräunlicher Farbe und homogener Structur. Die Scheibe ist fast von der Grösse des Körpers und an der obern Fläche mit einem diagonalen senkrechten Kamm versehen, der übrigens der Luftzellen entbehrt und ganz solide ist. Wie der Kamm der *Physalia* soll er als Segel zur Bewegung dienen.

Bei den übrigen Siphonophoren ist der Luftraum wieder eine einfache, meist flaschenförmige Höhle von geringer Grösse, die in dem obern Ende des Körpers (des sog. Reproductionskanales) eingebettet liegt. Obgleich sie den Körper nicht mehr an der Oberfläche des Wassers festzuhalten vermag, wird sie doch jedenfalls das obere Körperende in seiner Lage erhalten, nach den wechselnden Zuständen der Ausdehnung und Contraction auch noch immer verändernd auf das specifische Gewicht einwirken können.

Nur bei den *Diphyiden* scheint ein solcher Apparat zu fehlen; dafür sollen diese aber im obern Ende der Leibeshöhle sehr gewöhnlich einen kleinen Luftraum enthalten⁴⁾.

¹⁾ *Eschscholtz a a. O. S. 6.*

²⁾ *Delle Chiaje, anim. senza vert. della Sicilia citer. T. IV. p. 106.*

³⁾ Mit grossem Unrecht bezeichnet man diese Blase als „knorplicht.“

⁴⁾ *Will, Horae Tergestinae. Pag. 78.*

Ob die Physalien die Luft aus ihrer Blase herausdrücken können, ist noch zweifelhaft, wie ich oben erwähnt habe. *Eschscholtz* beschreibt allerdings an dem vordern freien Körperende eine besondere zu diesem Zwecke dienende Oeffnung¹⁾, allein von *Olfers*²⁾ ist die Communication derselben mit dem Luftsack in Abrede gestellt worden. Die Stelle dieser Oeffnung ist an meinen Exemplaren sehr deutlich. Sie liegt in der Richtung des Kammes und etwa 4''' von dem papillenförmig vorspringenden fleischigen Körperende entfernt. Aeusserlich erscheint sie als eine kleine scheibenförmige Verdickung, die von stärker entwickelten sphincterartigen Muskelfasern herrührt und eine kleine Grube im Mittelpunkte besitzt. Wenn man berücksichtigt, dass an eben dieser Stelle der oben erwähnte Zusammenhang zwischen Luftblase und Leibeswand stattfindet, so scheint die Vermuthung von *Eschscholtz* gewiss nicht ohne anatomische Begründung. An meinen Spiritusexemplaren war diese Oeffnung übrigens geschlossen. Trotz allem Drucke vermochte ich keine Luft aus der innern Blase hervorzutreiben, aber auch nicht aus der Leibeshöhle, in welche doch nach *Olfers* jene Oeffnung hineinführen soll.

Auch bei *Stephanomia*³⁾ und *Agalmopsis*⁴⁾ sind neuerlich solche Ausführungsöffnungen an der Luftblase sehr wahrscheinlich gemacht. Ebenso bei *Physophora*⁵⁾. *Verella* besitzt zwischen seinen Saugröhren zahlreiche kleine tracheenartige Röhrchen⁶⁾, die aus der untern Fläche des pneumatischen Apparates hervorkommen und nach aussen münden.

Eine zweite Oeffnung, die man bei *Physalia* am entgegengesetzten Körperende beobachtet haben wollte⁷⁾, suchte ich vergebens. Der rüsselförmige Fortsatz enthält eine blindgeendigte enge Höhle, die eine Fortsetzung der Leibeshöhle ist. Die Wandungen derselben sind von ausserordentlicher Dicke, wie sich denn überhaupt die ganze untere Körperfläche, so weit die Anhänge ansitzen (bei unserer Art etwa der hintere Drittheil) durch eine stärkere Entwicklung der muskulösen Leibeswand auszeichnet.

Diese äussern Körperanhänge bilden, namentlich bei den grössern Individuen, einen sehr ansehnlichen Haufen von vielen hundert gruppenweise neben einander stehenden Theilen. Nach den Verschiedenheiten der Form und Function muss man in diesen zunächst die sog. Saugröhren (Fänger Til.) und Tentakel von einander unterscheiden.

1) A. a. O. S. 459.

2) A. a. O. S. 467.

3) *Milne Edwards*, in den *Annal. des sc. nat.* 4841. T. XVI. p. 418.

4) *Sars*, *Fauna littoralis Norvegiae*. t. S. 33.

5) *Krohn*, im *Archiv f. Naturgesch.* 4848. I. S. 30.

6) *Eschscholtz*, a. a. O. S. 7 und 457.

7) *Blainville*, *Manuel d'actinologie*. p. 446

Die Saugröhren (Fig. I. f. Fig. III.), aus denen die bei Weitem grössere Menge dieser Anhänge besteht, erscheinen als kurze muskulöse Röhren, die am Ende eine trompetenförmige Oeffnung besitzen. Ihre Wandungen lassen deutliche Längsfasern und Ringsfasern erkennen. Die letztern bilden namentlich im Unkreis der Oeffnung einen förmlichen Sphincter.

Die Mitte dieser Saugröhren ist gewöhnlich etwas bauchig erweitert und von bräunlich grauer Färbung. Bei näherer Betrachtung sieht man hier eine Anzahl kleiner dunkler Flecke, die auf der innern Fläche aufsitzen und von haufenförmig (zu sog. Zotten v. *Olf.*) vereinigten, theilweise pigmentirten Zellen herrühren. Solche Zellenhaufen scheinen in den Saugröhren vieler Röhrenquallen vorzukommen und sind namentlich bei *Stephanomia* von *Milne Edwards* beschrieben, hier aber als Eier und weibliche Geschlechtsorgane¹⁾ gedeutet. *Sars*, der dieselben bei *Agalmopsis* fand, hat bereits auf die Unzulässigkeit dieser Ansicht aufmerksam gemacht. Und wirklich fehlen den betreffenden Zellen auch alle diejenigen Charaktere, welche die Eier sonst vor den übrigen verwandten Elementen auszeichnen. Nach Lage und Anordnung scheint der Apparat weit eher zur Gallenbereitung bestimmt zu sein.

Die innere Höhle der Saugröhren ist vollkommen einfach, wie bei allen Siphonophoren, ohne vorspringende Scheidewände. Sie wiederholt die Form der jedesmaligen Anhänge, ist, wie diese, in der Mitte am weitesten, oben und unten verengt. Das obere Ende führt — wie bei den langgestreckten Röhrenquallen in den sog. Reproduktionskanal — in den untern zwischen Luftblase und Körperwand gelegenen Raum (Fig. I.), der also allen Saugröhren gemeinsam ist. Nach den Angaben von *Eschscholtz* und *Olfers* sollen die Saugröhren unserer Art isolirt²⁾ neben einander entspringen, nicht mehrere zusammen von einem gemeinsamen Stamme, wie bei *Ph. Arethusa*. Allein diese Behauptung ist unrichtig. Auch bei *Ph. utriculus* sind dieselben (zu 4—6—8 und noch mehr) büschelförmig vereinigt.

Die einzelnen Röhren eines solchen Büschels haben nun aber keineswegs immer dieselbe Grösse und Ausbildung. Man findet manche, die der Endöffnung (des Mundes) noch entbehren, andere, die blosse flaschenförmige oder ovale, oft sehr kleine bläschenförmige Hervorragungen (Fig. III. a. b) bilden. Dass aber diese Anhänge wirkliche, wenn gleich unvollständig entwickelte, Saugröhren sind, geht theils aus ihrem Zusammenhang, theils auch daraus hervor, dass man die mannfach-

¹⁾ Auch, wie es scheint, von *v. Hasselt* bei *Physalia*. Vergl. Allgem. Konst. en Letter bok 1822. II. Brief an *v. Swinderen*.

²⁾ Nur *Eisenhardt* (Nov. Act. Leop. T. X. p. 421.) bezweifelt die Einfachheit der Saugröhren bei *Ph. Lamertineri*. „*Brachia basi simplicia* (?)“ steht hier unter den Charakteren.

sten Uebergänge und Zwischenstufen zwischen beiden Formen vorfindet. Auch die gallenbereitenden Zellenhaufen lassen sich schon frühe, schon bei sehr kleinen bläschenförmigen Anhängen erkennen.

Unter solchen Umständen leidet es wohl keinen Zweifel, dass die Zahl der Saugröhren auch bei *Physalia* (wie bereits bei *Agalmopsis*), *Diphyes* u. s. w. beobachtet ist, wie ich es gleichfalls bei *Vetella* sehe, im Laufe der Zeit durch eine Knospenbildung sich allmählig vergrössert.

Diese Neubildung geschieht vornehmlich in der Peripherie der Anhänge und am hintern Ende der Blase. Der rüsselförmige Fortsatz ist fast ausschliesslich mit kleinen mundlosen Saugröhren versehen, die um so weniger entwickelt erscheinen, als sie sich der Spitze nähern.

Die Tentakel sind lange Fäden, die über die Saugröhren sehr weit hervorragen. Sie erscheinen in zweierlei Formen, als grössere sog. Senkfäden und kleinere sog. Fühlfäden, wie es auch bei einigen andern Röhrenquallen (namentlich *Stephanomia*) der Fall ist.

Die letztern (Fig. I. g) sind, bei *Ph. utriculus* wenigstens, die häufigeren. Sie stehen zerstreut hier und da unter den Saugröhren und werden zu einfachen und feinen unverästelten Fäden gebildet, die in ihrer ganzen Länge mit zahlreichen, mehr oder minder dicht an einander gereiheten Kügelchen und Knöpfchen besetzt sind.

Die weitere Untersuchung lässt in diesen Fühlfäden deutliche Röhren erkennen, deren Wandungen von Längsfasern gebildet werden. Die kleinen Knöpfchen sind excentrische Verdickungen, deren äussere Fläche von zahlreichen Fadenzellen (Angelorganen) bedeckt ist¹⁾. Ein Theil dieser Fadenzellen, die so gross sind, dass sie selbst dem unbewaffneten Auge nicht entgehen, und in jeder Hinsicht den von *Wagner*²⁾ abgebildeten Angelorganen von *Pelagia noctiluca* gleichen, zeigen den nach aussen hervorstülpten Faden. Da in diesem Fall die Spitze des Fadens gewöhnlich zwischen den übrigen Zellen hängen bleibt und die anhängende Kapsel als ein mehr oder minder lang gestieltes Köpfchen hervorragt, so konnte es geschehen, dass *v. Olfers* dieselben zu einer Zeit, in der man von den Angelorganen überhaupt noch Nichts wusste³⁾ als schmarotzende Vorticellen beschrieb und (sonst aber ganz trefflich) abbildete⁴⁾.

Die obersten dieser Knöpfchen sind die kleinsten. Man darf wohl

1) Solche Fadenzellen fehlen gewiss bei keiner einzigen Röhrenqualle, finden sich aber überall, wie es scheint, an den Fangfäden. Hier fand ich sie auch bei *Vetella* in grosser Menge über die ganze Oberfläche verbreitet.

2) *Icon. zootom.* T. XXXIII. Fig. XI.

3) Schon *Tilesius* (a. a. O. p. 72. 78.) behauptete übrigens, dass das Brennen der *Physalien* von kleinen Härchen herrühre, die in Bündeln auf den Kügelchen der Fangfäden aufsässen.

4) A. a. O. Taf. II. Fig. 8.

hieraus abnehmen, dass der Wachstum der Fäden und die Vermehrung ihrer Knöpfchen vornehmlich an der Wurzel vor sich gehe.

Wie die Höhle der Saugröhren, so mündet auch der Längskanal der Fühlfäden (die aber gewiss nicht blos zum Fühlen, sondern auch zum Ergreifen und Festhalten der Beute dienen) in den Leibesraum unter der Luftblase. An der Mündungsstelle derselben hängt noch ein kleines langgestrecktes Bläschen, das mit einem unentwickelten mundlosen Saugröhrchen die grösste Aehnlichkeit hat (F. I. k), durch den Mangel der Leberzellen im Innern aber verschieden ist.

Dass die sog. Senkfäden (Fig. I. und IV. h) sich eigentlich blos durch ihre sehr viel beträchtlichere Grösse von den feinem Tentakeln unterscheiden, ist früher schon von *v. Olfers* sehr richtig angegeben worden. Auch sie bestehen im Wesentlichen aus einem einzigen hohlen Faden mit zahlreichen Knöpfchen, die an der einen Seite auf demselben aufsitzen; aber Faden und Knöpfchen sind weit grösser und die letztern überdies weit zahlreicher. Sie drängen sich dicht an einander, so dass sie sich abplatten und an dem zusammengezogenen Faden eine besondere gekräuselte Schnur darzustellen scheinen. Die Köpfchen tragen Angelorgane, wie bei den feineren Fäden und machen dadurch den ganzen Apparat zu einer sehr wirksamen und gefährlichen Waffe¹⁾.

An der Wurzel dieser Senkfäden findet sich gleichfalls ein besonderer cylindrischer Anhang (Fig. I. IV. i), hier aber von einer so ansehnlichen Grösse, dass er an Länge und Weite selbst die grössten Saugröhren übertrifft. Sonst aber gleicht er diesen so sehr, dass die ältern Beobachter bis auf *Eschscholtz* ihn davon überhaupt nicht unterschieden. Er mündet gemeinschaftlich mit dem Senkfaden in die Leibeshöhle; oder vielmehr richtiger, der Senkfaden entspringt aus der Wurzel desselben (Fig. IV.), und zwar als ein einfacher Canal, der sich allmählig verdickt und eben so allmählig sich mit seinen Knöpfchen besetzt.

Die kleinern Exemplare von *Ph. utriculus* besitzen nur einen einzigen solchen Senkfaden, der etwa die Mitte von allen Anhängen einnimmt. Bei den übrigen finden sich im Umkreis desselben noch 4—5 Tentakeln, die an Grösse und Bau zwischen den beiderlei Formen derselben die Mitte halten, und hierdurch wohl sehr überzeugend den blos graduellen Unterschied derselben darthun.

Die Tentakelblase, an deren Spitze ich eben so wenig, als von *Olfers*, jemals eine Oeffnung antraf, muss ich mit *Eschscholtz*²⁾ als einen Flüssigkeitsbehälter betrachten, der nach Art der Ambulacrabläschen bei den Echinodermen die Füllung und Ausdehnung der Fangfäden

¹⁾ Vergl. *Bennet* in den *Proc. zool. Soc.* 4837. p. 43.

²⁾ *A. a. O.* S. 8

vermittelt. Nach *Eschscholtz* finden sich dieselben Apparate auch bei *Apolemia*, *Hippopodius* und *Physophora*¹⁾. *Stephanomia* und *Agalmopsis* sollen (nach *Milne Edwards* und *Sars*) ebenfalls besondere contractile Flüssigkeitsbehälter besitzen, die aber nicht an der Wurzel der Tentakel anhängen, sondern isolirt zwischen den einzelnen Saugröhren befestigt sind²⁾.

Die Saugröhren und Tentakel (oder Fangfäden), die wir in dem Voranstehenden beschrieben haben, bilden die vorzüglichsten, in manchen Fällen sogar die alleinigen Anhänge der Physalien. Ebenso ist es bei den übrigen Röhrenquallen³⁾. Nur darin findet sich häufig eine Abweichung, dass diese Anhänge nicht von einander getrennt entspringen, wie bei den Physalien und den sonstigen mit Tentakelbläschen versehenen Arten, sondern unter sich verbunden sind, indem die Fangfäden aus der Wurzel der einzelnen Saugröhren hervorkommen; dass sie häufig auch noch von besonderen knorplichen (?) Deckschuppen einzeln umgeben sind.

Die gegenseitigen Lagenverhältnisse dieser Anhänge zeigen gleichfalls manche Verschiedenheiten. Bei *Physalia* trafen wir dieselben hafenweise neben einander. Offenbar ist dieser Umstand eine unmittelbare Folge der eigenthümlichen blasenförmigen Körpergestalt. So oft diese wiederkehrt (bei den *Velelliden* und *Physophora*), ist die Lage der Anhänge dieselbe.

Wo dagegen der Körper, wie bei den meisten Siphonostomen, durch Längs Streckung zu einem kanalformigen Rohre geworden ist (einem sog. Reproductionskanal, der mit der Blase der Physalien übereinstimmt⁴⁾), sind die Anhänge aus einander gertückt und in ziemlich regelmässigen Abständen dem Körper angeheftet. Diese langgestreckten Formen der Röhrenquallen — auch *Physophora*, dessen oberes Körperende gleichfalls canal förmig ausgezogen ist — besitzen an dem oberen

¹⁾ Mit Unrecht hält hier aber *Eschscholtz* (Ebendas. S. 444) die äussern Anhänge für die Tentakelbläschen. Wie aus der Beschreibung von *Philippi* (*Müller's Archiv* 1843. S. 64.) hervorgeht, sind es vielmehr die innern, die mit den Fangfäden zusammenhängen.

²⁾ Vielleicht lassen diese Gebilde aber auch eine andere Deutung zu. Bei *Stephanomia* sind dieselben vielleicht proliferirende Individuen — s. a. spätere Anmerkung — bei *Agalmopsis* vielleicht unentwickelte Saugröhren, die zwischen den andern entstehen.

³⁾ Man beschreibt auch eine Anzahl von Röhrenquallen mit nur einer einzigen Saugröhre (*Ersaea* u. s. w.). Diese Formen sind aber so dubiös, dass wir sie in unserer weitem Darstellung ausser Acht lassen. Schon *Sars* (a. a. O. S. 45.) hat darauf aufmerksam gemacht, dass manche dieser Thiere abgerissenen Stücken anderer Siphonostomen auf das Täuschendste ähneln. Andere sind vielleicht unausgebildete Individuen, die später eine grössere Anzahl von Saugröhren bekommen.

⁴⁾ Vergl. meine *Morpholog. der wirbellosen Thiere*. S. 72.

Ende des Körpers, in dem die Luftblase enthalten ist, noch einen besonders locomotiven Apparat, von dem bei *Physalia* (und *Velella*) keine Spur vorhanden ist, der hier auch gegen die Entwicklung der Luftblase und des Segels geradezu unbrauchbar sein würde. Dieser Apparat besteht bekanntlich aus einer wechselnden Anzahl von glockenförmigen Anhängen, den sog. Schwimmglocken.

Durch die Vereinigung und die oft sehr beträchtliche Anzahl aller dieser Anhänge wird nun der Körper der Röhrenquallen zu einem sehr complexen Organismus, dessen einzelne Theile man in sehr verschiedener Weise aufgefasst hat.

Die älteren Zoologen betrachteten die Röhrenquallen als einfache Thiere mit mannfach wiederkehrenden verschiedenen Organen. Namentlich gilt dieses auch für unsere Physaliden, bei denen man sogar eine besondere zwischen den Anhängen versteckte einfache Mundöffnung (os inferum, subcentrale) gefunden haben wollte, der die Nahrungsmittel durch die fadenförmigen oder armartigen Greifapparate (Tentakel und Saugröhren) zugeführt werden sollten¹⁾. Auch noch späterhin hielt man die Physaliden für einfache Thiere, obgleich man sich überzeugen musste, dass jener einfache Mund fehle und dass die Nahrung durch die Saugröhren aufgenommen würde.

Die einzelnen Saugröhren wurden jetzt zu Deglutitionsorganen erhoben. Man stützte sich auf die Analogie mit den Rhizostomeen, deren Verdauungsapparat ja gleichfalls durch eine Anzahl verästelter Röhren nach aussen führe. Namentlich suchte *Eisenhardt*, der den Bau der Rhizostomeen in einer eigenen Monographie vortrefflich beschrieben hat, diese Analogie durch eine detaillirte Vergleichung der beiderlei Formen durchzuführen²⁾. Die Blase sollte dadurch entstehen, dass der Hut von *Rhizostoma* nach oben angeklappt und zusammen gewachsen sei. Die gemeinschaftlichen Wurzeln der einzelnen Saugröhrenbüschel erklärte er für eben so viele Mägen, die durch ihre grössere Anzahl übrigens schon eine gewisse Vielfachheit im Bau der Physaliden anzeigen sollten. Der centrale Leibesraum unter der Luftblase, in welche diese Wurzeln hineinmündeten, war *Eisenhardt* unbekannt geblieben, sonst würde er auch wohl unserer *Physalia*, wie der *Rhizophysa* (*Epibolia*) *Chamisso* u. s. w., einen einfachen Magen mit vielen (büschelweis entspringenden) Saugröhren beigelegt haben.

Durch die Untersuchungen von *Eschscholtz* und *v. Olfers* wurden unsere Kenntnisse vom Bau der Physaliden bedeutend gefördert³⁾, nament-

¹⁾ Derselbe Irrthum kehrte für *Physophora* bei *Philippi* (a. a. O.) wieder.

²⁾ A. a. O. S. 413.

³⁾ Die abenteuerlichen Ansichten von *Blainville* (*Dict. des sc. nat.* T. LX. Art. *Zoophytes*) bedürfen nach den Bemerkungen von *v. Olfers* keiner weitern Widerlegung. *Blainville* machte die Physaliden zu Gasteropoden, die nament-

lich auch durch die Beobachtung, dass nicht blos die Aufnahme, sondern auch die Verdauung der Nahrungsmittel im Innern der einzelnen Saugröhren vor sich gehe.

Die Physaliden (und überhaupt alle Röhrenquallen) wurden nun auf solche Weise zu Geschöpfen mit vielen glockenförmig herabhängenden Mägen und eben so vielen Mundöffnungen gemacht.

Ist diese Ansicht richtig — und nur vereinzelte Stimmen haben sich vorzüglich in neuerer Zeit für einzelne Röhrenquallen (*Delle Chiaje* für *Physophora*, *Lamarck* und *Milne Edwards* für *Stephanomia*, *Sars* für *Agalmopsis*, *C. Vogt* für *Diphyes*) dagegen erhoben — so stehen die Siphonophoren durch solchen Bau ganz isolirt unter den übrigen Thierformen.

Wo sonst eine mehrfache Magenbildung vorkommt, findet sich immer nur eine einzige Mundöffnung und ein einziger Darm, an dem diese Mägen, als innere Erweiterungen, ansitzen. Ein Thier von mehrfacher Mundöffnung kennen wir sonst überhaupt nicht. Auch die Rhizostomeen besitzen nur einen einzigen Mund, wie *Eisenhardt* selbst schon nachgewiesen hat¹⁾, der nur dadurch vor dem entsprechenden Theile der übrigen Scheibenquallen und überhaupt aller übrigen Thiere sich unterscheidet, dass er nicht unmittelbar nach aussen führt, sondern mit einer Anzahl von röhrenförmigen Aufsätzen versehen ist, die in den Blättern der einzelnen Arme durch vielfache Oeffnungen ausmünden, um den aufzunehmenden Stoffen eine möglichst grosse Menge von einzelnen Berührungspunkten zu bieten. Diese Saugröhren sind blosse Leitapparate, nicht Mägen, wie die sog. Saugröhren der Siphonophoren und auch morphologisch von denselben vollkommen verschieden.

Betrachten wir die Röhrenquallen als einfache Thiere, so können wir mit gleichem Rechte auch die Hydroidenstücke als einfache Thiere ansehen, ja, wir müssen es, wenn wir consequent sein wollen. In beiden Fällen haben wir eine Anzahl von Mundöffnungen und eine entsprechende Menge von röhren- oder glockenförmigen Mägen, deren hintere Enden in einen gemeinsamen von dem gemeinschaftlichen Körper umschlossenen Raum hineinführen. Die Verschiedenheiten, die zwischen beiden Gruppen obwalten, beziehen sich nur auf die verschiedene Lebensweise, welche dieselben führen. Die festsitzenden Hydroiden haben kurze Tentakel im Umkreis der einzelnen Mundöffnungen. Bei den schwimmenden Röhrenquallen sind dafür lange Fäden vorhanden, die

lich dem Gen. *Glaucus* nahe stehen sollten. Der Kamm muss die Rolle des Fusses übernehmen, die Anhänge werden zu Kiemen gemacht, die Luftblase zu einem Magen!! Auch für Leber und Herz und innere Genitalien ist dabei natürlich in gebührender Weise gesorgt worden.

¹⁾ A. a. O. S. 392.

an der Wurzel der einzelnen Saugröhren oder besonderer Tentakelbläschen aufsitzen. (Ein ganz ähnlicher Unterschied ist zwischen den Tentakeln der festsitzenden Anthozoen und schwimmenden Medusen.) Der Körper der Hydroiden ist baumartig verästelt und trägt die einzelnen Magenröhren an den Enden seiner Zweige, während er bei den Röhrenquallen eine einfach cylindrische und selbst blasenartig zusammengezogene Masse bildet, von der die Magenröhren herabhängen. (Bekanntlicher Weise wächst die Schwierigkeit der Bewegung mit der Grösse der Widerstandsfläche gegen das umgebende Medium und deshalb würde ein baumartig verästelter Leib sich mit derselben Kraft nur langsamer bewegen lassen als ein einfacher Cylinder.) Dass endlich die hydrostatischen und sonstigen locomotiven Organe den Hydroiden abgehen, kann uns am wenigsten überraschen. Ihre Anwesenheit bei den Röhrenquallen hat zunächst eine Beziehung auf die Ortsbewegung dieser Thiere.

Jedermann kennt nun aber gegenwärtig die Hydroidenstücke als Thiercolonieen¹⁾, die durch Knospenbildung sich allmählig vergrössern. Dass die Röhrenquallen auch in dieser Hinsicht nicht verschieden sind, ist schon oben erwähnt worden. Die Zahl ihrer Saugröhren ist in beständigem Wachsen.

Unter solchen Umständen sind wir gewiss vollkommen berechtigt, die Saugröhren der Siphonophoren für Einzelthiere, die Siphonophoren selbst für Thierstücke zu halten²⁾.

Nicht ohne Absicht habe ich unter den zu Colonieen vereinigten Thieren gerade die Hydroiden benutzt, um die zusammengesetzte Individualität der Siphonophoren nachzuweisen. Wenn wir auch einstweilen davon absehen, dass sich später vielleicht noch eine weitere Verwandtschaft dieser Thiere mit den Hydroiden ergeben wird, so muss jene Vergleichung sich deshalb empfehlen³⁾, weil der innere Bau in beiden Thiergruppen die grösste Analogie zeigt.

Die verdauende Höhle der Einzelthiere bei den Hydroiden ist bekanntlich eine blosse Aushöhlung des Körperparenchyms; nicht ein besonderer Darm, der von eigenen freien Wandungen umschlossen wäre, sondern eine blosse Leibeshöhle⁴⁾, deren innere Bekleidung man höchstens als ein Leberepithelium bezeichnen darf. Und ebenso ist es bei den Siphonophoren.

¹⁾ Wie dieses noch vor wenigen Decennien bestritten werden konnte, zeigen die Bemerkungen von *Schweigger* (Nat. der scoletlosen ungegl. Thiere. S. 342, mit denen man die Gegenbemerkungen von *Meyen* (Nov. Act. T. XVI. p. 172 vergleichen möge.

²⁾ Schon an einem andern Orte (Morphologie der wirbellosen Thiere. S. 27) habe ich den Nachweis versucht, dass die Siphonophoren zusammengesetzte Thiere seien.

³⁾ *Lindes*. S. 25.

Ueberdies ist die verdauende Höhle in beiden Fällen vollkommen einfach, ohne jene radiären Dissepimente, die sonst bei den Quallen und Anthozoen von der peripherischen Körperwand in die Leibeshöhle vorspringen.¹⁾

In beiden Fällen führt endlich diese verdauende Höhle der einzelnen Individuen in einen gemeinsamen Leibesraum, der den mit Wasser vermischten Chylus enthält und nach dem Vorgange von *Will* und *v. Siebold* in neuerer Zeit gewöhnlich als sog. Wassergefässsystem bezeichnet wird. Aus diesem Raume werden alle einzelnen Körpertheile mit der Ernährungsflüssigkeit durchtränkt. Dass die Bewegung des Chylus in dieser Leibeshöhle auch bei den Siphonophoren (wie bei den Hydroiden) durch Hülfe eines Flimmerepitheliums geschieht, unterliegt wohl keinem Zweifel, obgleich die Anwesenheit desselben auf dem Wege der directen Beobachtung erst bei *Diphyes* nachgewiesen²⁾ worden ist. Für *Physalia* und *Agalmopsis* lassen die Angaben von *Olfers*³⁾ und *Sars*⁴⁾ dasselbe vermuthen. Die Bewegung im innern der kleinsten durchsichtigen Anhänge des Körpers, von der sie berichten, wird wohl kaum auf andere Weise erklärt werden können.

Man hat darüber gestritten, ob diese gemeinschaftliche Leibeshöhle der Siphonophoren durch eine eigene Oeffnung nach aussen führe. Die Annahme von *Olfers*, als fände sich bei *Physalia* eine solche Oeffnung (eine Art *Anus Olf.*), ist schon oben beleuchtet worden. Bei *Physophora* ist neuerlich von *Philippi* eine weite zwischen den Anhängen versteckte Oeffnung der Leibeshöhle beschrieben und als Mundöffnung gedeutet worden. Mit dieser Auffassung kann ich so wenig übereinstimmen, dass ich sogar die ganze betreffende Oeffnung nur für eine zufällige Verletzung ansehen möchte. Auch bei *Veleva* hat man die Existenz einer solchen Oeffnung vermuthet und auf der Spitze des grossen centralen Körperanhanges gesucht⁵⁾, aber diese Oeffnung ist in Wirklichkeit eine Mundöffnung, der Anhang eine sog. Saugröhre, wie wir später noch einmal zu erwähnen Gelegenheit haben werden. Da die Angaben von der Existenz solcher besonderen Leibesöffnungen auf die angegebenen Fälle sich beschränken, diese aber nichts weniger als begründet sind, so darf man wohl kein Bedenken tragen, die gemeinsame

¹⁾ Wie ich schon mehrfach hervorgehoben habe (*Morpholog.* S. 43 ff. Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere von *Frey* und *Leuckart.* S. 4 und 32), stimmen diese beiden Gruppen in den Grundzügen ihres Baues vollkommen überein, so dass sie in einem natürlichen Thiersysteme unmöglich zwei getrennte mit den Echinodermen zu einer gemeinsamen Abtheilung vereinigte Gruppen bilden können.

²⁾ Von *Will*, l. c. p. 77.

³⁾ A. a. O. S. 460.

⁴⁾ A. a. O. S. 55.

⁵⁾ *v. Siebold*, *Vergl. Anat.* S. 63. Anm. 8.

Leibeshöhle der Siphonophoren (wie der Hydroiden) für geschlossen zu halten. Nur die Mundöffnungen der Einzelthiere vermitteln die Communication derselben mit der Aussenwelt.

Das obere Ende der gemeinsamen Leibeshöhle (das wir dem untern — oder hintern — Wurzelende bei den Hydroiden zu vergleichen haben) enthält, wie wir schon früher erwähnt haben, die Luftblase mit einer besondern von der Leibeshöhle abgeschiedenen Höhle. Bei den Diphyiden, bei denen die Luftblase fehlt, ist das Ende der Leibeshöhle erweitert. Ohne allen hinreichenden Grund hat man diese Erweiterung als einen besondern Apparat gedeutet. *Eschscholtz* bezeichnet dieselbe (noch am richtigsten vielleicht) als Saftblöhle, während *Meyen*¹⁾ darin ein Excretionsorgan und *Will* eine Athemböhle sieht.

Wenn wir nun jetzt, nachdem wir die sog. Saugröhren der Siphonophoren als Einzelthiere kennen gelernt haben, auf die übrigen Anhänge dieser Geschöpfe noch einen Blick werfen, so muss uns auffallen, dass manche derselben mit den eben genannten Theilen eine unverkennbare Analogie besitzen.

Zunächst die Tentakelbläschen, von denen wir, wenigstens bei *Physalia*, gesehen haben, dass sie durch Form und Bau und Zusammenhang mit der gemeinschaftlichen Leibeshöhle sich unmittelbar an die Saugröhren anschliessen. Der bedeutendste Unterschied zwischen beiden besteht darin, dass die Tentakelbläschen der Mundöffnung entbehren. Aber auch dieser Unterschied ist kein absoluter, da den jungen unentwickelten Saugröhren die Mundöffnung in gleicher Weise abgeht.

Schon *Olfers* hat sich aus solchen Gründen dahin entschieden²⁾, dass die Tentakelbläschen geränderte Saugröhren seien. Und die Annahme einer solchen morphologischen Identität der Saugröhren und Tentakelbläschen ist mir um so weniger zweifelhaft, als wir — was schon oben erwähnt wurde — auch wirklich beobachten, wie die Stelle dieser Tentakelbläschen in sehr vielen Röhrenquallen von wirklichen ausgebildeten Saugröhren vertreten ist.

Consequenter Weise müssen wir jetzt auch natürlich die Tentakelbläschen für Einzelthiere ansehen, die allerdings in physiologischer Hinsicht nicht so vollständig zu einer Individualität gekommen sind, wie die Saugröhren. So auffallend dieser Umstand auch ist, so enthält er doch keineswegs eine Widerlegung unserer Ansicht. Wir wissen ja, wie einzelne morphologisch übereinstimmende Theile so ausserordentlich häufig in eine verschiedene Beziehung zur Oekonomie des Organismus getreten sind und demgemäss eine verschiedene Gestaltung empfangen haben. Ein Blick auf die Extremitätenbildung der Wirbel-

¹⁾ Nov. Act. Leop. T. XVI. p. 208.

²⁾ A. a. O. S. 463.

thiere oder die Segmentanhänge der Articulaten liefert uns in dieser Hinsicht die überzeugendsten Beispiele. Und in ähnlicher Weise, wie sich die einzelnen homologen Organe zu einem einfachen Organismus verhalten, verhalten sich auch die Einzelthiere zu einem zusammengesetzten Organismus, einem Thierstocke. Die Erhaltung des Ganzen, des Individuums wie der Familie, stellt bestimmte Anforderungen an die einzelnen Glieder, die, nach den Umständen, durch mehr oder minder abweichende Leistungen erfüllt werden.

In dem Pflanzenreiche ist es ausserordentlich häufig, dass die einzelnen zu einem sog. Gewächse mit einander verbundenen Individuen, die Sprossen, eine solche verschiedene Beziehung zu dem ganzen Stocke darbieten und je nach dieser ihrer Beziehung in verschiedener Weise entwickelt sind ¹⁾. Bei den Thierstöcken ist diese Erscheinung freilich sehr viel seltener, aber doch keineswegs vollkommen unerhört. So wissen wir namentlich schon seit längerer Zeit, dass unter den Hydroiden keineswegs überall die einzelnen Individuen eines Stockes dieselbe Form und Bedeutung besitzen, dass vielmehr die Aufgabe der Ernährung und Prolifiration in verschiedener Weise über dieselben vertheilt ist ²⁾. Wir müssen hier zwischen den ernährenden und proliferirenden Einzelthieren ³⁾ unterscheiden — und in ähnlicher Weise unterscheiden wir nun zunächst bei Physalia u. a. Siphonophoren zwischen den ernährenden und chylomotorischen Individuen. Dass ich die Tentakelbläschen als [chylomotorisch bezeichne, wird gerechtfertigt erscheinen, sobald man berücksichtigt, dass die Flüssigkeit, durch welche die Tentakel ausgedehnt werden, dieselbe ist, welche die Leibeshöhle erfüllt, also Chylus mit Wasser vermischt. Auch dadurch wird diese Bezeichnung sich noch besonders empfehlen, weil sie nicht blos die Tentakelbläschen umfasst, sondern auch die von den Tentakeln abgetrennten Flüssigkeitsbehälter, die bei Agalmopsis und Stephanomia beschrieben sind, und die wir in gleicher Weise für Einzelthiere ansehen müssen.

Wenn wir uns nun in solcher Weise mit dem Gedanken vertraut gemacht haben, dass die verschiedenen Individuen der Siphonophorenstöcke, je nach ihrer Bedeutung für den Haushalt der ganzen Familie, in wechselnder Weise entwickelt sein können, so wird es vielleicht nicht allzu gewagt erscheinen, wenn wir in den Kreis dieser Einzelthiere auch die sog. Schwimmglocken aufnehmen.

¹⁾ Vergl. *Braun*, Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur. S. 72.

²⁾ Vergl. meinen Aufsatz über die Naturgesch. der Hydroiden in den oben erwähnten Beiträgen von *Frey* und *Leuckart*. S. 49.

³⁾ Diese proliferirenden abweichend gestalteten Individuen sind auch nach der Entdeckung der zusammengesetzten Individualität der Hydroiden noch lange Zeit für blosse Organe (Eibehälter) angesehen worden.

Es ist bekannt, dass diese Gebilde von ihrem Mutterkörper sich sehr leicht abtrennen, und lange Zeit, gleich selbstständigen Geschöpfen, sich fortbewegen, und dass dieselben in diesem Zustand von vielen Zoologen auch wirklich als eigene Thierformen betrachtet und beschrieben sind (siehe Gen. Pyramis Otto, Gleba Otto, Plethosonia Less., Cuneolaria Eysenh. u. a.). Wir wollen nun zwar diese irrthümliche Annahme nicht geradezu als einen Beweis für die Richtigkeit unserer Auffassung anführen, allein die Beobachtungen, durch welche dieselbe veranlasst wurde, scheint uns bei der Frage nach der Natur dieser Gebilde nicht ohne Bedeutung.

Auch die Form dieser Schwimmglocken dürfen wir nicht ausser Acht lassen. Namentlich möchten wir die Aehnlichkeit derselben mit der glockenförmigen Körperscheibe mancher Discophoren hervorheben, die gewissermaassen in ähnlicher Weise dadurch wiederholt wird, wie die Form der Hydroidenköpfe durch die sog. Saugröhren. Die grossen Gestaltverschiedenheiten zwischen den Saugröhren und den Schwimmglocken wollen wir allerdings nicht verkennen, aber diese wurden — wenn wir beide einmal als morphologisch übereinstimmende Glieder ansähen — aus den verschiedenen Leistungen derselben sich erklären lassen. Sie werden aus diesen mit gleicher Nothwendigkeit sich ableiten lassen, wie die Formverschiedenheiten zwischen den beweglichen Scheibenquallen und den festsitzenden Hydroidenköpfen, an denen dieselben hervorknospen.

Halten wir den Vergleich der Schwimmglocken mit den Scheibenquallen, so wie der Saugröhren mit den Hydroidenköpfchen fest, so wird auch in der Befestigungsweise dieser beiderlei Anhänge an dem gemeinsamen Körper eine völlige Uebereinstimmung sich kundthun. Der gewölbte Rücken der Discophoren entspricht bekanntlich dem hintern Ende der Hydroidenköpfchen, wie die Entwicklung der erstern bei dem Hervorknospen sehr deutlich nachweist. Wenn wir also sehen, dass die Schwimmglocken mit ihrer Spitze, die Saugröhren mit ihrer Basis festsitzen, so werden wir darin jetzt ein völlig analoges Verhalten erblicken.

Dass die Schwimmglocken der Siphonophoren des nutritiven Apparates der Scheibenquallen entbehren, kann uns bei ihrer Vereinigung mit einer grossen Menge anderer Einzelthiere nicht überraschen. Sie haben die ausschliessliche Aufgabe der Locomotion, wie die Saugröhren die der Ernährung, und werden aus den Vorräthen gespeist, welche die letzteren zusammenbringen und in der gemeinsamen Leibeshöhle deponiren. Von hier entstehen besondere gefässartige Seitenkanäle, die in den Wandungen der Schwimmhöhle (dem Körperparenchym der Schwimmglocken) sich verästeln.

Um endlich die Analogie der Schwimmglocken und der Saugröhren

auch durch die Entwicklungsgeschichte zu unterstützen. wollen wir noch anführen, dass die ersteren (wenigstens da, wo sie in grösserer Anzahl vorhanden sind) durch Knospenbildung, gleich den Saugröhren, sich vermehren¹⁾, dass beiderlei Anhänge in den ersten Stadien ihrer Bildung unter sich vollkommen übereinstimmen. Auch die Schwimmglocken sind im Anfang einfache kleine mit Flüssigkeit gefüllte Anschwellungen, die bei *Agalma* und *Rhizophysa* von *Eschscholtz* sogar für chylomotorische Bläschen gehalten werden konnten²⁾.

Will man die Deutung der Schwimmglocken als locomotorischer Individuen einer Siphonophorencolonie³⁾ nicht gutheissen, so muss man dieselben als Anhänge von untergeordneter morphologischer Dignität als Organe ansehen. Aber da tritt dann der Umstand hindernd entgegen, dass dieselben als selbstständige Anhänge an dem gemeinsamen Staume aufsitzen und keinerlei anatomische Relation zu den übrigen Einzelthieren haben, wie die Tentakel und Deckblättchen, mit denen sie in diesem Falle in dieselbe Kategorie gehören würden.

Mit vollem Rechte dürfen wir unter solchen Umständen wohl die Behauptung aussprechen, dass die Siphonophoren nicht bloss zusammengesetzte Thierstöcke, sondern auch Colonien mit polymorphen Individuen seien.

Die Geschlechts- und Fortpflanzungsverhältnisse der Siphonophoren haben wir im Voranstehenden absichtlich ohne Berücksichtigung gelassen. Sie sind ausserordentlich dunkel und erst in neuerer Zeit durch die wichtigen Beobachtungen von *Sars* theilweise aufgeheilt worden.

Nur bei wenigen Siphonophoren kennt man Gebilde, die man als Geschlechtsorgane betrachtet hat. So namentlich bei unserer *Physalia*, wo dieselben als besondere röthlich gefärbte Träubchen⁴⁾ zwischen den einzelnen grössern Saugröhren versteckt sind (Fig. III).

Mit Hülfe eines Stieles, so sieht man bei näherer Betrachtung, sind diese Träubchen dem Halse der einzelnen Saugröhren (Fig. V.) und zwar gewöhnlich in mehrfacher Anzahl verbunden. Der Stiel ist hohl und zeigt zahlreiche unregelmässige Verästelungen, deren Zweige in ebenso viele längliche blindgeschlossene Schläuche oder Bläschen auslaufen (Fig. VI. a). Dass diese Schläuche bloss unentwickelte Saugröhren sind, wie schon *v. Olfers*⁵⁾ bemerkte, wird durch die Anwe-

¹⁾ *Sars*, l. c. p. 37.

²⁾ *Eschscholtz* a. a. O. S. 11.

³⁾ So viel mir hekannt ist, hat allein bis jetzt *C. Vogt* (Zoolog. Briefe. S. 141) die Vermuthung ausgesprochen, dass die sog. Schwimmglocken als locomotorische Individuen einer Siphonophorencolonie anzusehen sein möchten.

⁴⁾ Nach ältern vollkommen unrichtigen Ansichten sollten die Fuhlfäden oder gar die blinddarmförmigen Fortsätze der Luftblase in das Innere des Kammes Geschlechtsorgane sein.

⁵⁾ A. a. O. S. 160.

senheit der Leberzellenhaufen (Zotten Olf.) im Innern ausser Zweifel gesetzt.

In einem jeden dieser Träubchen haben wir also ein Saugröhrenbüschel. Was nun dieses aber von den übrigen Büscheln auszeichnet, ist nicht blos die geringere Grösse und unvollständige Entwicklung der Einzelthiere, sondern namentlich auch die Anwesenheit von zahlreichen kleinen Bläschen (Fig. VI.), die auf den verästelten Stielen aufsitzen und durch Form und Menge zum grossen Theil das traubenförmige Aussehen der einzelnen Büschel bedingen. Bald sind diese Bläschen eiförmig oder kugelförmig, bald (und besonders gilt dieses von den grössern) am äussersten Ende abgeflacht und selbst mit einem grubenförmigen Eindruck versehen, von glockenartiger Gestalt.

*Eschscholtz*¹⁾ betrachtet diese Träubchen als die junge Brut der Physalien und führt für diese Deutung vornämlich den Umstand an, dass sie sich (bei Berührung u. s. w.) ablösen. In den einzelnen Theilen derselben glaubt er sogar schon die hauptsächlichsten Organe der jungen Physalia (Blaskörper mit Tentakel und Saugröhre!) zu erkennen. Doch mit Recht hat schon *v. Olfers*²⁾ hiergegen hervorgehoben, wie jene Theile mit diesen Organen (so lange sie wenigstens noch am Mutterkörper anhängen) nicht die geringste Aehnlichkeit besitzen.

Auch *v. Olfers* hält übrigens diese Träubchen für Keimbündel, glaubt aber nur die einzelnen Bläschen derselben als Keime der spätern Seeblasen betrachten zu dürfen. Diese Anhänge, so meint er, nehmen allmählig eine kolbige (oder vielmehr, wie wir angaben, glockenförmige) Gestalt an und fallen dann entweder allein oder etwa in Verbindung mit einem der kleinen Saugröhrchen ab, um späterhin in neue Physalien sich umzubilden.

Der feinere Bau dieser Bläschen und namentlich auch die Beschaffenheit ihres Inhaltes ist von *v. Olfers* leider nicht weiter beschrieben worden. Da meine eigenen Untersuchungen darüber zu keinem weiteren Resultate führten, sind wir in der Deutung dieser Anhänge auf die Analogie mit den entsprechenden Bildungen der verwandten Thiere angewiesen.

Ganz ähnliche bläschenförmige Anhänge sind in neuerer Zeit so häufig bei den Siphonophoren beobachtet, dass wir die allgemeine Verbreitung derselben wohl vermuthen dürfen. So sind sie namentlich bei *Diphyes* (von *Meyen*), bei *Stephanomia* (von *Milne Edwards*), *Verella* (von *Hollard*), *Physophora* (von *Philippi*), und *Agalmopsis* (von *Sars*) aufgefunden worden.

Bei allen den genannten Thieren sind nun im Innern dieser Bläs-

¹⁾ A. a. O. S. 159.

²⁾ A. a. O. S. 165.

chen bald Eier, bald Spermatozoen beobachtet, so dass wir vollkommen berechtigt zu sein scheinen, diese Bläschen entweder für die Genitalien der Siphonophoren zu halten, oder — wie *Milne Edwards* für *Stephanomia* vorschlug — für die geschlechtlich entwickelten Individuen des Thierstockes.

Aber trotzdem wird diese Deutung wieder zweifelhaft, sobald wir durch die Beobachtungen von *Sars*¹⁾ erfahren, dass diese sog. Bläschen bei *Diphyes* allmählig sich zu einer vollkommenen Scheibenqualle ausbilden²⁾, dass auch bei *Agalmopsis* dicht neben den mit Geschlechtscontentis (Eiern) erfüllten Bläschen die Production einer Scheibenquallenbrut vor sich gehet. Die auf solche Weise entstandenen Medusen entbehrten bei den beobachteten Formen der Bandfäden und Gehörorgane; noch im Zusammenhange mit den Siphonophorenstöcken bildeten sie im Innern Geschlechtsstoffe, schwammen aber lebendig umher, sobald sie sich zufällig abgelöst hatten. Man sollte nach diesen Beobachtungen fast schliessen, dass das freie Leben derselben nur kurze Zeit währt, wie es auch für manche an bestimmten Hydroiden aufgekannte Scheibenqualen sehr wahrscheinlich ist.

Jedenfalls aber zeigen diese wichtigen Beobachtungen, dass die Siphonophoren nur mit Unrecht bisher als ausgebildete selbstständige Thierformen betrachtet wurden, dass sie, gleich den Hydroiden, mit denen sie ja auch in den Grundzügen ihres Baues, wie wir gesehen haben, vollkommen übereinstimmen, bloss anfängende Larven von Scheibenqualen darstellen.

Sind diese Beobachtungen nun aber richtig — und wir haben bei der bekannten Solidität der von *Sars* publicirten Untersuchungen um so weniger Grund, daran zu zweifeln, als die betreffenden Beschreibungen und Abbildungen eine grosse Umsicht und Genauigkeit verrathen — so müssen jene vorher erwähnten Bläschen in einem andern Lichte erscheinen.

Zunächst wird man der Vermuthung Raum geben müssen, dass sie die unentwickelten Knospen der spätern Scheibenqualen darstellen. Bei den *Diphyiden* ist die allmählige Umwandlung derselben in diese entwickelten Thierformen durch die directe Beobachtung dargethan. Dass dieselbe auch in andern Fällen stattfindet, dafür spricht namentlich die glockenförmige Gestalt, die ich an den grössern dieser Bläschen bei

¹⁾ A. a. O. S. 43.

²⁾ Schon *Meyen* (a. a. O. S. 244. Tab. XXVI. Fig. 6. 7) hat an diesem sog. „Eibehälter“ das Ringgefäss und die radiären Gefässe der Scheibenqualen gesehen, aber für Muskeln gehalten, die zur Austreibung der jungen Brut bestimmt seien. Auch *C. Vogt* (a. a. O.) scheint hier die Production solcher Akalephen beobachtet zu haben, halt dieselben aber (Fig. 130. g) für Schwimmglocken der Einzeltiere.

Physalia und in derselben Weise bei *Veleva* beobachtet habe, und die Beschreibungen von *Edwards*, der an den mit Spermatozoen angefüllten sog. Bläschen die radiären Gefässe der Scheibenquallen aufgefunden hat¹⁾ ohne jedoch darauf irgend ein Gewicht zu legen. Auch die Bewegungen der Bläschen, die man mehrfach beobachtete, so wie die Leichtigkeit, mit welcher dieselben sich von ihrer Anheftungsstelle lösen, scheinen darauf hinzudeuten, dass unter der Bezeichnung von „Bläschen“ oftmals die jungen Scheibenquallen mit andern weniger entwickelten Knospen zusammengeworfen seien.

Es soll damit aber keineswegs gesagt sein, dass diese Bläschen nun in allen Fällen, wo man das Innere derselben mit Geschlechtsstoffen gefüllt sah, bereits zu vollständigen Scheibenquallen sich ausgebildet hätten, und die eigenthümliche Beschaffenheit derselben durch Unvollständigkeit der Beobachtung nur verkannt wäre. *Sars* selbst beschreibt ja neben den mit Spermatozoen versehenen Scheibenquallen von *Agalmopsis* noch einzelne mit „eiertigen Zellen“ erfüllte Bläschen. Es ist freilich nicht ganz sicher nachgewiesen, dass diese eiertigen Körperchen wirkliche Eier gewesen seien. Man könnte sie auch vielleicht als Entwicklungszellen deuten und die betreffenden Bläschen wären dann noch unentwickelte Scheibenquallen.

Die merkwürdigen Erfahrungen an den Hydroiden, dass diese Knospen sich nicht in allen Fällen zu vollständigen Quallen entwickeln, sondern oftmals verkümmern, trotzdem aber im Innern Spermatozoen oder Eier erzeugen (eine Erscheinung, die bei unserer *Hydra* ganz constant und ausschliesslich vorzukommen scheint), müssen uns jedoch hier vorsichtig machen. Es ist ja nicht im Geringsten unwahrscheinlich, dass auch bei den Siphonophoren solche Verkümmern in grösserer oder geringerer Ausbreitung stattfindet²⁾ und solche verkümmerte Quallen (blosse mit Geschlechtscontentis erfüllte Bläschen) mögen es dann gewesen sein, welche von manchen Beobachtern beschrieben wurden.

Doch dem sei, wie ihm wolle. So Vieles ist gewiss, dass diese Bläschen keine Geschlechtsorgane darstellen, sondern mehr oder minder entwickelte Individuen einer zweiten Generation, die an denselben auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospenbildung entstehen und zu einer geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt sind, während die Röhrenquallen beständig geschlechtslos bleiben.

Dass diese Bläschen bei *Physalia* traubenförmige Anhänge zu bilden scheinen, rührt, wie gesagt, daher, dass dieselben an besonderen

¹⁾ L. c. Pl. 40 Fig. 1.

²⁾ Schon bei einer andern Gelegenheit (in den *Gotting. Gel. Anz.* 1847. S. 4917) habe ich mich in solchem Sinne über diese sog. Geschlechtsorgane geäussert.

kleinen büschelförmig verästelten Saugröhren hervorknospen. Wo diese Bläschen in ähnlicher Weise beisammenstehen (z. B. bei *Stephanomia*), wird man wohl gleichfalls dieselbe Beziehung zu gewissen Einzelthieren¹⁾ vermuthen dürfen. Bei *Velella* und *Diphyes* ist die Bildungsstätte der Scheibenquallenknospen an deutlichen Saugröhren.

Auch in dieser Hinsicht ist die Analogie der Siphonophoren und Hydroiden unverkennbar. Bei den letztern bilden die Einzelthiere die Bildungsstätte der hervorknospenden Medusen. Wie aber von dieser Regel auch Ausnahmen stattfinden können, bei *Perigonimus*, wo die Individuen der zweiten Generation an dem gemeinsamen Körperstamme²⁾ hervorkommen, so scheint es auch bei einigen Siphonophoren der Fall zu sein, namentlich bei *Agalmopsis*, deren Scheibenquallen gleichfalls, getrennt von den Saugröhren, auf dem sog. Reproductionscanale aufsitzen.

Aber die proliferirenden Saugröhren (der *Physalia* sind nur sehr wenig entwickelt. Sie sind klein und entbehren der Mundöffnung. Man könnte freilich annehmen, dass dieselben nach vollkommener Reife und Ablösung der Akalephenbrut allmählig wüchsen und sich weiter ausbildeten, allein die Angaben von *Eschscholtz* und *v. Olfers*, nach denen sie häufig mit den einzelnen Gemmen zugleich abfallen, ist uns zu auffallend, als dass wir die Vermuthung unterdrücken sollten: diese Individuen hätten mit der Bildung der neuen Brut ihre ganze Aufgabe erschöpft.

Unwillkürlich tritt uns hierbei die schon oben erwähnte Thatsache entgegen, dass auch bei vielen Hydroiden gewisse unvollständig entwickelte (der Mundöffnung und Tentakel entbehrende) Individuen ausschliesslich mit dem Geschäft der Prolification betrauet seien, während die übrigen für die Ernährung des Stockes Sorge tragen. Nach solcher Analogie, nach den frühern Erfahrungen über den Polymorphismus der Einzelthiere bei den Siphonophoren werden wir denn auch wohl getrost bei *Physalia* von besonderen proliferirenden Individuen sprechen können, die in morphologischer Hinsicht mit den übrigen Einzelthieren gleichwerthig sind, aber doch in einer andern (physiologischen) Beziehung zum Ganzen stehen, wie die übrigen Glieder.

Wie weit die Anwesenheit solcher besondern proliferirenden Individuen bei den Siphonophoren verbreitet seien²⁾, werden spätere Beobachtungen lehren. Bei *Diphyes* fehlen sie. Hier producirt ein jedes ernährendes Einzelthier auch eine Akalephenbrut. Bei *Velella* dagegen kehren sie wieder, nur herrscht hier zwischen beiderlei Formen kein so beträchtlicher Unterschied als bei *Physalia* (und *Stephanomia*?).

¹⁾ Wenn man die Abbildungen von *Milne Edwards* (l. c. namentlich Pl. 40. Fig. 4) ansieht, wird diese Vermuthung fast zur Gewissheit.

²⁾ *Sars* l. c. p. 8.

Veella besitzt nur ein einziges ausschliesslich ernährendes Individuum in seiner Colonie. Es ist dieses die sog. centrale Saugröhre, die an Grösse alle übrigen weit übertrifft und deshalb denn auch zu der Annahme Veranlassung gab, als sei Veella unzweifelhaft ein einfaches Geschöpf, während sie doch zusammengesetzt ist, wie die übrigen Röhrenquallen. Dass diese Saugröhre wirklich Nahrung aufnimmt und verdauet¹, hat schon *Eschscholtz*²) beobachtet. Ich kann es aus eigener Erfahrung bestätigen. Man sieht dieselbe mitunter von halb verdaueten Speisen (Fischresten) ganz erfüllt. Die Leber derselben ist von *Hollard*³) und *Krohn*⁴) beschrieben und ich selbst habe mich von ihrer Anwesenheit gleichfalls überzeugt.

Dagegen bin ich zweifelhaft, ob bei den zahlreichen peripherischen Einzelthieren, die ich niemals ohne Brut gesehen habe (während dieselbe der Centralsaugröhre beständig fehlt), gleichfalls eine Nahrungsaufnahme stattfindet. *Lesson*⁵) bezeichnet dieselben freilich als *Poches stomacales*, aber bei den von mir untersuchten Exemplaren waren sie beständig leer. Nicht einmal die Mundöffnung konnte ich mit Deutlichkeit darstellen.

Die Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren ist vollkommen unbekannt. Ihre Kenntniss würde über die Natur dieser merkwürdigen Bildungen ein helleres Licht verbreiten, als alle anatomische Forschung, alle Vergleichung. Was wir über den Bau und die Zusammensetzung derselben gegenwärtig wissen oder vermuthen, würde dadurch Bestätigung oder Widerlegung finden müssen.

*Meyen*⁶) scheint bei *Diphyes* die Embryonen gesehen zu haben. Er erwähnt, dass an den Eiern, die aus den sog. Eierstöcken hervorgetreten seien, keine Spur der vorgebildeten Gestalt des künftigen Thieres zu bemerken gewesen wäre. Wenn wir berücksichtigen, dass die Eier der Medusen bis zum Hervorschlüpfen der Jungen gewöhnlich in den Mutterthieren verweilen, so scheint es gerechtfertigt, diese sog. Eier für Embryonen zu halten.

Hollard erwähnt auch der Embryonen der *Veellen*, die in den „Bläschen“ enthalten seien. Doch seine Angaben sind zu aphoristisch, als dass wir darauf ein grösseres Gewicht legen möchten. Die Jungen sollen bereits mit einer Andeutung des Kammes versehen sein.

Dürfen wir nach der Analogie mit den Hydroiden und nach den Ansichten, die sich uns im Laufe unserer Untersuchungen und Betracht-

¹ Mit Unrecht vermuthet von *Siebold* (a. a. O. S. 64) in dieser centralen Saugröhre eine Ausmündung des sog. Wassergefässapparates.

² A. a. O. S. 44.

³ *Annal. des scienc. nat.* 1842. T. III. p. 248.

⁴ A. a. O.

⁵ *Duperrey, Voyage autour du monde. Zoophyt.* p. 49 u. 56.

⁶ A. a. O. S. 215.

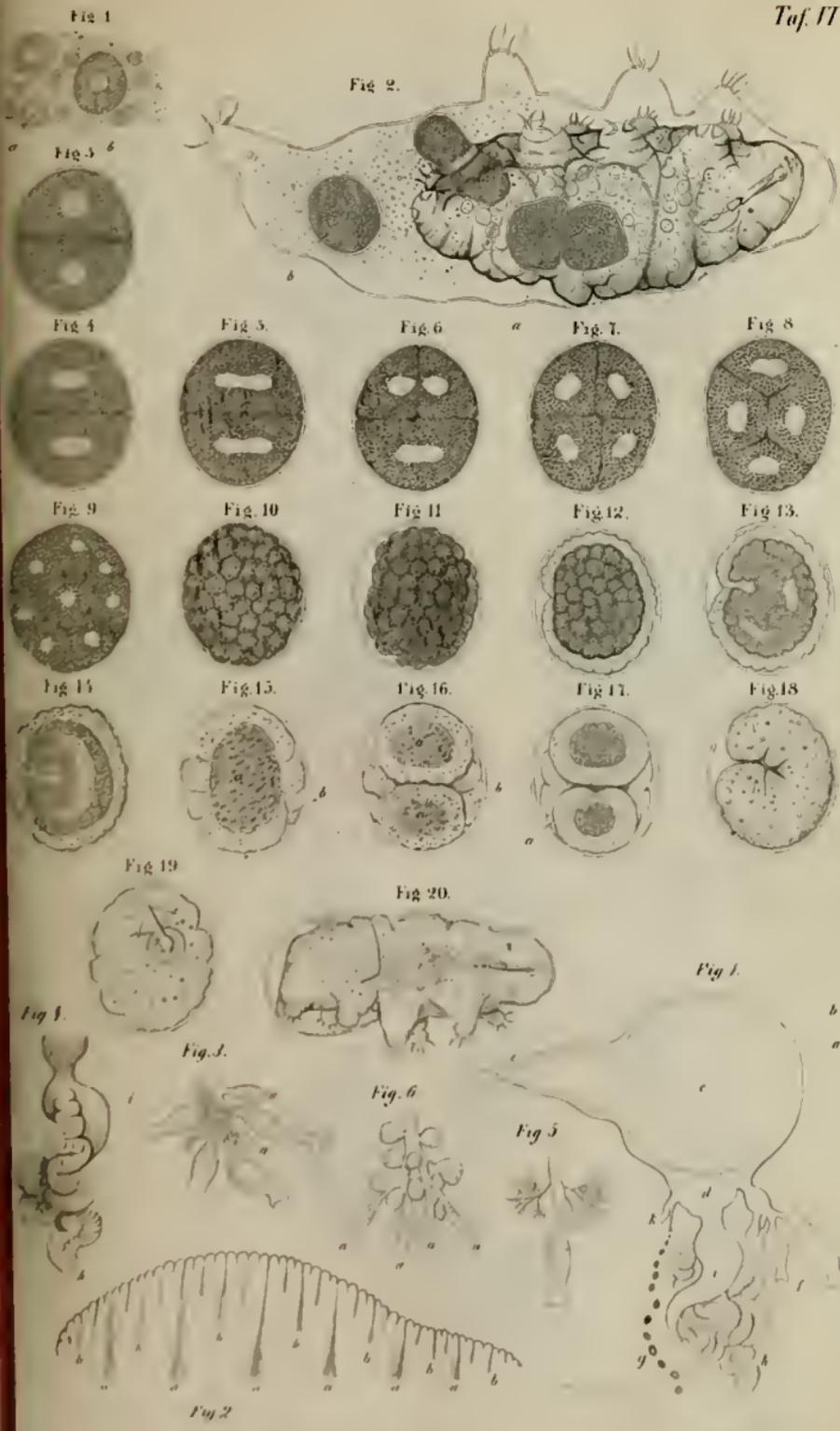
tungen über die Natur der Siphonophoren gebildet haben und die in Voranstehendem dargelegt wurden, von der Entwicklung der Siphonophoren uns ein Bild machen, so wird dieses etwa folgendes sein. Die Embryonen (die natürlich, wie die Hydroiden aus der Befruchtung von Meduseneiern hervorgehen) werden Anfangs nach Art der Infusorien durch Flimmerbewegung frei umherschweben. Sie werden allmähig die Form einer sog. Saugröhre annehmen, an der durch Knospenbildung sehr bald (vielleicht schon vor Ausbildung der Saugröhre) die bewegenden Individuen hervorkommen, gleichfalls vielleicht im Anfang nur in einfacher Zahl. Später werden sich die Saugröhren und in gleicher Weise die Schwimmglocken vermehren, bis endlich auch die brutbildenden Einzelthiere hervorknospen und die ganze schwimmende Colonie vollendet ist.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. I. Querdurchschnitt durch den Körper der Physalien mit den verschiedenen Anhängen.
 Fig. II. Kamm der Physalien.
 Fig. III. Saugröhrenbüschel.
 Fig. IV. Senkfaden mit Tentakelbläschen.
 Fig. V. Saugröhren mit traubenförmigen Anhängen.
 Fig. VI. Stück eines solchen traubenförmigen Anhanges bei mässiger Vergrößerung.

Giessen, im März 1851.

Taf. 17



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1851-1852

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Leuckart Rudolf Karl Georg Friedrich

Artikel/Article: [Ueber den Bau der Physalien and der Röhrenquallen im Allgemeinen. 189-212](#)