

Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks,

mit einem Anhang zur Entwicklungsphysiologie
der Agalmiden.

Von

R. Woltereck.

(III. Planktologische Mitteilung aus der Zoologischen Station
in Villefranche s. m.)

Mit 21 Figuren im Text.

Vor etwa Jahresfrist habe ich in der WEISMANN-Festschrift¹ über den Entwicklungskreis von *Verella* berichtet, wie er durch die Tiefenplanktonuntersuchungen, die ich im Auftrage des Laboratoire Russe de Zoologie auszuführen hatte, endlich klargelegt werden konnte. Die sonderbare Tiefseelarve (»*Conaria*«) dieser Oberflächenform wies nahe Beziehungen zu den Pneumatophoridenlarven und daneben unverkennbare Andeutungen von Narcomedusencharakteren auf. In beiden Richtungen verschob ich die Erörterung, bis ich Gelegenheit zu eigener Nachprüfung fand.

Über die Narcomedusenentwicklung habe ich letzthin² berichtet; hier möchte ich über die Entwicklung von zwei typischen Pneumatophoriden: *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum* Bericht erstatten.

Ich habe dabei wiederum für die liebenswürdige Gastfreundschaft der Station in Villafranca zu danken, insbesondere ihrem Leiter Herrn Dr. v. DAVIDOFF.

¹ Zoolog. Jahrb. Suppl. 1904: Über die Entwicklung der *V.* aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. I. Mitt. über die Tiefsee-Planktonuntersuchungen zu Villefranche.

² Verhandl. D. Zool. Ges. 1905: Zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. II. Planktologische Mitt. aus der Zool. Stat. Villefranche.

Es gelang, durch künstliche Befruchtung eine vollständige Entwicklungsreihe von METSCHNIKOFFS *Agalma Sarsii* bis zur gasführenden Larve, sowie von *Halistemma rubrum* bis zur ausgebildeten Pneumatophorenanlage zu erhalten, ferner auf dem gleichen Wege Furchungsstadien und Planulae von der prachtvollen großen *Agalma Clausii* (Bedot) und von *Physophora hydrostatica* zu bekommen. *Halistemma (Cupulita) pictum* und *Forskalea* waren in den Monaten März und April noch nicht geschlechtsreif, auch die eigentliche Reifezeit der beiden vorher erwähnten Formen dürfte erst in den Mai fallen.

Ferner erhielt ich zahlreiche Larven der beiden zuerst genannten Arten aus dem Oberflächenplankton.

Für die Konservierung bewährten sich wiederum FLEMMINGS und HERMANN'S Gemische, für die Färbung der Schnitte Eisenhämatein mit Orange G. Die Figuren sind nach Schnitten gezeichnet, deren wichtigste in Breslau der D. Zool. G. demonstriert wurden.

I. Ontogenetisches über *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum*.

Die Entwicklung beider Species ist von METSCHNIKOFF in seinen ergebnisreichen »Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren« (im 24. Bande dieser Zeitschrift) ausführlich beschrieben und in den natürlichen Farben abgebildet worden (Taf. VIII—X), so daß ich mich kurz fassen kann und nur bei den Resultaten zu verweilen brauche, die eine wesentliche Erweiterung oder Richtigstellung enthalten.

Die Hauptergebnisse sind: 1) *Halistemma rubrum* entwickelt sich nicht, wie METSCHNIKOFF angibt, nach einem andern Plan wie *Agalma Sarsii*, sondern ganz wie diese (und viele andre Arten) unter Vorantritt des primären Deckstückes, dem Gasflasche, weitere Deckstücke und Schwimmglocken nachfolgen. Dieser Modus ist als typisch für die Pneumatophoriden zu betrachten, anstatt wie bisher die Entwicklungsform von *Halistemma (Cupulita) pictum*, die METSCHNIKOFF als dritte Art der Agalmidenentwicklung beschrieb. Bei unsern beiden Arten konnte letztere Entwicklungsform (Larve mit Pneumatophore und Nesselfaden, ohne Deckstück und Schwimmglocken) durch Sauerstoffmangel künstlich hervorgerufen werden.

2) Die Gasflasche (Pneumatophore) der Agalmiden (und anderer Pneumatophoriden) entwickelt sich nicht, wie bisher allgemein angenommen wird, aus der Glockenhöhle (= Schirmhöhle) des medu-

soiden Glockenkerns, sondern die Glockenhöhle wird restlos verdrängt durch eine manubriumartige Erhebung ihres Bodens. Dieser Zapfen scheidet an seiner Außenfläche die »Chitinflasche« ab, worauf seine Zellen unter Gasbildung zum größten Teil zugrunde gehen.

3) Die *Planula* wird selbst zum Primärpolypen (»Primärzoid«) der Kolonie. Sie entwickelt an ihrem aboralen Pol eine stoloartige Proliferationszone (»Stamm«), die zuerst in dem primären Fallschirmdeckstück, später und definitiv in der Pneumatophore endet.

Doch wollen wir die ganze Entwicklung vom Ei an kurz durchgehen.

A. Die Struktur des Eies und der Blastomeren

hat METSCHNIKOFF, ebenso wie den Verlauf der Furchung, bereits zutreffend beschrieben, — soweit sie am Lebenden zu sehen ist.

Präparate und Schnitte gaben dazu folgende Ergänzungen:

Die Scheidung von festerem Ectoplasma und saftreichem Endoplasma tritt scharf hervor, das erstere zeigt eine Menge von verschieden großen Körnchen, die sich teils mit Eisenhämatein intensiv schwärzen (Fettropfen?), teils hell bleiben (Plasmagranula). Nach außen wird das Ectoplasma von einer doppelten Kontur begrenzt, und bei solcher Färbung sieht man zwischen beiden Konturen eine sehr feine Querstrichelung, welche bei Auftreten der Wimpern fast ganz verschwindet. Es bekommt den Anschein, als habe man es mit einer gemeinsamen Anlage von Cilien und ihren Basalapparaten zu tun. Für genauere cytologische Untersuchung sind die Strukturen leider zu klein.

Das Endoplasma erscheint im Leben bei *Halistemma rubrum* glasklar, bei *Agalma Sarsii* zart gelblich getönt, mit einer deutlichen Wabenstruktur, die besonders auffällig hervortritt, wenn das Ei sich zur ersten Teilung anschickt und die Waben im Centrum sich zu parallelen Längssträngen ausziehen. Die zwei Hauptbestandteile: Plasma und Nährsaft (»Dottersubstanz«) sind scharf geschieden. Das erstere, dessen Quantum relativ äußerst gering ist, umgibt den peripher gelegenen Kern und grenzt die Zellen als feine Hüllschicht ein. Die Plasmawand der Waben ist so fein, daß sie auf Schnitten, auch wenn die Grenzen der Waben haarscharf hervortreten, kaum nachzuweisen ist. Der Umriß der Waben ist hexagonal, jedoch ganz abhängig von den Druck- und Zugkräften der Furchung (Fig. 1).

Der Nährsaft bildet bei FLEMMING-HEIDENHAIN-Behandlung einen gleichmäßig körnigen Niederschlag von hellgrauer bis tiefschwarzer Färbung, wohl je nach der Konzentration der wäßrigen Nährlösung. Diese Konzentration ist in fast jeder Wabe eine andere, so daß die Blastomeren auf Schnitten ein schachbrettartiges Aussehen bekommen (Fig. 1).

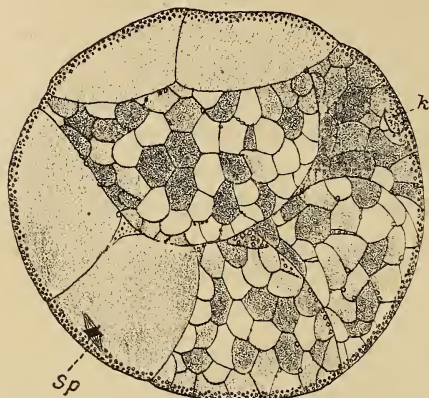


Fig. 1.

Furchungstadium von *Agalma*. In vier Blastomeren sind die Dotterwaben eingezeichnet. *k*, Kern; *sp*, Furchungsspindel an der Grenze von Ecto- und Entoderm.

Zwischen den Waben, besonders nahe der Zellwand, finden sich, unregelmäßig verstreut, kleinblasige Differenzierungen unbekannter Natur. Sie enthalten ein Netzwerk und Körnchen und sehen wie abgestoßene Kernbrocken aus.

Die Waben erleiden im Verlauf der Furchung sehr charakteristische Veränderungen. Ihr körniger Niederschlag wird (bei genannter Behandlung) blasser und blasser, und füllt schließlich die Waben nicht mehr ganz aus, sondern wird von einer niederschlagslosen Flüssigkeit umgeben. Dann verschmelzen die Waben miteinander und die Entodermzellen, die aus dem Endoplasmateil der Blastomeren hervorgegangen sind, erscheinen großblasig mit geschrumpften Resten jener Nährsubstanzniederschläge in ihren unregelmäßigen Hohlräumen. Schließlich verschmelzen im Centrum der Larve die Hohlräume der angrenzenden Zellen und bilden einen centralen Saft Raum aus (das spätere Lumen des Primärpolypen oder Primärzoids), der mit dem niederschlagslosen Saft erfüllt ist (Fig. 3, 11, 14).

B. Verlauf der Furchung bis zum Bipolariastadium.

1. Ein Gesetz der Furchung läßt sich auch bei diesen Cölenterateneiern nicht feststellen, es scheint ja, als ob wir es bei diesem Tierstamm (bis auf die Ctenophoren) mit einer wirklich indeterminierten Furchung zu tun hätten. Die Art der Furchung bietet bis auf das Verhalten der Waben und die tuchartigen Falten des Ectoplasmas, die schon HAECKEL und METSCHNIKOFF beschrieben haben, nichts Besonderes.

2. Ectoderm und primäres Entoderm.

Wenn das Ei schätzungsweise 40 Blastomeren zählt, beginnt der zweite Akt, die Ectodermbildung, die durch typische Delamination erfolgt. Es treten an der Peripherie radiär gestellte Spindeln auf und durch eine sehr inäquale Teilung wird die Ectoplasma-lamelle jeder Blastomere von der Endoplasmamasse geschieden. Der letzteren bleibt, ihrem peripheren Kern angelagert, nur ein geringes Plasmaquantum übrig. Die Delamination beginnt an dem einen Pol der ovalen Larven, der bei *Agalma Sarsii* gelbrot pigmentiert ist und sich weiterhin als Aboralpol dokumentiert. An diesem Pol werden die radiären Delaminationsteilungen in jeder Ectodermzelle sofort durch sich rasch folgende Tangentialteilungen abgelöst, so daß hier eine verdickte, stark wimpernde Ectodermplatte entsteht. Für die übrige Larve wird nur ein dünner spärlich wimpernder Belag gebildet, der am Mundpol zunächst am dünnsten ist.

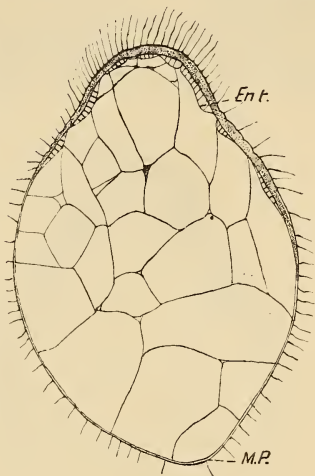


Fig. 2.

Bipolaria-Stadium von *Agalma*.
M.P., Mundpol; Ent., sekundäres Entoderm.

3. Sekundäres Entoderm.

Unmittelbar auf die Delamination folgt die Bildung des sekundären Entoderms, das zwischen Ectoderm und Saftzellen, dem ersteren dicht anliegend, auftritt. Es ist schwer, seine Entstehung für jede Zelle zu verfolgen, doch glaube ich versichern zu können, daß dieses definitive Entoderm durch Trennung des plasmatischen Randteiles der primären Entodermzellen (einschl. Kern) von dem centralen großen Saftteil derselben seinen Ursprung nimmt. Dadurch entsteht zunächst ein Netz von dünnen mesenchymartigen Zellen unter dem Wimperepithel. Durch schnelle Vermehrung dieser Zellen (tangentielle Teilungen) wird dann am aboralen Pol das Entoderm-epithel hergestellt (Fig. 2, 3). Am übrigen Körper bleibt es bis zum Ende der Metamorphose (Fig. 11) ein dünner Belag, der nur am Mundpol, insbesondere bei *Halistemma rubrum* (Fig. 4), frühzeitig kompakter wird. Einzelne solcher mesenchymartiger Zellen bleiben auch zwischen den Safträumen erhalten, besonders nahe dem Aboral-

pol, wo dann zwischen ihnen und dem Entodermepithel ein neuer Hohlraum, der aborale Saft Raum (Fig. 3—5, 12, 14) gebildet wird. In diesem tritt alsbald Wimperung¹ auf; er geht später in den zusammenhängenden Entodermraum des Stammes und seiner Anhänge über.

Sein erstes Auftreten fällt meistens noch in ein Stadium, das längere Zeit unverändert bleibt (bei *Agalma Sarsii* 6 Tage, bei *Hali-*

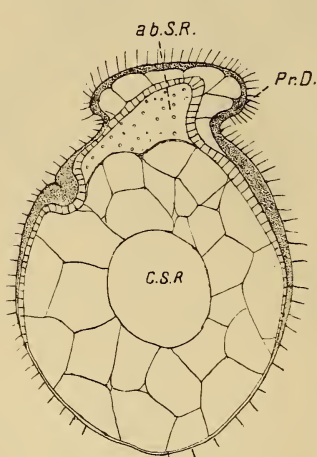


Fig. 3.

Fig. 3 und 4.

Anlage des primären Deckstückes (*Pr.D.*) und der Pneumatophore (*pn*) bei *Agalma Sarsii* und *Holistemma rubrum*. *ab.S.R.*, aboraler, *C.S.R.*, centraler Saft Raum. Sekund. Entoderm gekästelt.

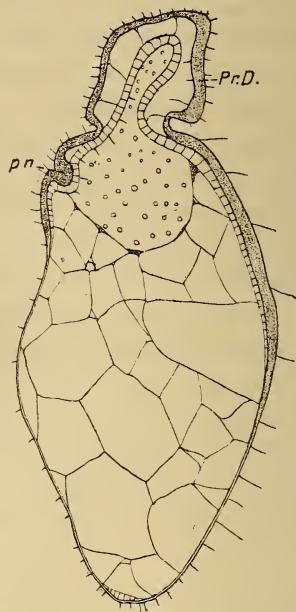


Fig. 4.

stemma rubrum 7— 8 Tage) und sich charakterisieren läßt als eine ovale Planula mit einem Mundpol und einem stark verdickten Aboralpol.

[Bei allen Cölenteraten folgt dieses »Bipolaria«-Stadium auf das der allseitig gleichgebildeten Planula; aus der Aboralscheibe wird bei den Polypen die Haftscheibe oder Haftflasche (*Eutima*), bei den Narcomedusen ein Wimperorgan oder eine Proliferationszone, bei den Ctenophoren ein Wimperorgan. Bei den Siphonophoren wird daraus die Proliferationszone (»Stamm«) mit terminalem Flaschenorgan (Schwimmglocke, Luftflasche) oder mit terminalem Fallschirmorgan (Deckstück) + medusoider Gasflasche.]

¹ In diesem Raume, der alsbald auch die Pneumatophorenanlage umgibt, befindet sich eine gelbliche Flüssigkeit mit vielen suspendierten Brocken und Körnchen, die fortwährend herumgetrieben werden (Fig. 3—5, 7*).

C. Weitere Differenzierung: Primäres Deckstück und Pneumatophore.

Bei unsern Agalmiden ist die aborale Polverdickung zunächst auf eine terminale Kuppe beschränkt, die durch eine flache, ringförmige Delle vom Planulakörper — in gleichmäßigem Abstand von den Polen — abgesetzt ist (Fig. 2). Die Agalmidenlarve ist also auf diesem Stadium noch nicht bilateral differenziert. Als bald aber breitet sich die Ectodermverdickung ungleichmäßig aus, und zwar

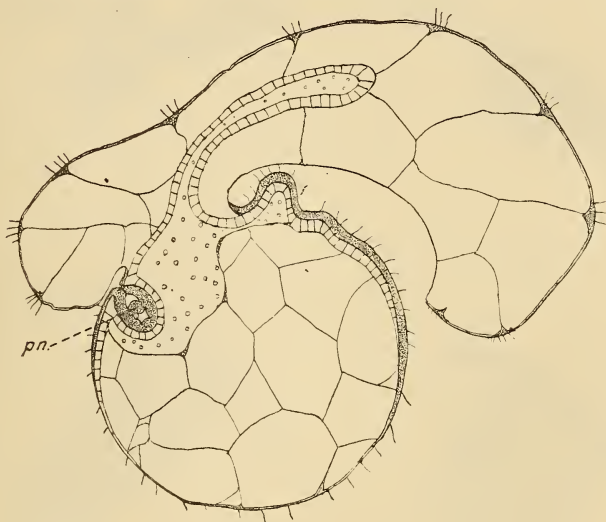


Fig. 5.

Larve von *Ag. Sarsii* mit voll ausgebildetem primärem (Fallschirm-) Deckstück.

zugunsten derjenigen Seite der Larve, die ich als Mundseite bezeichne (Fig. 2—5 rechts), weil die ursprünglich der Kuppenmitte opponierte Mundstelle allmählich hierher aufrückt. Die andre Seite kann man als Pneumatophorensseite des Aboralpols bezeichnen. Die Zeichnungen Fig. 2—5 stellen Medianschnitte der nunmehr bilateral-symmetrischen Larve dar.

1. Das terminale, primäre und vergängliche Fallschirmdeckstück.

Es entsteht aus dem Mittelfeld der Aboralkuppe, die sich durch eine Ringfurche abschnürt und deren Ectoderm zugleich vom Entodermepithel abgehoben und förmlich aufgeblasen wird. Bei *Agalma Sarsii* fällt dabei eine schirmartige Abflachung besonders ins Auge (Fig. 3, 5). Die Ringfurche schneidet an der Mundseite viel tiefer ein als auf der andern Seite. Auch die Volumvergrößerung ist hier

bedeutender. Das Resultat ist, von oben betrachtet, ein kahnförmiger Napf, der die ganze obere Hälfte der Larve umhüllt. Er ist dabei ganz weich und entbehrt aller Stützleisten und Zähnelung der späteren, mehr knorpeligen Deckstücke. Das Ectoderm bleibt an einigen Stellen bewimpert; im Innern wird eine wäßrige Flüssigkeit ausgeschieden, die nur von einigen ectodermalen Plasmafäden durch-

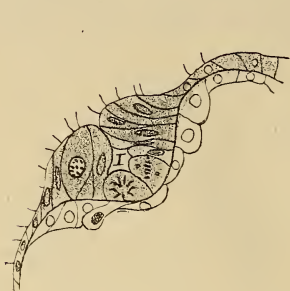


Fig. 6.



Fig. 7.

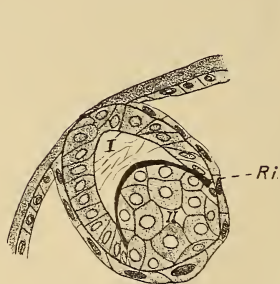


Fig. 8.

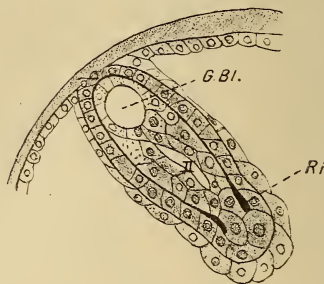


Fig. 9.

Fig. 6—9.

Pneumatophorenentwicklung von *Agalma*. I, Glockenhöhle; II, Manubriumhöhle. »Chitin«-Flasche schwarz (HEIDENHAIN) mit »Chitinringe« (*Ri*). *G.BI.*, primäre Gasblase. Das Entoderm umgibt als einfache Schicht die ganze Anlage.

setzt wird. Sie inserieren am Entoderm, das zu einem mundwärts umgebogenen Saftkanal umgeformt ist (Fig. 5).

Das zarte Gebilde dient nicht zum Schutz (»Deckstück«), sondern zur Volumvergrößerung und zugleich als Fallschirm, um das Sinken der schwerer gewordenen Larven¹ so lange hintanzuhalten,

¹ Sogar im Zuchtglas kann man sich davon überzeugen. Die jungen Planulae schwimmen nahe dem Wasserspiegel. Nach der Epithelbildung sinken sie etwas herab, werden durch Entwicklung des Fallschirms am weiteren Sinken verhindert und steigen nach der Gasbildung wieder langsam auf. Ältere Larven ohne Fallschirm und Gas sinken zu Boden.

als noch kein Gas produziert wird. Wenn solche Produktion eintritt, wird das nun überflüssige Organ abgeworfen und die Gasflasche nimmt den oberen Pol der Larve ein. Gleichzeitig werden richtige Deckstücke, die mit gezähnten Knorpelleisten und Nesselkapseln passiv und aktiv bewehrt sind, ausgebildet.

2. Die Pneumatophore

wird bekanntlich als verdickte Ectodermeinstülpung (»Glockenkern«) angelegt (Fig. 3—6), in welcher, als Fortsetzung der Außenfläche, ein kleiner bewimperter Hohlraum, die Glockenhöhle, auftritt (I in Fig. 6—8, 12). Diese soll nach der herrschenden Auffassung zum Gasraum werden; von ihrer Wandung (Subumbrella) soll die »Chitin«-Flasche secerniert werden.

Manubriumzapfen und Chitinflasche.

Am Boden der Glockenhöhle ist von vornherein eine raschere Zellvermehrung im Gange (Fig. 6), so daß hier ein dicker Zellpfropf, der zuerst solid ist, in die Glockenhöhle vorragt (Fig. 7, 8, 12). Sehr früh schon tritt in ihm ein scharf konturierter Hohlraum auf (II in Fig. 7—9). Dieser Zapfen ist rein ectodermaler Natur, entsteht nur durch Vermehrung von Glockenkernzellen, ohne Beteiligung der Entodermbekleidung der ganzen Anlage.

Da nun aber einerseits genau an dieser Stelle die typische Medusenanlage ihr aus Ectoderm und Entoderm bestehendes Manubrium in die Glockenhöhle vorwölbt, und da wir andererseits durch CHUN (von TRINCI und durch eigne Untersuchung bestätigt) wissen, daß die Entodermorgane der Margelidenmeduse aus dem ectodermalen Glockenkern hervorgehen¹, so dürfen wir diesen Zapfen des Siphonophorenglockenkerns als Manubrium bezeichnen, — und wir müssen das eigentlich, wenn wir an der medusoiden Natur der Pneumatophore festhalten wollen.

Der Manubriumzapfen von *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum* dringt rasch weiter in die Glockenhöhle vor, wobei er an seiner Außenfläche eine chitinartige, mit Eisenhämatein geschwärzte Substanz abscheidet, die spätere »Chitin«-flasche der Pneumatophore.

Diese Flasche zeigt demgemäß von vornherein eine weite Öffnung im Umkreis des Manubriumzapfens, ihr letzter, hier zwischen Manu-

¹ Es ist schwer verständlich (oder doch verständlich?), daß diese überaus wichtige Tatsache bei den Keimblatttheoretikern bisher so unverhältnismäßig wenig Beachtung gefunden hat.

brium und Glockenwandung eingekeilter Rand erscheint verdickt. So kommt das für alle Gasflaschen charakteristische Bild der »Trichterpforte« mit dem »Chitinring« (CHUN) zustande (Fig. 8—10).

Der Anschein, die Chitinflasche rühre von der Subumbrellarwand des Glockenkerns her, wird dadurch hervorgerufen, daß der vorwachsende Manubriumzapfen sich mit seinem Chitinbelag der Subumbrellarwand eng anlegt, natürlich unter restloser Verdrängung der Glockenhöhle (Fig. 12 rechts, 9).

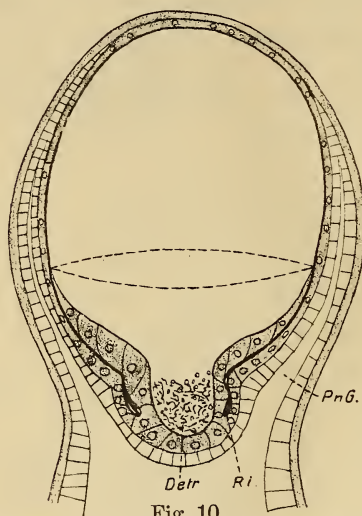


Fig. 10.

Pneumatophore von *Agalma* nach Abwerfen des primären Deckstückes. Die Chitinflasche ist nur noch im unteren Drittel von Zellen ausgekleidet (deren obere Grenze punktiert angegeben ist). Der Rest der übrigen Zellen als Detritus (*Detr.*) im Trichter. *Pn.G.*, Entodermgefäße.

Fig. 11. Etwas ältere *Agalma*-Larve. Detritus verschwunden, Trichter (*Tr.*) stark entwickelt. Der untere Teil der Proliferationszone als Stamm (*St.*) abgesetzt. Von den Stammanhängen sind nur die Ansätze gezeichnet. *Pr.Z.*, Planula-Primärpolyp.

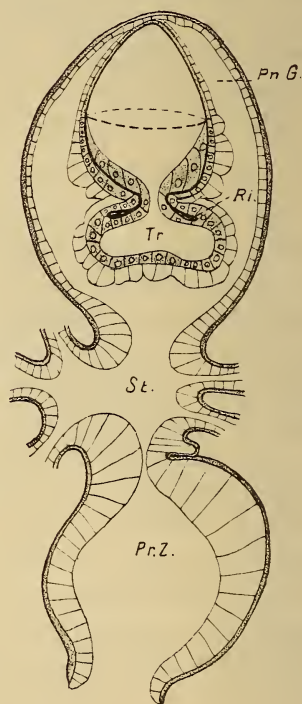


Fig. 11.

Primäre Gasproduktion.

Auf diesem Stadium verharret die Anlage längere Zeit, ohne sich äußerlich wesentlich zu verändern, sie streckt sich nur in die Länge und beginnt den basalen Abschnitt, der später den Trichter liefert, etwas hervorzuwölben (Fig. 9).

Im Innern finden jedoch wichtige Veränderungen statt. Die zunächst mehr oder weniger kubischen Zellen des Manubriums, welche nach der Längsstreckung des Ganzen nur noch einen schmalen

Längsspalt als Lumen umfassen (Fig. 9, 13 rechts), quellen auf und verdrängen dabei das Lumen ganz. Ihr Plasma wird blasig verändert, ihre Kerne zerfallen, und schließlich ist im apicalen Abschnitt des Manubriums nur noch Zelldetritus vorhanden, in dem dann eine Gasblase auftritt (Fig. 9). Da inzwischen die Pneumatophore an Volum zugenommen hat, so kann der centrale Spaltraum wieder zum Vorschein kommen. Es macht dann manchmal den Eindruck, als ob die Gasansammlung in dem wiederhergestellten Manubriumlumen stattfände.

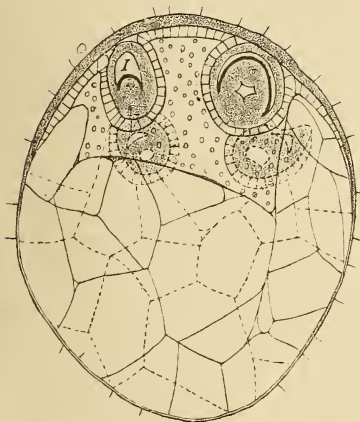


Fig. 12.

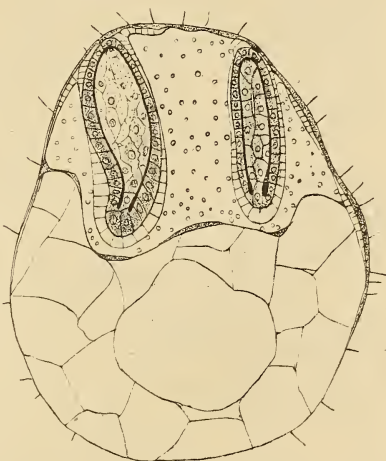


Fig. 13.

Versch. Stadien der Pneumatophorenentwicklung, zur Ergänzung der Fig. 6—10 (vgl. S. 635).

Die Gasblase wächst rasch und verdrängt den Zelldetritus des apicalen Pols von der Chitinwandung, die das Gas jetzt unmittelbar umschließt.

Wichtig ist nun, daß der basale Abschnitt des Manubriumzapfens an dem Zerfall und dem Verdrängtwerden nicht teilnimmt, sondern als ein einschichtiger Belag an der Innenseite der Chitinflasche liegen bleibt (Fig. 9, 10, 11).

»Gasdrüse« und »Trichter«. Sekundäre Gassecretion.

Die Zellen dieses Belags umschließen, da die Gasfüllung inzwischen die Flasche mächtig ausgedehnt hat, einen trichterförmigen Raum, sie flachen sich nach oben zu stark ab und enden schließlich mit einer weiten Kreisöffnung (die man indes wohl kaum als Mundöffnung des Manubriums bezeichnen kann).

Nach unten zu gehen sie, über das Niveau des Chitinrings hinweg, in die ebenfalls einschichtige Wandung eines Bechers über, dessen Boden von den basalen Glockenkernzellen gebildet wurde. Das ist der künftige »Trichter« (CHUN) der Pneumatophore. In ihm sammelt sich der Detritus, der von den aufgelösten (»verbrannten«?) Zellen übrig geblieben ist, als eine körnige Masse an (Fig. 10). (Solche Bilder findet man bei Larven, die im Plankton gefischt werden, im Aquarium gelang es nur bis zum ersten Auftreten von Gas die Larven zu erhalten.) Bei etwas älteren Larven ist auch der Detritussatz verschwunden und das bekannte typische Bild der Pneumatophore ist hergestellt, sogar in ganz besonders prägnanter Form (Fig. 11). Die eigentliche Gasflasche geht durch eine enge — von Ringmuskeln umspannte — »Trichterpforte« in den weiten Trichter über, dessen Umfang von dem jeweiligen Gasgehalt abhängig ist. Gewöhnlich ist er zusammengezogen und enthält wenig oder auch gar kein Gas, wird aber die Larve gereizt, so treibt sie das Gas aus der Flasche in den Trichter, der sich dann stark ausdehnen kann.

Der inneren Flaschenwand liegt im unteren Abschnitt jener Belag von hohen Zellen an, deren Plasma (ebenso wie im Trichter) mit Stoffwechselprodukten: Körnchen und Bläschen reich erfüllt ist, entsprechend der von CHUN vertretenen Auffassung, der diese Bezirke als »Gasdrüse« in Anspruch nimmt. In der Tat muß die Gasmenge, welche die Flasche nunmehr erfüllt, hier produziert werden. Wir haben aber diese Gassecretion von der primären Gasproduktion (unter Zellauflösung) als etwas Andersartiges zu unterscheiden.

Von dem Trichter aus scheint ein Nachschub von Zellen in den Flaschenbelag stattzufinden, den CHUN für die Entstehung des letzteren verantwortlich macht. Auch hier müssen wir das Sekundäre von dem Primären (Rest des Manubriumzapfens) scharf trennen.

Äußere Gestalt der Pneumatophore.

Durch die Aufblähung der Gasflasche und den gleichzeitigen Schwund des Fallschirmdeckstücks wird die Konfiguration der ganzen Larve erheblich geändert.

Das äußere Ectoderm, das vorher über die Spitze der Pneumatophore glatt hinwegstrich (Fig. 7—9), wird nun herausgedrückt und legt sich dem vorgewölbten Organ wie ein Mantel um (Fig. 10, 11). Dadurch kommen zwei Entodermblätter aneinander und können sich zu den bekannten Pneumatophorenkanälen und -septen zusammenlegen.

Es kommt dabei, durch Kontraktion der äußeren Muskulatur, eine halsartige Abschnürung der ganzen Pneumatophore gegen die Larve und zwar gegen den »Stamm« zustande, wodurch die definitive Anordnung der Kolonie vorbereitet wird. Das untere Ende der Pneumatophore ist nach wie vor von einer einfachen Entodermschicht überzogen.

3. Der Stamm.

Wir sahen, daß die bipolare Planula am oberen Pol die kappenförmige Proliferationszone trägt, welche den terminal angelegten Fallschirm bilateral symmetrisch umgibt. Und zwar entsteht an der einen Seite hauptsächlich die Pneumatophore, während die umfangreichere orale Kappenregion Schwimglocken, Deckstücke und Senkfäden hervorbringt. (Es ist noch eine sehr lohnende Aufgabe, hier das CHUNsche »Knospungsgesetz« genau zu verfolgen.)

In der ganzen Kappe herrscht eine intensive Zellvermehrung, die nun neben der Organproduktion auch die Verlängerung der ganzen Proliferationszone zur Folge hat, während die übrige Planula in ihrem Ectoderm wenigstens sich indessen kaum verändert. (Nur ihr sekundäres Entoderm vermehrt sich und wächst unter Auflösung der »Saftzellen« zu einem hohen Epithel heran. Dabei fließt der rasch wachsende »centrale Saftraum« mit dem »aboralen Saftraum« des Stammes zusammen. Vgl. Fig. 3 mit Fig. 11.)

Das Resultat ist, daß die verlängerte Proliferationszone dem Planula-Primärzoid als ein aboraler Anhang (»Stolo«) ansitzt, der sich, nachdem die Gasflasche als Terminalorgan von ihm abgeschnürt ist, nun seinerseits vom Primärzoid durch eine Ringfurche absetzt. Dadurch kommt dann die typische Gliederung der Pneumatophoriden zum deutlichen Ausdruck: oben die Gasflasche, in der Mitte der Stamm mit seinen verschiedenartigen Anhängen, und unten der Primärpolyp als Abschluß (Fig. 11).

II. Vergleichendes und Allgemeines.

A. Pneumatophoriden.

1. Entwicklung der Gasflasche.

Es ist zunächst zu untersuchen, wie weit der hier für die Agalmiden nachgewiesene Bildungsmodus der Pneumatophore Geltung hat.

Daß er zunächst für alle embryologisch untersuchten Agalmiden zutrifft, läßt sich schon aus den vortrefflichen Abbildungen

METSCHNIKOFFS entnehmen, der trotz völliger Verkenntung¹ des Sachverhaltes diesen dennoch richtig abbildete, gewiß ein neues Zeichen für die Beobachtungstreue des großen Embryologen. Seine Taf. XII Fig. 8 zeigt z. B. ganz deutlich bei *Agalma Sarsii* die primäre und sekundäre Höhlung meiner Fig. 7. Taf. X Fig. 6 zeigt dasselbe für *Halistemma rubrum* und Fig. 5 Taf. XII für *Halistemma (Cupulita) pictum*, das ich nicht nachuntersuchen konnte. Auf der gleichen Tafel Fig. 4 bildet er eine Larve mit zwei Pneumatophoren von *Physophora* ab, bei der die Chitinflasche als Belag eines centralen Zapfens deutlich hervortritt. Auch HAECKELS² Abbildungen, obwohl viel weniger genau gezeichnet, zeigen für *Physophora*, *Crystallodes*, *Athorybia* ähnliche Bilder. Wichtiger ist aber der Umstand, daß die Pneumatophoren nach CHUNS³ u. a. Untersuchungen immer wieder die typischen Bestandteile zeigen: unten offene Chitinflasche mit Innenbelag und Trichter. Es ist also höchst unwahrscheinlich, daß sich im Kreise der typischen Pneumatophoriden eine wesentlich andre Genese der Gasflasche finden sollte, die etwa durch Convergenz ein so ähnliches Organ produzieren könnte. Ob auch die atypischen Anthophysidae und die Aurnecten hierher gehören, hängt davon ab, ob deren Gasapparat in der Tat, wie CHUN will, auf die typischen Pneumatophoren zurückgeführt werden kann. Wahrscheinlich ist das jedenfalls. Auch bei den Rhizophysalidae endlich, den Formen mit riesiger Gasflasche und ohne Schwimmglocken, hat CHUN einen dem Typus entsprechenden Aufbau der Pneumatophore nachweisen können. Sie unterscheidet sich hauptsächlich durch einen apicalen Porus. Ein solcher findet sich nun — ich habe das nicht ausdrücklich erwähnt — auch bei Agalmidenlarven hier und da. Er stellt als Überbleibsel der Glockenhöhlenöffnung (Fig. 6) den Schirmrand dar und führt — nicht in die Gasflasche — wohl aber in die verschwundene Glockenhöhle, d. h. er wird von der Kuppe der Chitinflasche von unten her verschlossen. Wenn der Aufbau der *Rhizophysa*- und *Physalia*-Pneumatophore wirklich, wie es den Anschein hat, dem

¹ Er schreibt zu dem von ihm richtig abgebildeten Stadium meiner Fig. 5 und 7: »Im Innern der Anlage des Luftapparates bilden sich durch Auflösung des festen Inhalts zwei kleine Höhlen . . . , welche bald in eine einzige zusammenfließen, um später mit Luft angefüllt zu werden.« Für solche Dinge reicht eben die Beobachtung am Lebenden nicht aus.

² HAECKEL, Zur Entw. d. Siphon. Preisschrift. Utrecht 1897.

³ Zusammengefaßt in CHUNS Referat über die Entwicklung der Siphonophoren (Verh. Deutsche Zool. Ges. Kiel 1897).

der typischen Gasflasche entspricht, so muß also der zeitlebens vorhandene Porus derselben entweder ebenfalls nicht in die Chitinflasche führen oder aber sekundär durch den Belag des Manubriumzapfens (an der Stelle des Mundes also) durchbrechen.

Von der zweiten Hauptgruppe des CHUNSchen Siphonophorensystems: Physophorae (Eschscholtz) blieben dann also nur die Chondrophoren oder Tracheophysen übrig. Und diese haben in der Tat eine grundsätzlich abweichende Entwicklung ihrer Luft- (nicht Gas-) flasche aufzuweisen (s. S. 628).

2. Die typische Pneumatophoridenlarve.

a. Agalmiden.

METSCHNIKOFF unterscheidet drei Typen der Agalmiden-Entwicklung.

Bei *Agalma Sarsii* tritt zuerst das primäre Deckstück auf, dann Pneumatophore, weitere Deckstücke, Senkfaden, Schwimmglocken.

Bei *Halistemma rubrum* zuerst eine Schwimmglocke, dann Pneumatophore, weitere Schwimmglocken usw.

Bei *Halistemma* (*Cupulita*, *Stephanomia*) *pictum* zuerst die Pneumatophore, dann Senkfaden usw.

Für die beiden erstgenannten Arten haben wir gesehen, daß der Unterschied nicht zutrifft, die Entwicklung verläuft in beiden Fällen nach Typus I. Auch bei METSCHNIKOFF findet man das (nur geschrumpfte) primäre Deckstück in den Zeichnungen, in Fig. 5 u. 6 als kurzen Höcker, in Fig. 8 als blasigen Anhang mit unregelmäßigem Entodermkanal, dem METSCHNIKOFF nur eine irrtümliche Ausmündung gegeben hat.

Solche Bilder eines schrumpfenden Deckstücks — in allen Stadien — erhielt ich nun für beide Arten, wenn das Seewasser nicht durch häufiges Wechseln, vorsichtige Durchlüftung oder Algenvegetation mit genügend Sauerstoff versorgt wurde. Nur bei größter Sorgfalt in diesem Punkt, in großen Kulturgläsern und bei tadellos reifem Material, erhielt ich die normale Entwicklung mit großem primärem Deckstück. Und zwar geht die Abhängigkeit insbesondere vom Sauerstoffgehalt des Wassers so weit, daß ein bereits weit angelegtes Deckstück alsbald zurückgebildet, förmlich eingezogen wird, wenn die Durchlüftung unterbrochen wird. Die Larve wird dann wieder kugelig und nur die Pneumatophore entwickelt sich kräftig weiter.

Dabei können dann Bilder entstehen, wie METSCHNIKOFF sie für *Halistemma rubrum* als typisch annimmt, d. h. es kann zwar das primäre Deckstück, nicht aber die Schwimmglockenanlage unterdrückt erscheinen. Viel häufiger tritt aber für beide Species der Fall ein, den METSCHNIKOFF als spezifische Entwicklungsform von *Halistemma pictum* bezeichnet: es wird alles unterdrückt bis auf die Pneumatophore und die Nesselbatterien. (Ein solches Bild zeichnet METSCHNIKOFF selbst für *Halistemma rubrum* in der alten Larve Fig. 3 Taf. XI, die neben einer wohlausgebildeten Gasflasche nur erst kleine Knospen und Höcker aufweist.)

Aber während der Irrtum für *Halistemma rubrum* feststeht, sind seine Angaben für *Halistemma pictum* von CHUN bestätigt worden, der bei sorgfältigster Kultur die gleichen Bilder erhielt.

Es ist also sehr wohl möglich, daß bei dieser Agalmide (auch außerhalb des Aquariums) die Bildung des primären Deckstückes unterbleibt. Aber möglich ist auch, daß diese Art auf künstliche Verhältnisse ganz besonders fein reagiert. Die Bilder METSCHNIKOFFS (Fig. 6, 7, 8) sehen recht sehr pathologisch aus — nach meinen Erfahrungen an den andern beiden Agalmiden — und es ist auch etwas verdächtig, daß diese Larve, die, im Plankton gefangen, wohlausgebildete Schwimmglocken und Deckstücke besitzt, auch in den ältesten Exemplaren künstlicher Provenienz zwar eine wohlausgebildete Pneumatophore, aber noch gar kein Deckstück und Schwimmglocken besitzt.

Dabei ist diese Agalmide von den beiden andern Arten nur durch ihre Nesselknöpfe, ihre geringere Größe und etwas bräunliche Pigmentierung unterschieden, während in der Anordnung der für die Larve in Betracht kommenden Anhänge keine Unterschiede obwalten.

Es ist also, zumal da jene Entwicklungsform auch bei den andern Agalmiden so leicht entstehen kann, nicht ganz unwahrscheinlich, daß auch bei *Halistemma pictum* das Auftreten eines primären Deckstückes das Normale ist.

b. Andre Pneumatophoriden.

Dazu kommt, daß der Entwicklungstypus von *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum* in identischer Form auch bei *Physophora*, *Crystallodes* und *Athorybia* wiederkehrt, wie HAECKEL gefunden hat, während die METSCHNIKOFF-CHUNsche Entwicklungsform von *Halistemma pictum* nur bei der HUXLEYSchen Larve von *Physalia*

wiederkehrt, die mit ihrer großen Pneumatophore schon zu alt ist, um etwas zu entscheiden (Abb. bei CHUN l. c.). — Für die Mehrzahl der Pneumatophoriden kennen wir die Entwicklung nicht. Wir können also nur sagen, daß die hier beschriebene Entwicklungsform für die bei weitem meisten daraufhin untersuchten Pneumatophoriden zutrifft, also einstweilen jedenfalls als typisch bezeichnet werden muß.

B. Calycophoriden.

Wenn wir den so gewonnenen Typus mit der Calycophoriden-Larve vergleichen, wie METSCHNIKOFF und CHUN sie beschrieben haben, so finden wir zunächst das Bipolariastadium der Planula wieder. Die aborale Proliferationszone macht dann aber eine Drehung um 90° , die sie an die Seitenfläche der ovalen Larve bringt. (Das hat einen technischen Grund: die Schwimglocken kehren die Öffnung nach außen und würden also, am Pol entstehend, die spätere lange Kolonie vor sich her zu treiben haben.) Diese Proliferationszone ist gruppiert um eine primäre Schwimglocke, die später abfällt und als unpaare Terminalmeduse der Pneumatophore verglichen werden kann (CHUN).

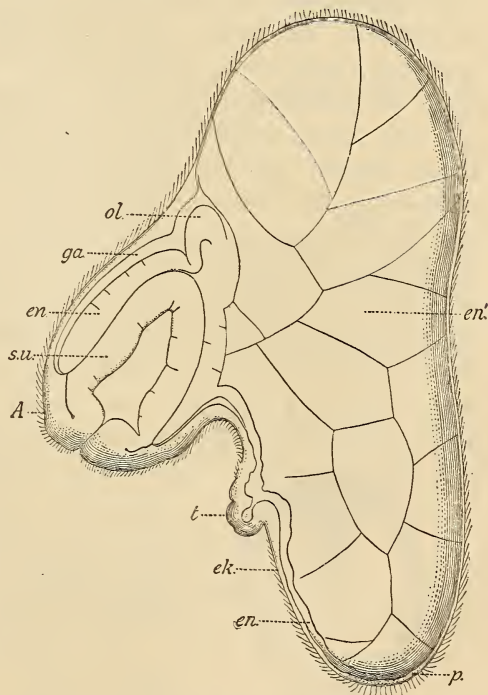


Fig. 14.

Typische Calycophoridenlarve (aus CHUN l. c.) ol, die Magenampulle der Medusenknospe, später Ölbehälter.

Doch müssen wir dabei im Auge behalten, daß die Schwimglocke im Gegensatz zur Gasflasche kein Manubrium und dafür eine geräumige Glockenhöhle besitzt. Das primäre Deckstück fehlt den (bisher untersuchten) Calycophoriden gänzlich.

C. Chondrophoren.

1. Luftflasche, Schwimmglocke und Gasflasche.

Die CHUNsche Homologisierung der primären Schwimmglocke mit der Luftflasche und der Gasflasche erhält nun für die ersteren beiden Organe eine vertiefte, für die beiden letzteren eine verminderte Bedeutung.

Ein wesentliches Resultat der vorliegenden Studie ist ja, daß wir die Luftflasche nicht mehr ohne weiteres der Gasflasche gleichsetzen dürfen, denn nur bei der ersteren ist es wirklich die Glockenhöhle, die, mit »Chitin« ausgekleidet, die Luft umschließt. (Diese Chitinabsonderung erfolgt, um das Organ bis zuletzt komprimierbar zu erhalten, am Boden der Glockenhöhle zuletzt, und so kommen auch bei *Velella* vorübergehend eine »Trichterpforte« und ein »Chitining« als Scheinhomologien zum Ausdruck.)

Die Ähnlichkeit mit der Schwimmglocke wird wesentlich dadurch erhöht, daß die *Velella*-Luftflasche, wenn die Larve aus der Tiefsee an die Oberfläche aufgestiegen ist und den Chitinpfpf, der bis dahin ihren Flaschenporus verschloß, ausgestoßen hat, pumpende Bewegungen vollführt, bei denen so lange Wasser ein- und ausgetrieben wird, bis einmal eine Luftblase in die Glockenhöhle gerät. Dann allerdings wird der Schwimmglockenhabitus stark verändert, die Luftflasche erhebt sich über den Wasserspiegel, der Porus wird vom »Segel« überwachsen, es bilden sich Sekundärporen, durch neue Ausscheidung der Subumbrella werden neue konzentrische Luft-

kammern gebildet usw. — kurz die vergleichende Anatomie würde allein wieder einmal in Verlegenheit kommen, wenn sie einem solchen Organ seinen richtigen Platz anweisen sollte.



Fig. 15.

Jüngste Larve (»*Conaria*«) von *Velella*. Ectoderm schwarz, Entoderm grau. Am oberen, aboralen Pol die Luftflaschenanlage. Darunter die Magenampulle (»*Conus*«), unten Mundporus des Planula-Primärzoides.

Die Ähnlichkeit mit einer Schwimmglockenanlage spricht sich auch darin aus, daß der Magen, der in beiden Medusen wegen des fehlenden Manubriums keinen rechten Platz hat, sich zapfenförmig in den Stamm, bzw. das Planula-Primärzoid hinein vorwölbt (vgl. Fig. 14 und 15). In beiden Fällen wird außerdem der Magen durch Ölabsonderung zum Schweborgan, bei der *Velella-Conaria* zum ölgefüllten »*Conus*«, bei den Calycophoriden zum Ölbehälter.

Aus allem geht hervor, daß die Luftflasche wohl als eine umgebildete Schwimmglocke, nicht aber als umgebildete Gasflasche angesprochen werden darf. Wir müssen deshalb die Chondrophoren von den »Physophoren«, mit denen sie bisher (außer von HAECKEL) allgemein vereinigt wurden, trennen und sie in größerer Nähe der Calyphoriden diesen und den Pneumatophoriden als dritte Hauptgruppe der Siphonophoren entgegenstellen.

2. Der Bauplan der Chondrophoren.

Wir dürfen sie aber auch keinesfalls mit den Calyphoriden vereinigen wollen, da sie sich von beiden Gruppen durch ihren Bauplan scharf unterscheiden. Ihre übrigen Sondercharaktere: scheibenförmige Proliferationszone, Floßbildung, achtstrahliger Bau finden hier und da Anklänge, aber die Art und Einfachheit in der Zusammensetzung, dem Bauplan der Kolonie ist durchaus eigenartig. Nicht die Einfachheit ihres Baues; von den zwei Hauptzoiden ist insbesondere die Terminalmeduse von raffiniertester Kompliziertheit. Es ist das alte Entweder—Oder zwischen Komplikation innerhalb der Einheit (z. B. Infusorien) und Arbeitsteilung unter vielen einfacheren Einheiten.



Fig. 16.

Junge *Velella*, bestehend aus den zwei Hauptzoiden und der scheibenförmigen Proliferationszone (schwarz). Unten Primärzoid, oben Terminalmeduse mit Porus, Lufthöhle, Randsaum und Tentakeln.

Die Prüfung der Ontogenie ergab (l. c.), daß wir an der *Velella*-Kolonie (und dasselbe gilt sicherlich für *Porpita*) nur viererlei Zoide zu unterscheiden haben:

a. Das Primärzoid = Centralpolyp,

durch Umwandlung der Planula entstanden, die eigentlich nur durch die (relativ späte) Vermehrung der Ectoderm- und Entodermzellen Veränderungen erfährt.

b. Die sekundäre Terminalmeduse = Luftflasche

+ Segel + Floß + Randsaum + Randtentakel + »Leber«.

Es zeigte sich, daß der Hauptteil der ganzen Kolonie aus der terminalen Medusenanlage herausdifferenziert wird, sogar die mächtige komplizierte »Leber« ließ sich mit Sicherheit auf den Magen und die acht Radiärgefäße der Medusenanlage zurückführen, ebenso der reiche Kranz von Randtentakeln, die bisher als Personen auf-

gefaßt wurden. Sie entstehen im Zusammenhang mit den Radiärgefäßen, ihre spätere Vervielfältigung und ihre Anordnung in mehrere Reihen kann uns nicht irre machen, da wir z. B. bei *Limnocoedium* Ähnliches kennen.

Diesen beiden Hauptzoiden der Kolonie gesellen sich später die Produkte der ringförmigen Proliferationszone, nämlich:

c) Die Sekundärpolypen = Blastostyle (Freßpolypen).

Sie entstehen in großer Anzahl, aber ganz gleicher Ausbildung als einzige Art von Produkten der Proliferationszone, die bei den übrigen Siphonophoren so Mannigfaches hervorbringt. Die scheibenförmige Zone bildet den Abschluß des Primärpolypen und den Übergang zur Terminalmeduse (Fig. 10).

d) Die Tertiärmedusen = Chrysomitren

werden bekanntlich in großer Anzahl von den Sekundärpolypen hervorgebracht. [Sie tragen die Geschlechtsprodukte in die Tiefe, von wo die »Conaria«-Larve vermöge des Ölgehaltes ihres Conus wieder an die Oberfläche aufsteigt.]

In der Tat kann man die Chondrophoren — von den komplizierten Verhältnissen des einen medusoiden Sekundärzoids abgesehen — mit Recht als die einfachsten Siphonophoren bezeichnen, fehlen ihnen doch alle die Komplikationen auch der einfachsten, eigentlichen »Girlandenquallen« (Cormidien, Eudoxien, Deckstücke, Nesselfäden, Schwimmglückenwechsel usw.).

D. Narcomedusen.

Die merkwürdigen Hinweise auf eine uralte Verbindung zwischen Narcomedusen und Siphonophoren (zunächst Chondrophoren) habe ich in einem Vortrag vor der Deutschen Zoologischen Gesellschaft auseinandergesetzt (bei Gelegenheit der Demonstration meiner Belegpräparate zu der vorliegenden Studie). Ich muß sie aber hier kurz resümieren, um meine Auffassung des Siphonophorenstockes darlegen zu können.

Schon früher hatte man (insbesondere bekanntlich HAECKEL) zu Vergleichen benutzt: 1) die Achtstrahligkeit der Narcomedusen und Chondrophoren; 2) die (aborale) Proliferation bei beiden Gruppen. Die letztere allerdings in merkwürdig verkehrter Weise. Während HAECKEL den Stamm als proliferierendes Manubrium der Terminalmeduse auffaßt, erwägen DELAGE—HÉROUARD die Mög-

lichkeit, den Stamm mitsamt dem Primärpolypen als Aboralstolo der Terminalmeduse zu verstehen, wodurch also — so oder so — das Verhältnis zwischen dem wirklich Primären und Sekundären gerade umgekehrt wird.

In der Tat ist es das Planula-Primärzoid, also der primäre Polyp, an dessen Aboralpol der Stamm hervorwächst — wie die *Cunina*-Knospenähre am Aboralpol der primären *Cunina*-Larve.

Ich habe damals an der Narcomedusenentwicklung gezeigt, weshalb die zunächst befremdliche Gleichsetzung Primär»polyp« = Narco»meduse« keine wirkliche Schwierigkeit darstellt. Dagegen stellt das Auftreten der Glockenkernmedusen ein um so ernsteres Hindernis dar, zu dessen Vernachlässigung jene beiden Vergleichspunkte nicht genügen.

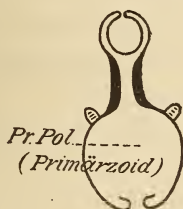


Fig. 17.

Schema einer ursprünglichen Siphonophorenlarve. Unten das narcomedusenartige Primärzoid, am aboralen Pol die Proliferationszone (schwarz) = Stamm mit dem medusoiden Terminalorgan (Schwimmglocke oder Luftflasche).



Fig. 18.

Schema der typischen Pneumatophoridenlarve. Unten das Planula-Primärzoid, an dessen Aboralpol die Proliferationszone (schwarz) mit dem terminalen Fallschirmdeckstück (punktiert) und der Gasflasche mit Manubrium (grau).

Ein drittes Moment aber kann uns berechtigen, diesen alten Gedanken gleichwohl nicht a limine abzuweisen. Das Planula-Primärzoid von *Veella* besitzt ein rudimentäres Narcomedusen-Organ in Gestalt von zwei von solider Entodermachse erfüllten Tentakeln nahe dem aboralen Pol, die bei dem jüngsten Stadium aboralwärts umgebogen sind und mit je einem Nesselknopf enden (Fig. 15). Sie werden dann zu kurzen Stummeln und verschwinden spurlos, ehe die Differenzierung der Glockenkerneinsenkung (Luftflasche) beginnt. Die Medusententakeln treten viel später als hohle Schläuche auf.

Die etwaige Verwandtschaft der Narcomedusen und Chondrophoren muß aber in Zeiten zurückreichen, in denen es noch keine Glockenkernmedusen gab (— wenn wir nicht etwa noch Hinweise finden, die für einen nachträglichen Verlust solcher Bildung

seitens der Narcomedusen sprechen), wir müssen daher bis zu den Bipolarialarven einfachster Urcölenteraten zurückgehen, deren Aboralscheibe zum Haftorgan (Polyp), Schwimmorgan (Siphonophoren), Sinnesorgan (*Aeginopsis*, Ctenophoren), Proliferationszone (*Cunina*, Siphonophoren) werden konnte.

E. Auffassung des Siphonophoren-Stocks und seiner Teile.

Die Siphonophorenkolonie stellt sich, um das zu rekapitulieren, genetisch als ein (narcomedusenartiges) pelagisches Planula-Primärzoid mit aboraler Proliferation dar. Während das erstere zum Primärpolyp wird, gliedert sich der Aboralstolo in ein Terminalorgan (Luftflasche, Schwimglocke oder Deckstück, durch Gasflasche ersetzt) und die circumpolare Proliferationszone (Stamm) von scheiben- oder röhrenförmiger Gestalt. Die Produkte sind einander gleich (*Verella*) oder verschiedenartig, sie sind gesetzmäßig in Gruppen geordnet oder regellos verteilt. Wie der Primärpolyp die Sekundärmeduse(n), so erzeugen die Sekundärpolypen (Blastostyle) die Tertiärmedusen (Geschlechtsträger).

Endlich bleibt die Frage nach »Person«, »Organ« und »Individuum«. Die sog. »Polyorgan-« oder »Medusom«theorie ist noch immer nicht ganz verschwunden; es ist aber wirklich höchste Zeit, die von der Ontogenese desavouierte Auffassung des Stammes als eines proliferierenden Organs der (de facto sekundären!) Terminalmeduse aus der Diskussion zu entfernen.

Es kann sich nur noch um Meinungsverschiedenheiten auf dem Boden der »Polypersontheorie« handeln. Mir scheint die Wertigkeit der einzelnen Anhänge (Zoide) nicht stets richtig unterschieden. Man muß Zoide unterscheiden, welche dem Primärzoid voll gleichwertig sind, also theoretisch durch Halbierung des Primärpolypen entstanden sein könnten — solche können wir als »Personzoide« bezeichnen — und solche Zoide, welche nur irgend einem Teil des Primärzoids gleichwertig sind und als Organ desselben entstanden sein könnten (»Organzoide«).

Den Ausdruck »Individuum« wird man hier am besten mit HUXLEY nur auf die ganze Formenreihe vom Ei bis zum Ei anwenden; darin hat man dann wirklich eine scharf begrenzte Einheit, die zugleich die Gesamterscheinung der betreffenden Species wirklich repräsentiert. Der Begriff Person (Individuum niederer Stufe) ist nicht so genau bestimmt, ungeschlechtlich entstandene, sessile Personen und Organe sind nicht haarscharf auseinander zu

halten (vgl. Spongien). Mit der obigen Definierung von Organzoiden und Personzoiden kommt man indes ganz gut aus.

Als Personzoide können wir mit Sicherheit außer dem Primärzoid nur die Sekundärpolypen (Freßpolypen, Blastostyle, manche Taster) bezeichnen. Diese sind ihm wirklich gleichwertig und könnten ebenso gut durch Teilung des Primärpolypen entstanden sein. Sie vermögen z. T. auch, wie er, sowohl Glockenkernknospen als weitere Polypen hervorzubringen.

Die übrigen Anhänge des Stammes (Medusen, Deckstücke, Senkfäden) können nicht eher als »Personzoide« angesprochen werden, als man nicht die theoretische Gleichwertigkeit mit dem Primärzoid nachweist. Die Senkfäden z. B. sind wahrscheinlich nicht mehr als sie scheinen, zweckmäßig verlängerte Stielbildungen an den Nesselpolstern des Polypen.

Die Deckstücke lassen sich durch Vervielfältigung des primären Deckstückes erklären, dieses aber ist nicht ein Teilprodukt des Primärpolypen, sondern nur eine fallschirmartige Verbreiterung seines Aboralstolo, ebenfalls eine als Organ desselben durchaus verständliche Einrichtung. (Noch weniger sind es übrigens trotz scheinbarer Beziehungen Medusen, es fehlt jede Andeutung eines Glockenkerns.)

Die Sekundär- und Tertiärmedusen kann ich ebenfalls nur als »Organzoide« ansprechen, da die Gleichwertigkeit der Hydromedusen und -Polypen, die Möglichkeit der einmaligen Entstehung der einen durch Umbildung der andern, sehr problematisch ist. Auch die freischwimmenden Hydromedusen sind am besten als selbständig gewordene Organe zu verstehen (HUXLEY), sie entstehen niemals aus dem Ei und vermögen zwar hier und da weitere Medusen, aber niemals wieder Polypen zu produzieren. Die Terminal-Schwimmglocke oder Luftflasche einer Siphonophorenlarve (Fig. 17) läßt sich noch am ersten von der tief eingesenkten Haftflasche etwa einer *Eutima*-Planula ableiten (vgl. Zool. Anz. Bd. 28, S. 291).

Anhang: Entwicklungsphysiologische Hinweise.

Hier sollen anhangsweise ein paar Beobachtungen Platz finden, deren kurze Mitteilung nur als Anregung zu eingehenderer Untersuchung aufgefaßt sein will.

1. Ei und Sperma.

Die reifen Geschlechtsmedusen lösen sich vom Stock los und schwimmen eine Zeitlang durch die Cilienbewegung ihrer

Außen-seite umher. Dann wird das eine Ei der ♀ Glocke ausgestoßen und ist zur Befruchtung reif. Der Eikern nimmt zu diesem Zweck eine eigentümliche Stellung ein, er legt sich, wie ich besonders an den riesigen Eiern von *Agalma Clausii* (BEDOT) beobachtete, der Peripherie mit einer breiten Fläche an. Und nun sieht man zahlreiche Spermatozoen sich der Eihaut genau im Bereich des fladenförmigen Kerns — und nur hier! — anheften, so daß es den Anschein bekommt, als besitze das Ei eine dicht bewimperte Scheitelplatte. Durch die lebhafteste Bewegung der Spermatozoenschwänze gerät das Ei in kreisende Bewegung.

Bei der Größe des Eies und des Kerns würde es lohnend sein, diese offenbar chemotaktische Anziehung der Samenzellen sowie die Vorgänge der Kernverschmelzung usw. näher zu untersuchen.

2. Primäre und sekundäre Gasbildung.

Wichtig wäre es auch, der Gasproduktion der Pneumatophore näher nachzugehen, insbesondere weil wir offenbar zwei physiologisch ganz verschiedene Leistungen vor uns haben. Während die Gasausscheidung des fertigen Organs nach dem Typus der Schwimmblasen-Gasdrüse der Fische vor sich gehen dürfte, findet die Bildung des primären Gasbläschens unter Auflösung embryonaler Zellen statt. Es wäre interessant zu wissen, was für Zersetzungsprozesse hier im Spiele sind. Auch deshalb, weil solches Wissen uns vielleicht eine Aufklärung über die phylogenetische Entstehung dieser Schwebeanpassung geben könnte. Während wir die Luftflasche leicht von einer gelegentlich an der Oberfläche Luft aufnehmenden Schwimglocke — das kann man ja oft beobachten — ableiten können, sind wir über die Entstehung der Pneumatophore und ihre Gassecretion um so mehr im unklaren. (Vielleicht kann man sich den Vorgang so denken, daß gelegentlich bei der Verdauung im Medusenmagen Zersetzungsgase auftreten, die dann als wertvolle Schwebhilfsmittel durch Mundverschluß und »Chitin«-ausscheidung zurückgehalten wurden. Und da nun keine Nahrung mehr aufgenommen wurde, mußten die Gasblasen durch Selbstzersetzung der Gewebszellen erzeugt werden. Daran schloß sich dann endlich der Erwerb der »Gassecretion« ohne Plasmazersetzung.)

3. Einfluß des Sauerstoffgehalts der Umgebung auf die Proliferationszone, insbesondere die Gasflasche.

Wenn das Wasser der Kulturgläser nicht durch Wasserwechsel, Durchlüftung oder Algen genügend mit Sauerstoff versorgt wird —

wir dürfen einstweilen ohne experimentelle Prüfung annehmen, daß es sich im wesentlichen um den Sauerstoff handelt — so sieht man regelmäßig zweierlei Veränderungen in den Larven eintreten.

Einmal werden sämtliche Organe, welche die Oberfläche der Larve vergrößern, also zumal das primäre Deckstück (Fig. 5) unterdrückt, oder wenn bereits angelegt, wieder eingezogen, so daß die Kugelgestalt möglichst gewahrt bleibt (Fig. 20, 21 a).

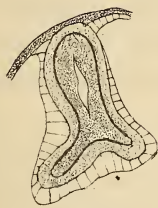


Fig. 19.

Pneumatophorenanlage von *Agalma* mit doppelter Trichterbildung.

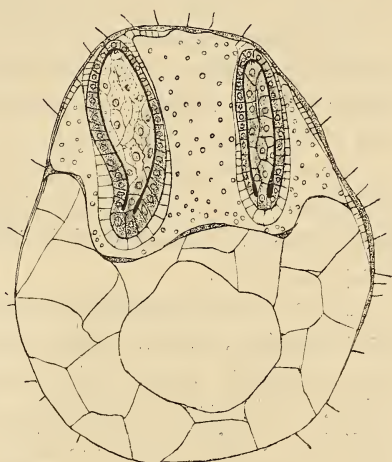


Fig. 20.

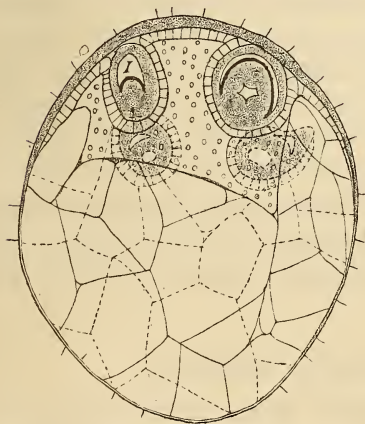


Fig. 21 a.

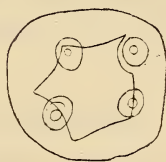


Fig. 21 b.

Fig. 20, 21 a, 21 b.

Zweifachbildung und Vierfachbildung der Pneumatophore bei *Agalma*. 21 b von oben gesehen.

Andererseits erfährt die Pneumatophorenanlage eine verstärkte Ausbildung. Schon HAECKEL beobachtete in mißgebildeten Larven von *Physophora* und *Chrystallodes* ganz riesige Gasflaschen, und auch bei unsern Agalmiden werden sie in den kugligen Larven bis auf das Doppelte ihrer normalen relativen Länge vergrößert.

Dabei sind sie meist völlig normal ausgebildet, manchmal

zeigen sie auch Neigung, sich zu teilen, besonders am Trichterende (Fig. 19).

Am interessantesten aber ist ihre Vervielfältigung, wenn man bedenkt, daß die Gasflasche ebenso ein terminales und stets in der Einzahl vorhandenes Organ ist, wie etwa der Kopf eines Bandwurmes. Es werden dabei zwei Pneumatophoren gebildet, wie sie Fig. 20 bereits in ziemlich fortgeschrittener Ausbildung zeigt und wie sie auch METSCHNIKOFF gelegentlich bei *Physophora* gesehen hat.

Einmal sah ich sogar vier annähernd symmetrisch verteilte Gasflaschenanlagen (Fig. 21a und b) und zwar bei einer Larve, welche ihr schon deutlich abgeschnürtes Deckstück (wie Fig. 3) ebenfalls völlig eingezogen hatte.

Das Interessante an der Sache ist zunächst die deutliche »Tendenz« der Larve, den Verlust des primären Schweborgans (Fallschirm-Deckstück) durch kräftige Ausbildung des Gasapparats zu kompensieren.

Aber diese Regulationserscheinung erhält dadurch ein besonderes Gepräge, daß zu ihrer Durchführung Zellmaterial verwandt wird, welches vorher die Anlage ganz andersartiger Organe bildete. Bei der Vierfachbildung der Pneumatophore ist das am deutlichsten. Hier werden Zellbezirke zu typischen Pneumatophorenanlagen umdifferenziert, welche einerseits bereits eine deutlich ausgesprochene Deckstückanlage gebildet hatten und welche anderseits dazu bestimmt waren, Schwimmglocken usw. hervorzubringen.

Vielleicht wird sich auf experimentellem Wege über das Ursachengetriebe bei diesen Differenzierungen näherer Aufschluß erhalten lassen.

Übersicht der allgemeineren Resultate.

1) Die typische Gasflasche entsteht nicht aus der Wand der Glockenhöhle, sondern im Inneren eines manubriumartigen Zapfens, der die Glockenhöhle verdrängt und dessen Zellen bei der »primären Gasproduktion« größtenteils verbraucht werden.

2) Die typische Pneumatophoridenlarve stellt eine bipolare Plana dar, an deren Aboralpol die kappenförmige Proliferationszone entsteht und zwar entwickelt diese in ihrer Mitte zuerst das primäre Fallschirmdeckstück, an dessen Stelle später die medusoide Pneumatophore tritt.

3) Die Proliferationszone der Calycophoridenlarve ist in der primären Schwimmglocke centriert, die als terminale Medusenknospe

einerseits der Pneumatophore, anderseits der Chondrophoren-Luftflasche zu vergleichen ist (CHUN).

Die Schwimmglocke steht aber der Luftflasche ungleich näher als der gasführenden Pneumatophore. Sie hat mit der ersteren (im Gegensatz zur letzteren) die persistierende Glockenhöhle, das Fehlen eines Manubriums, die Anordnung und Bestimmung des Magens, die Pumpbewegungen usw. gemeinsam.

4) Die Chondrophoren (*Velella*) stehen jedoch in ihrem einfachen Bauplan auch den Calycophoriden fremd gegenüber, sie bestehen nur: aus den zwei Hauptzoiden (Planula-Primärpolyp und Terminalmeduse) und den unter sich gleichartigen Produkten der Proliferationszone (Blastostyle mit Tertiärmedusen).

Diese im Bauplan einfachsten Siphonophoren enthalten in ihrer Entwicklung einen Hinweis auf alte Beziehungen zu den Narcomedusen, in Gestalt zweier rudimentärer Schwebtentakeln des Primärzoids.

5) Der Siphonophorenstock kann aufgefaßt werden: als ein Individuum im Sinne HUXLEYS (Formenkette vom Ei bis zum Ei), das in eine Vielzahl von Personzoiden und Organzoiden differenziert ist. Und zwar bildet das aus dem Ei entstandene Primärzoid (Planula), das zum Primärpolypen wird, einen aboralen Stolo, der sich in Terminalorgan und circumpolare Proliferationszone (Stamm) sondert.

6) Der Siphonophorenstock kann abgeleitet werden: von pelagischen bipolaren Organismen (»Bipolaria«, Urhydroidlarve?), deren Aboralpol, wie bei heutigen Narcomedusen, zum Stolo prolifer, jedoch mit besonderem Terminalorgan, wurde.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [82](#)

Autor(en)/Author(s): Woltereck Richard

Artikel/Article: [Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks, mit einem Anhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden 611-637](#)