



BEITRÄGE ZUR ENTWICKELUNGSGESCHICHTE VON PORPITA

VON

Dr. H. C. DELSMAN.

(Laboratorium voor het onderzoek der zee, Batavia).

Während meiner Reisen mit dem Untersuchungsdampfer „Brak“ zum Studium pelagischer Fischeier und -larven in der Javasee fand ich Gelegenheit, beiläufig auch einige Beobachtungen über den Entwicklungskreis von *Porpita* anzustellen. In der Javasee lässt sich *Porpita* oft in grosser Zahl beobachten, während *Verella* dagegen ziemlich selten ist. Über den Entwicklungskreis der *Verella* sind wir ziemlich vollständig unterrichtet, seit WOLTERECK (1904) die Larve, Conaria, gefunden und deren Übergang in die von CHUN (1897) beschriebene Rataria verfolgt hat. Die Rataria, welche CHUN während seines Aufenthalts auf den Canaren entdeckte, stellt eine junge *Verella* mit einkammerigem Treibapparat und mit einem Porus, dem Primärporus, dar.

Schon lange war bekannt, dass die erwachsene *Verella*, welche die ungeschlechtliche Generation darstellt, an Blastostyls, welche auf der Unterseite rings um den centralen Primärpolyp auftreten, eine sehr grosse Zahl kleiner Medusen, der sog. Chrysomitren, fortbringt. Diese lösen sich und werden im Plankton des Mittelmeeres oft in ungeheuren Mengen angetroffen. Nur einmal ist es jedoch gelungen, geschlechtsreife Chrysomitren zu beobachten und zwar in der Strasse von Messina. METSCHNIKOFF beobachtete in den rudimentären Manubrien derselben entweder Sperma, oder ein einziges grosses Ei mit purpurrothem Dotter. Zwischen diesem Ei und der von WOLTERECK beschriebenen Conaria findet sich eine noch nicht ausgefüllte Lücke. WOLTERECK nimmt an, dass die Chrysomitren in die Tiefe sinken und in grosser Tiefe ihre Eier fortbringen, welche erst als Conarien wieder an die Oberfläche emporsteigen.

Meine Beobachtungen an *Porpita* weisen auf eine sehr grosse Übereinstimmung mit *Verella*. Sie beziehen sich erstens auf die Chrysomitren, zweitens auf die Conaria und deren Übergang in die *Porpita*. Von der Literatur über *Verella* und *Porpita* steht mir in meinem jetzigen Wohnort leider fast nichts zur Verfügung. Nur die Angaben in DELAGE und HÉROUARD's *Traité de zoologie concrète* (1901) sind mir zugänglich. Auf meiner Bitte war jedoch Prof. WOLTERECK so freundlich, mir das letzte Exemplar seiner *Verella*-Arbeit zu schicken und aus seinem Briefe, worin er schreibt: „Ich

freue mich sehr, dass Sie die lange gesuchte *Porpita*-Larve gefunden haben", sehe ich, dass meine Beobachtungen an *Porpita* offenbar Neues bringen.

An erster Stelle werde ich jetzt meine Beobachtungen bezüglich der Chrysomitren mitteilen.

Einige Male habe ich an Bord eine grössere *Porpita* in ein Glas mit Meereswasser gebracht und sie darin beobachtet. Die schön blauen, mit drei Längsreihen von dunklen Nesselköpfchen versehenen Tentakel sind viel länger als diejenigen der *Veleva*, obgleich bei weitem nicht so lang wie diejenigen der *Physalia*. Bei der letzteren Form sind sie sehr contractil, sie können sich enorm verlängern und dann plötzlich kräftig zusammenziehen. Mikroskopisch erweisen sie sich denn auch als von sehr kräftigen Muskeln versehen. Bei *Porpita* nichts davon. Die einzige Bewegung, welche die Tentakel ausführen, ist ein nicht allzu schnelles, gleichzeitiges Niederschlagen, gefolgt von einem langsamen, offenbar passiven Wiederaufsteigen und Ausbreiten. Von Contractilität ist nicht die Rede und bei microscopischer Betrachtung lassen sich denn auch keine Muskeln in den Tentakeln nachweisen.

Nachdem das Tier einige Stunden so gestanden hatte, sah ich von dessen mit Blastostyls besetzter Unterseite ein Regen von etwas gelblichen Körnchen durch das Wasser niedersinken bis auf den Boden des Glases. Mikroskopische Untersuchung zeigte, dass wir es hier mit kleinen Medusen zu tun hatten, welche jedoch noch nicht so weit entwickelt waren, dass sie activ schwimmen könnten. Nach einigen Stunden jedoch fingen mehrere an unregelmässige Zuckungen auszuführen und am nächsten Morgen fand ich die Mehrheit nicht mehr am Boden des Glases liegen, sondern mittels regelmässiger Zusammenziehungen des Schirmrandes, von Zeit zu Zeit von Ruhepausen abgewechselt, nach oben schwimmend, viele dicht unter der Oberfläche. Auch während der nächsten Tage blieb das so, darauf fingen sie allmählich an abnormal zu werden und unter Bildung grosser blasiger Aufschwellungen der Körperwand abzusterben.

Die Medusen gehörten zum Typus der Hydromedusen, sie waren glashell durchsichtig, so dass das Anfertigen von Schnitten sich als überflüssig erwies, weil das Studium von optischen Längs- und Querschnitten in jeder beliebigen Richtung völlig ausreichte um mich über ihren inneren Bau aufzuklären. Vermutlich weist dieser Bau möglichst grosse Übereinstimmung mit demjenigen der *Veleva*-Chrysomitren auf. Ich verfüge jedoch leider über keine ausführlichere Beschreibung der letzteren und werde daher nur festlegen was ich selbst beobachtete, und auf Vergleichung verzichten.

Was beim Studium der Chrysomitren zuerst auffiel, war die rudimentäre Beschaffenheit des Entodermsystems. Eine Mundöffnung fehlte und das Manubrium war ganz rudimentär. Das Entoderm bestand aus grossen, blasigen, stark vacuolisierten Zellen und ein Lumen fehlte fast vollständig. Nur wo sich sonst die centrale Magenhöhle bei Hydromedusen befindet, war oft ein kleiner Hohlraum anwesend, indem die blasigen Zellen daselbst ein wenig auseinanderwichen.

Die vier Radiärkanäle jedoch waren von vier soliden Entodermsträngen vertreten. Sie bestanden aus blasigen Zellen und gingen, wenn man sie auf optischem Querschnitt betrachtete (Fig. 2), nach beiden Seiten, sich allmählich abflachend, in die sie verbindende äusserst dünne Entodermplatte über. Einen Ringkanal habe ich ebensowenig entdecken können. Ich fragte mich zuerst, ob nicht vielleicht bei der weiteren Entwicklung sich das Entodermssystem vollständiger ausbilden dürfe. Entstehen die jetzt fehlenden Lumina vielleicht erst später? Ich achte dies dennoch nicht wahrscheinlich.

An erster Stelle würden, wenn die unvollständige Ausbildung des Entodermsystems als noch mehr oder weniger embryonal zu betrachten wäre, auch die Zellen einen mehr embryonalen Charakter aufweisen müssen, was jetzt am allerwenigsten der Fall ist. Zweitens habe ich in jungen Medusenknospen, wie ich weiter unten beschreiben werde, tatsächlich ein Lumen in den Anlagen der Radiärkanäle beobachtet, welches jedoch später wieder verloren geht (Fig. 8). Drittens scheint auch die Anwesenheit zahlreicher gelben Algen (Zoöchlorellen) auf eine abweichende Ernährungsweise dieser Medusen hinzudeuten.

Auch in den Chrysomitren der *Veella* finden sich diese Zoöchlorellen und nach METSCHNIKOFF's mir leider nicht zugänglicher Beobachtung von geschlechtsreifen Chrysomitren scheinen sie auch in diesem Stadium noch immer anwesend zu sein und ist die Meduse auch dann noch immer zur selbständigen Nahrungsaufnahme unfähig. Offenbar haben wir es hier also mit einer Symbiose zu tun. Die Zoochlorellen finden sich sämtlich im Entoderm und zwar vornehmlich in den vier Entodermsträngen, welche den Radiärkanälen entsprechen. In jedem derselben sind sie hauptsächlich in zwei Längsreihen angeordnet, links und rechts von der Mitte (Fig. 2), so dass man bei oberflächlicher Betrachtung der Chrysomitra (Fig. 1) zuerst

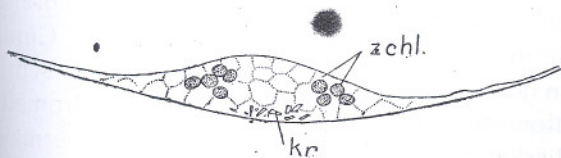


Fig. 2. Optischer Querschnitt durch einen "Radiärkanal", *kr.* Kristallchen, *zchl.* Zoöchlorellen.

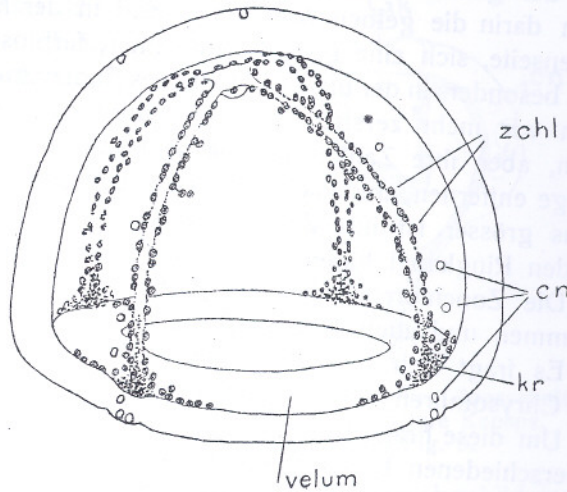


Fig. 1. Chrysomitra, einen Tag alt. *cn.* Cnidocysten, *kr.* Kristallchen, *zchl.* Zoöchlorellen.

den Eindruck bekommt, als seien sie links und rechts von einem Radiärkanäle gelegen. Auf optischem Querschnitt (Fig. 2) sehen wir jedoch, dass von einem Kanal nicht die Rede ist und

dass der ganze Querschnitt aus blasigen Zellen besteht. Links und rechts liegen darin die gelben Algen, während in der Mitte, aber mehr nach der Aussenseite, sich eine grosse Zahl feiner, farbloser Kristallchen beobachten lässt, besonders in der unteren Hälfte des Radiärstranges. Einige Zoöchlorellen sehen wir mehr zerstreut und in einiger Entfernung vom Radiärstrange liegen, aber ihre Zahl nimmt schnell ab, je weiter wir uns vom Radiärstrange entfernen, und halbwegs zwischen zwei Strängen fehlen sie völlig. Etwas grösser ist ihre Zahl am Unterende der vier Entodermstränge, wo wir den Ringkanal hätten erwarten dürfen.

Die Zoöchlorellen liegen oft in Grüppchen von zwei, vier oder acht zusammen und auch Teilungsstadien lassen sich oft beobachten.

Es fragt sich nun: wo kommen die gelben Algen her? Werden sie den Chrysomitren vom Muttertier mitgegeben auf die Reise?

Um diese Frage zu beantworten habe ich junge lebende Medusenknospen in verschiedenen Entwicklungsstadien studiert, und zwar an optischen Längs- und Querschnitten, wie ich es früher (1911) auch mit anderen Hydromedusen gemacht habe. An erster Stelle lässt sich nun constatieren, dass weder in den Blastostyls noch auch im übrigen Gewebe der *Porpita* eine einzige gelbe Alge anwesend ist. Dieselben treten zuerst in den jungen Medusenknospen auf.

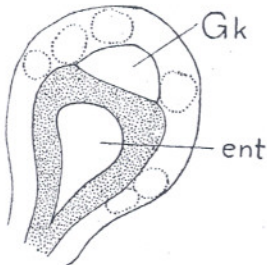


Fig. 3. Optischer Längsschnitt durch eine junge Medusenknospe. ent. Entodermhöhle, Gk. Glockenkern.

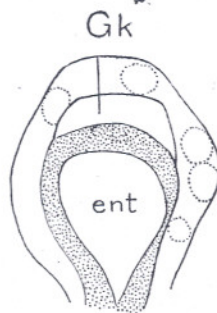


Fig. 4. Optischer Längsschnitt durch eine junge Medusenknospe. ent. Entodermhöhle, Gk. Glockenkern.

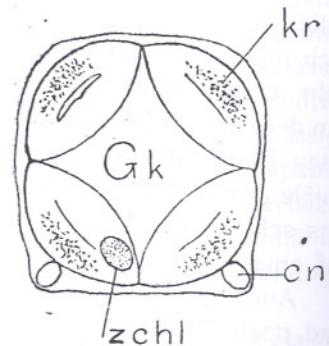


Fig. 5. Optischer Querschnitt durch eine etwas ältere Knospe, mit einer einzigen Zoöchlorelle. cn. Cnidocysten, Gk. Glockenkern, kr. Kristallchen, zchl. Zoöchlorellen.

Die jungen Medusenknospen bieten anfänglich die von Hydromedusen bekannten Bilder dar. In Fig. 3 und 4 sehen wir die solide Anlage des ectodermalen Glockenkerns zwischen Ekto- und Entoderm liegen. Zoöchlorellen fehlen noch völlig. Im Ektoderm lassen sich die Anlagen mehrerer Cnidocysten beobachten. Im Stadium der Fig. 5, welche einen optischen Querschnitt darstellt, sehen wir die vier Entodermdivertikel, welche sonst bei Hydromedusen die Anlage der vier Radiärkanäle darstellen, rings um den ectodermalen Glockenkern emporwachsen. Der Glockenkern wird dadurch von vier Seiten

her zusammengedrückt, bekommt dadurch von selbst eine länglichere Gestalt und dringt tiefer in das Innere der Knospe ein (Fig. 6, 7).

Im Ektoderm wird deutlich, dass die Cnidoblasten in vier Reihen angeordnet liegen, den Entodermdivertikeln in ihrer Lage entsprechend. Besonders aus Fig. 8 geht dies deutlich hervor.

Das Lumen in den vier Entodermdivertikeln ist in stadium der Fig. 5 entweder klein oder das Aussen- und Innenblatt liegen hart an einander. Im Aussenblatt ist eine grosse Zahl kleiner farblos Kristallchen aufgetreten. Im Innenblatt entdecken wir, seitlich gelegen, die erste gelbe

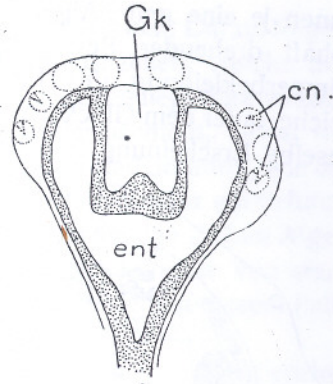


Fig. 6. Optischer Längsschnitt durch etwas ältere Knospe. Erklärung s. Fig. 5.

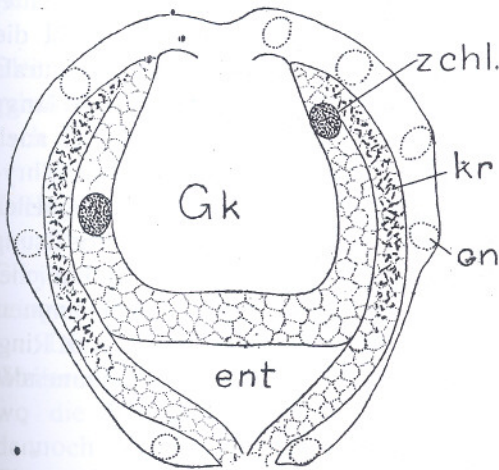


Fig. 7. Optischer Längsschnitt durch ältere Knospe, mit 8 Zoöchorellen.

Alge. In der hier abgebildeten Knospe (Fig. 5) war erst eine einzige Zoochlorelle anwesend. Sie hatte dieselbe Grösse wie die gelben Algen in der erwachsenen Chrysomitra, war also im Verhältnis zur ganzen Anlage sehr viel grösser. Viele derartige Knospen wurden von mir untersucht. Ich fand viele mit 2, 4, 8 u. s. w. Algen, aber auch wohl z. B. mit 3 Algen. Dass die gelben Zellen keine in den Medusenknospen entstehenden Organe derselben sind, geht hieraus hervor, dass sie sofort

die definitive Grösse und Farbe haben. Die Algen fand ich vom Anfang an immer an denselben Stellen, nämlich im Innenblatte der vier Entodermdivertikel, und zwar nicht median, wie die Kristallchen im Aussenblatt, sondern mehr nach den beiden Seiten, wie z. B. die Fig. 8 deutlich zeigt.

Diese Figur zeigt noch eine Eigentümlichkeit, welche ich mehrmals beobachtet habe. Die vier Entodermdivertikel haben ein deutliches Lumen. In zwei derselben findet sich in diesem

Alge. In der hier abgebildeten Knospe (Fig. 5) war erst eine einzige Zoochlorelle anwesend. Sie hatte dieselbe Grösse wie die gelben Algen in der erwachsenen Chrysomitra, war also im Verhältnis zur ganzen Anlage sehr viel grösser. Viele derartige Knospen wurden von mir untersucht. Ich fand viele mit 2, 4, 8 u. s. w. Algen, aber auch wohl z. B. mit 3 Algen. Dass die gelben Zellen keine in den Medusenknospen entstehenden Organe derselben sind, geht hieraus hervor, dass sie sofort

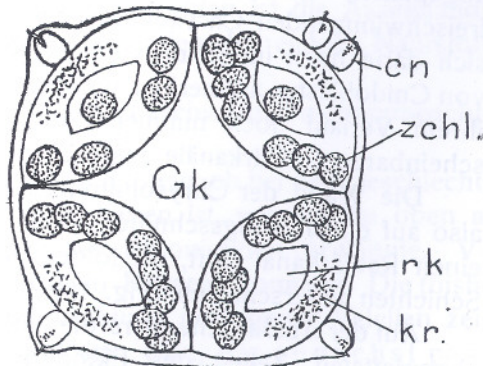


Fig. 8. Optischer Längsschnitt durch eine Knospe mit vielen Zoöchlorellen. *rk*, Radiärkanal; weiter wie in Fig. 5.

Lumen je eine gelbe Alge. Diese Algen waren darin nicht in Ruhe, sondern in lebhaft drehender Bewegung, offenbar passiv und verursacht durch eine Wimperbekleidung des Entoderms. Auch in der centralen Magenöhle, welche unter dem Glockenkerne noch immer anwesend ist, liess sich mehrmals dieselbe Erscheinung beobachten.

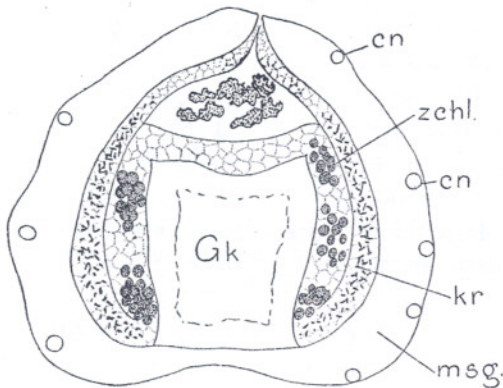


Fig. 9. Optischer Längsschnitt durch eine Knospe, welche sich bald lösen wird. $\times 150$. msg, Gallertschicht.

Später (Fig. 9) verschwindet das Lumen in den Entodermdivertikeln wieder, in den Zellen entstehen Vakuolen, wodurch sie ganz blasig werden, und Aussen- und Innenblatt legen sich aneinander. Die Grenze von beiden bleibt noch lange ziemlich deutlich, auch dadurch, dass sich im Aussenblatte die Kristallchen, im Innenblatte, obgleich hier mehr seitlich, die gelben Algen finden. Die zentrale Magenöhle bleibt noch lange bestehen und ist gewöhnlich auch in der freischwimmenden Chrysomitra noch als eine kleine Höhlung inmitten der blasigen Entodermzellen anwesend. In Medusenknospen, welche nicht weit mehr von der Loslösung entfernt waren, sah ich in der Magenöhle mehrmals eine Masse bräunlicher Reste (Fig. 9), ohne dass ich ausmachen konnte, wo dieselben herkommen.

Der Glockenkern höhlt sich aus, seine Zellen differenzieren sich zu Ringmuskelzellen. Ein gut entwickeltes Velum bleibt auch in der freischwimmenden Chrysomitra anwesend. Das die Exumbrella bekleidende Ektoderm sondert nach innen eine mächtige Gallertschicht ab, deren äussere Oberfläche sie, stark abgeplattet, bekleidet. Auch in der freischwimmenden Chrysomitra lassen sich darin noch immer die vier Reihen von Cnidoblasten aufmerken, welche in ihrem Verlauf noch nimmer die vier scheinbaren Radiärkanäle folgen.

Die Wand der Chrysomitren lässt also auf einem Längsschnitte, welcher einen Radiärkanal trifft, die folgenden Schichten unterscheiden (Fig. 10).

Auf der Aussenseite zuerst die stark abgeplatteten Zellen des Ektoderms mit hier und da einem Cnidoblasten, der in die Gallertschicht eingesunken

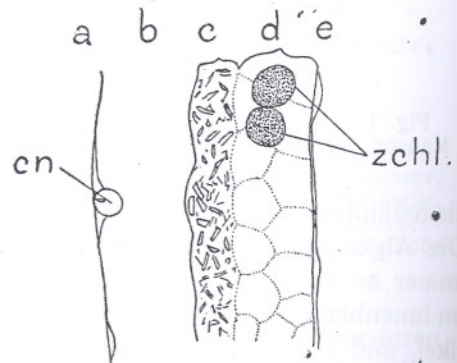


Fig. 10. Optischer radiärer Längsschnitt durch die Wand einer Meduse.

- a. Ektoderm der Aussenwand, mit Cnidocyst (cn).
- b. Gallertschicht.
- c. Aussenblatt des Entoderms, mit Kristallchen.
- d. Innenblatt des Entoderms, mit zwei Zoöchlorellen (zchl).
- e. Ektoderm der Glockenhöhle.

liegt. Sodann eine ziemlich mächtige Gallertschicht ohne Kernen. Darauf folgen die mit feinen Kristallchen gefüllten, blasigen Entodermzellen, welche das äussere Blatt der Entodermdivertikel darstellen. Hart dagegen liegt die ebenfalls aus blasigen Zellen zusammengesetzte innere Entodermschicht, worin die gelben Algen eingebettet liegen, jedoch nicht median im Radiärstrang, wie die Kristallchen, sondern auf der linken und rechten Seite, so dass ein Schnitt, der, wie Fig. 10, die Kristallchen enthält, keine oder nur wenige gelben Algen zeigt. Die Innenbekleidung der Glocke schliesslich wird wieder von stark abgeplatteten Ektodermzellen gebildet, welche sich ausserdem in diesem Falle zu Ringmuskelzellen differenziert haben.

Bei einige Tage alten Medusen sinken die Kristallchen, welche vorher im ganzen Aussenblatt der Entodermdivertikel gleichmässig verteilt waren, in den Radiärsträngen immer mehr nach unten, wo sie also am Schirmrande vier dichte Anhäufungen bilden.

Ihre Bedeutung wird jetzt klar: wir haben es hier offenbar mit einem Gleichgewichtsorgan zu tun, wodurch die Meduse in aufrechter Stellung gehalten wird, so dass sie sich durch die Kontraktionen des Schirmrandes nach oben bewegt.

Die gut entwickelten Chrysomitren hielten sich in dieser Wiese in meinem Zuchtglase denn auch dicht unter der Oberfläche des Wassers auf.

Dies spricht nicht zugunsten von WOLTERECK's Annahme, dass die Chrysomitren sich in der Tiefsee aufhalten und dort ihre Eier zur Reife bringen sollten,

Dieser Annahme kann ich auch auf anderen Gründen nicht ohne Weiteres beipflichten, obgleich es befremdend bleibt, dass im Mittelmeer, wo die Veellen und ihre Chrysomitren so massenhaft auftreten können, dennoch nur einmal geschlechtsreife Medusen gefunden wurden. Ein wichtiger Einwand gegen diese Annahme scheint mir jedoch auch die Anwesenheit der gelben Algen, und die Rolle, welche dieselben, angesichts der rudimentären Beschaffenheit des Entoderms, offenbar bei der Ernährung der Meduse spielen. Nur in den oberen Wasserschichten ist die Assimilation, welche hier offenbar die dem Ei mitzugebenden fettreichen Nährstoffe liefern soll, möglich.

WOLTERECK hat auch die oben genannten Beschwerden nicht unbeachtet gelassen. Er schreibt:

„Es wird ein Augenmerk darauf zu richten sein, ob bei den Geschlechtsmedusen eine negative Phototaxis nachzuweisen ist, wie ich sie oben als Veranlassung der Tiefenwanderung junger Phronimiden erwähnte. Vor allem aber würde positive Barotaxis in Betracht kommen. Die (bisher auf diesen Punkt nicht gerichtete) Beobachtung gefangener Veellen zeigt nur ein schnelles Zubodensinken der gelösten Chr., das zunächst passiv zu sein schien“.

In der Tat ist das anfängliche Zubodensinken der eben gelösten Chrysomitren völlig passiv, aber, wie wir oben gesehen haben, sobald die activen

Kontraktionen der Glocke auftreten, macht sich eine deutliche negative Barotaxis bemerkbar.

Weiter schreibt WOLTERECK:

„Bekanntlich besitzen die Veellen zahlreiche gelbe und bräunliche Zoochlorellen, von denen eine (sehr inconstante) Quantität den Geschlechtsmedusen mitgegeben wird. Für diese wären die Algen als assimilierende Symbionten nur dann von Werth, wenn erstere sich — vor der Geschlechtsreife — längere Zeit in belichteten Zonen aufhielten. Da nun die „gelben Zellen“ in den bisher untersuchten Chr. meist kernlos erscheinen und oft ihre Inhaltskörner und -Kugeln im Entoderm der Meduse zerstreut sind, so liegt es nahe, sie weniger als active Ernährer, als vielmehr als *mitgegebene Nährsubstanz* aufzufassen.“

WOLTERECK denkt sich hier die „gelben Zellen“ also nicht als Symbionten, sondern als mitgegebene Nährsubstanz, genügend nicht nur für das Bedürfnis der Chrysomitra während ihres Lebens, sondern auf für die Bildung des Eies und seiner Entwicklung bis zum Augenblick, wo die selbständige Ernährung anfängt.

Dass jedoch von mitgegebener Nährsubstanz nicht die Rede sein kann, geht aus unseren Befunden an den jüngsten Medusenknospen hervor. Es zeigte sich, dass die gelben Zellen in der erwachsenen *Porpita* gar nicht vorkommen, auch nicht in den Blastostyls, welche die Knospen fortbringen. Auf ganz jungen Stadien treten sie in den Knospen plötzlich in ihrer definitiven Grösse und Färbung auf. Offenbar dringen sie von aussen her in die Knospe ein. Wie das geschieht, habe ich leider nicht feststellen können. Es kommt mir vor, dass es hier zwei Möglichkeiten giebt:

1° die gelben Algen sind durch das die Knospe bekleidende Ektoderm in die Entodermdivertikel gedrungen, oder

2° die gelben Algen geraten durch den Mund der Blastostyls in deren Magenöhle und von hieraus in das Entoderm der Knospe.

Die letztere Möglichkeit lässt sich noch etwas leichter vorstellen als die erstere, und obgleich ich in der Magenöhle der Blastostyls nie gelbe Algen beobachtet habe, spricht doch deren gelegentliche Anwesenheit im Lumen der Entodermdivertikel (Fig. 8) oder in der zentralen Magenöhle der Knospe wohl für sie.

Dass, wie WOLTERECK bemerkt, „oft ihre Inhaltskörner und -Kugeln im Entoderm der Meduse zerstreut sind“ habe ich nie beobachtet. Die Algen machten immer einen völlig gesunden Eindruck und vermehren sich lebhaft, wie aus den zahlreichen Teilungsstadien hervorgeht. Zweifellos haben wir es hier wohl ganz bestimmt mit assimilierenden Symbionten zu tun und dies macht einen Aufenthalt in grösseren Tiefen unwahrscheinlich.

Merkwürdig ist es, dass die geschlechtliche Generation von *Porpita* in Symbiose mit Algen lebt und davon ganz abhängig ist, die ungeschlechtliche jedoch nicht.

Der zweite Teil meiner Beobachtungen bezieht sich auf die pelagische Larve, die Conaria, aus der sich die erwachsene *Porpita* entwickelt. Auf einer meiner Reisen zum Studium der pelagischen Fischeier fand ich im (lebenden) Fange aus dem Eiernetze einige Larven, welche mich sofort an die mir aus STEUER's Planktonkunde bekannte Abbildung WOLTERECK's der *Veleva-Conaria* erinnerten. Es war dies im September 1921, zwischen den Inseln Bawean und Madura. Weil *Veleva* selten ist in der Javasee und im selben Fang sich auch viele ganz junge *Porpita*'s fanden, dachte ich sogleich an *Porpita* und beim Weitersuchen fand ich in der Tat noch einige Stadien, welche den Übergang in die *Porpita* vermittelten.

Die Zahl der von mir gesammelten pelagischen Larven ist freilich eine sehr beschränkte und beträgt nicht mehr als vier im Ganzen, während ganz junge *Porpita*'s in jeder Grösse in beliebiger Zahl aus diesem Fang zu erhalten waren. Die vier Larven jedoch fanden sich, wie die spätere Untersuchung zeigte, in vier verschiedenen aufeinander folgenden Entwicklungsstadien. Angesichts der Kostbarkeit des sehr beschränkten Materials habe ich mich an Bord bloss flüchtig mit dem Studium der lebenden Larven befasst und sie möglichst bald in Pikrinsalpetersäure fixiert. Zuhause gelang es mir, drei derselben in vollständige Serien von Längsschnitten zu zerlegen, während die vierte, nachdem ich sie gezeichnet hatte, verloren gegangen ist, wahrscheinlich dadurch dass ich sie beim Wechslen der verschiedenen Alcohole aus Versehen weggeworfen habe, so dass ich sie später unter meinem Material nicht habe zurückfinden können.

Die jüngste der von mir gesammelten Larven erwies sich noch etwas jünger als die von WOLTERECK für *Veleva* beschriebenen.

Sie hatte, ebenso wie die *Veleva*-Larve, die Gestalt einer dünnwandigen, sehr durchsichtigen Hohlkugel, in dessen Innere von einem Pole ein orangeroter Zapfen hineinragte, der seine Farbe der Anwesenheit von rötlichen Fett- oder Ölkugeln verdankte. Dieser Zapfen schien mir in diesem Falle jedoch nicht unbedeutend kleiner als in der von WOLTERECK für die *Veleva*-Larve gegebenen Abbildung; man könnte natürlich auch umgekehrt sagen, dass die Blase hier verhältnismässig grösser war. Vergleiche ich jedoch die Abbildungen WOLTERECK's unter Bezugnahme auf die dabei angegebene Vergrösserung mit den meinigen, so ergibt sich, dass die Länge des Kegels bei der *Veleva*-Larve sich zu derjenigen des Kegels der *Porpita*-Larve verhält als 5 zu $2\frac{3}{4}$. Bei *Porpita* reicht er denn auch lange nicht bis zum Mittelpunkt der Hohlkugel, wie das bei *Veleva* wohl der Fall ist. In den Zellen, welche die dünne Wand der Kugel bilden, finden sich ebenfalls viele feine Öltröpfchen.



Fig. 11. Rataria von *Porpita*, $\times 40$.

Über die Entwicklung dieser Larve aus dem Ei ist also ebensowenig wie bei *Verella* etwas bekannt.

Die Schnittenserie lehrt nun über den inneren Bau folgendes. Die Hohlkugel hat eine doppelte Wand, welche aus Ekto- und Entoderm besteht, beide sehr abgeplattet und dünn. Am animalen Pole jedoch, wo später die Luftkammer auftreten wird, werden beide Epithelien allmählich höher. Hier hängt der orangerote Zapfen, dessen Bau sich jetzt näher studieren lässt (Fig. 12). Es zeigt sich, dass er aus einem allseitig geschlossenen Entodermstasack besteht, dessen Wand aus hohen Zellen zusammengesetzt ist, woraus jetzt alles Öl durch die Behandlung mit Xylol und Nelkenöl ausgezogen ist. Die Zellen scheinen dadurch stark vakuolisiert. Innerhalb der Ektodermhülle, welche die kugelförmige Larve bekleidet, finden sich also zwei abgeschlossene Entodermstascke: erstens derjenige des Zapfens, zweitens derjenige, welcher weiter das Innere

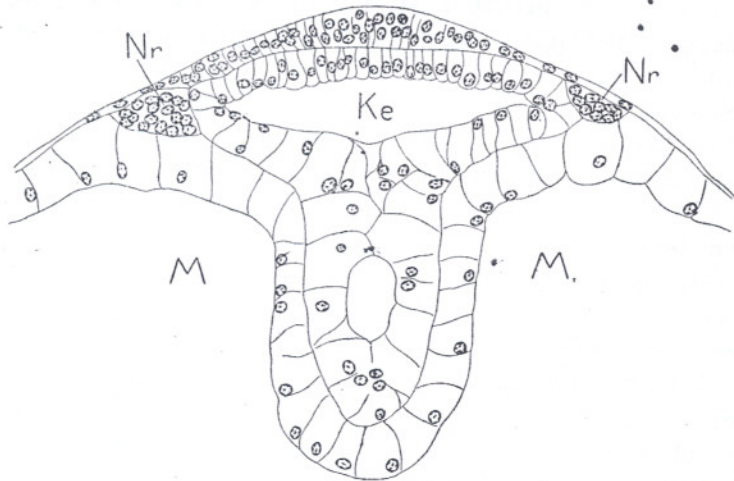


Fig. 12. Medianer Längsschnitt durch den oberen Teil der Rattaria, $\times 295$.
Ke. Kegelentodermhöhle, M. Magenentodermhöhle, Nr. Nesselring.

der Larve ausfüllt. Der letztere wird vom ersteren gleichsam eingedrückt und wo sein Epithel den Kegel bekleidet, sind die Zellen seiner Wandung ebenfalls hoch und scheinen stark vakuolisiert. Offenbar ist das rötliche Öl also nicht bloss im Entoderm des Kegels, sondern auch in dem den Letzteren bekleidende Entoderm des grossen Entodermstasckes angehäuft. Mehr nach aussen werden die Zellen bald flacher und bilden mit dem ebenfalls stark abgeplatteten Ektoderm die sehr dünne Wand des Hohlkugels.

Ich bekam aus meinen Schnitten den Eindruck, dass ein Lumen sich noch bloss in der breiteren Basis des Kegels gebildet hatte, während es im schmälern distalen Teil des Letzteren erst im Begriffe war durch Auseinanderweichen der grossen Entodermzellen aufzutreten.

Wir wollen weiterhin das grosse Entoderm-Lumen als Magenöhle, dasjenige des Kegels als Kegelöhle andeuten.

Das die Larve umgebende Ektoderm wird auf seiner Innenseite teilweise vom Magenentoderm und teilweise vom Kegelentoderm bekleidet. Die Grenze beider bildet einen Ring um den animalen Pol. Gerade hier findet sich eine dichte Ansammlung von Zellen, zwischen dem Ektoderm und den beiden Entodermblättern eingezwängt. Auf Längsschnitten scheinen sie sich keilförmig zwischen Kegel- und Magenentoderm einzuzwängen. Es ist dies die Anlage des Nesselrings WOLTERECK's, so genannt wegen der Anwesenheit zahlreicher Cnidöblasten in ihm, wie sie sich übrigens auch im Ektoderm, besonders in der Umgebung des animalen Pols nicht selten finden.

Dieser Nesselring ist nicht überall gleich breit. Dies hängt damit zusammen, dass der basale, verbreiterte Teil des Kegels keinen runden Umriss hat, sondern nach vier Seiten ausgebuchtet ist, mehr oder weniger sternförmig also. Hier werden die Zellen des Nesselrings gleichsam auf die Seite gedrängt, wodurch der Ring verschmälert wird, während sie an den zwischenliegenden Stellen mehr nach der Mitte vordringen.

Wie der Nesselring entsteht, kann ich leider nicht sagen. Dass er ektodermaler Herkunft ist, scheint wohl kaum zweifelhaft. Jetzt sowie bei der weiteren Entwicklung wird seine Gestalt durch diejenige der umliegenden Organe bestimmt, seine Zellmasse verhält sich in dieser Hinsicht offenbar passiv. Gegen das Ektoderm ist derselbe scharf abgegrenzt und von einem Lumen lässt sich weder jetzt noch in späteren Stadien etwas verspüren. WOLTERECK's Auffassung, dass wir es hier eigentlich mit einer ringförmigen Invagination des Ektoderms zu tun haben, scheint mir denn auch unhaltbar, ebenso wie seine weiteren hiermit zusammenhängenden Betrachtungen, welche dahin gehen, dass die bald erfolgende Anlage der Luftkammer der Anlage einer Meduse vergleichbar sei. Das Auftreten der angeblichen ringförmigen Ektoderm-Invagination sollte dann der Abschnürung der Meduse vom Muttertier entsprechen. Wir kommen hierauf später zurück.

Die Schnitte zeigen jedoch deutlich, dass der Nesselring nichts weiteres als eine compacte Zellmasse darstellt, welche eigentlich kaum anders denn als mesodermal betrachtet werden kann. Wir werden sehen, dass sie später zum Stützgewebe der sog. „Leber“ wird, wozu das Kegel-Entoderm das Kanalsystem liefert.

Von der Anlage der Luftkammer lässt sich im eben beschriebenen Stadium also noch nichts verspüren, während dieselbe bei den jüngsten von WOLTERECK beschriebenen Stadien schon anwesend ist.

Das nächst zu beschreibende Entwicklungsstadium unterschied sich äusserlich nicht vom Vorhergehenden. Erst die Untersuchung auf Schnitten ergab, dass wir es mit einem weiter vorgeschrittenen Stadium zu tun haben. Der Hauptunterschied mit dem Vorhergehenden ist die Anwesenheit der Pneumatophorenanlage am animalen Pole. Sie hat sich schon vollständig vom Ektoderm abgeschnürt. Die Entstehung der Anlage durch Einstülpung vom Ektoderm wurde von WOLTERECK nach Schnitten abgebildet. Dagegen wurde von ihm kein Stadium beobachtet, wo die Anlage sich völlig vom Ektoderm abgeschnürt hatte. Ob ein solches bei *Verella* nicht vorkommt?

Oder wurde es von WOLTERECK übersehen und ergänzen sich unsere Beobachtungen in dieser Hinsicht? Oder aber beziehen sich WOLTERECK's Abbildungen vielleicht auf Stadien, wo eine sekundäre Verbindung der Luftkammer-Höhlung mit der Aussenwelt sich wieder hergestellt hat? Die letztere Annahme kommt mir am Ende noch am wahrscheinlichsten vor. Danach geht also auch dieses Stadium den von WOLTERECK für *Veleva* beschriebenen voran.

Wie die Pneumatophorenanlage entsteht, habe ich also leider nicht beobachtet, ebensowenig wie die Entstehung des Nesselrings, aber dass beide vom Ektoderm herkommen, lässt sich wohl nicht bezweifeln.

Die Gestalt der Anlage weist übrigens wieder grosse Übereinstimmung mit WOLTERECK's Abbildungen für *Veleva* auf. Am dieselbe bekleidenden

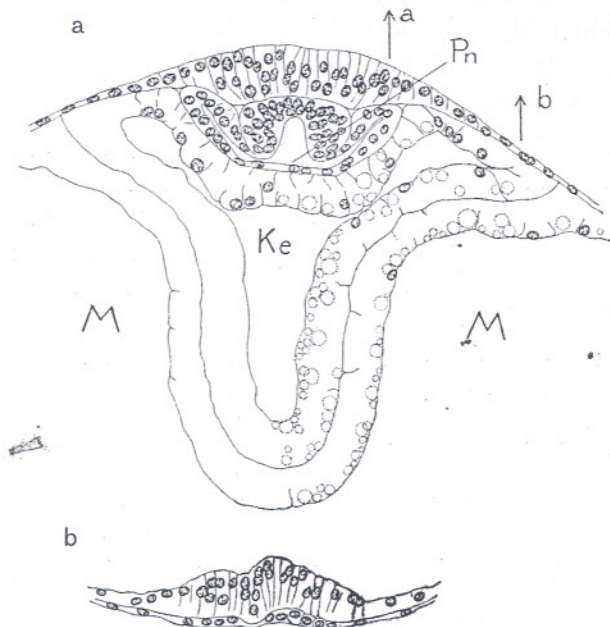


Fig. 13. Medianer Längsschnitt durch eine etwas ältere *Rattaria*, $\times 295$

a durch den oberen Teil, *b* durch den unteren Teil. (Stelle des künftigen Mundes).

Pn, Pneumatophorenanlage.

Epithel lassen sich zwei Abschnitte unterscheiden, ein dicker, hochzelliger und ein dünner mit mehr abgeflachten Zellen. Der erstere bildet die nach dem animalen Pol gekehrte Hälfte der Anlage, der zweite sitzt dem ersteren auf wie der Hut eines Pilzes dem Stiel. Besonders nachdem sich, wie in den von WOLTERECK studierten Stadien, wieder eine Öffnung nach aussen gebildet hat, erinnert die ganze Anlage sehr an einen Pilz. Weniger auffällig ist dies in dem medianen Längsschnitt der Fig. 13. Ein näheres Studium der ganzen Serie lehrt jedoch, dass der Hut des Pilzes keineswegs rund ist, sondern nach vier Seiten ausgebuchtet, also vierstrahlig. Zwei

einander gegenüberliegende Ausbuchtungen werden in Fig. 13 zufälligerweise genau median getroffen. Hätte man jedoch einen Schnitt, der mit dem hier abgebildeten einen Winkel von 45° machte, so würde der Hut des Pilzes darauf sehr viel kleiner erscheinen.

Wenden wir uns nunmehr zum Conus. Dessen Basalfläche, mit der er im vorhergehenden Stadium gegen die ektodermale Körperwand der Larve lag, ist durch die Entstehung der Pneumatophorenanlage nach innen gedrungen, wie die Seele einer Flasche. Nur am Rande liegt das Kegel-Ektoderm noch wie zuvor gegen die ektodermale Körperwand, die Pneumatophoren-

anlage umfassend. Es bildet hier eine Art Ringkanal, der nur durch eine ziemlich enge Spalte mit dem Hauptlumen des Conus in Verbindung steht.

Vergleichen wir nun den Conus ebenfalls mit einem Pilze, dessen Hut freilich in der Mitte durch die Pneumatophorenanlage eingedrückt ist, so ist der Rand des Hutes dieses Pilzes ebensowenig rund und glatt wie derjenige der Pneumatophorenanlage. Schon im vorhergehenden Stadium merkten wir vier Ausbuchtungen auf, jetzt aber sind deren acht. Vier derselben stimmen in ihrer Lage mit den vier Zipfeln des Hutes der Pneumatophorenanlage überein, vier wechseln mit denselben ab. Zwei der vier ersteren werden also im Schnitte der Fig. 13 getroffen. Wir wollen deren Lage als interradiär bezeichnen und zwar aus diesem Grunde, dass, wie wir später sehen werden, die Lage der vier ersten Tentakel dann radiär (perradiär) genannt werden muss.

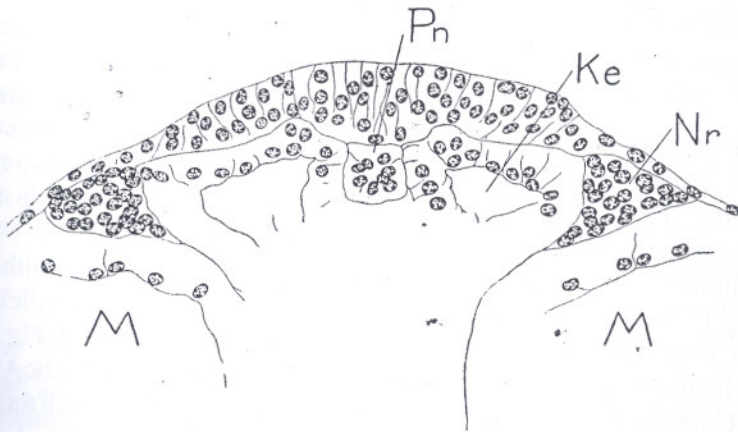


Fig. 14. Tangentieller Schnitt aus derselben Serie, $\times 295$. Die Lage entspricht dem Pfeile *a* in Fig. 13.

Der Schnitt der Fig. 13 ist also interradiär. Der breite basale Teil des Kegel-Entoderms weist an seinem Rande also vier radiär und vier interradiär gelegene Vorbuchtungen auf. Der Nesselring wird hierdurch in acht Stücke geteilt, welche den Raum zwischen diesen acht Ausbuchtungen ausfüllen, und welche unter sich nicht oder kaum mehr zusammenhängen, wie aus Fig. 13 hervorgeht, wo vom Nesselring nichts zu verspüren ist. Zwei dieser acht Stücke sind in Fig. 14 zu sehen, zwei andere in Fig. 15.

Beide Schnitte stammen aus derselben Serie wie Fig. 13. Fig. 14 trifft einen der vier Zipfel der Pneumatophoren-Anlage quer, Fig. 15, noch etwas mehr nach aussen, einen der acht Zipfel des Kegel-Entoderms, eingefasst zwischen zwei Stücken des Nesselringes.

Fig. 16 giebt einen Über-

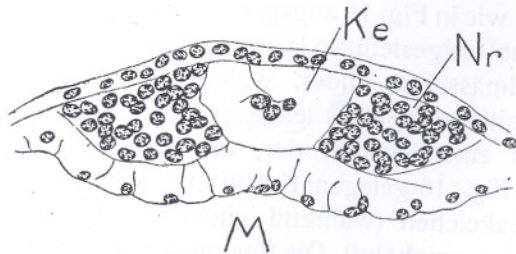


Fig. 15. Noch mehr nach aussen gelegener Schnitt aus derselben Serie, $\times 295$. Die Lage entspricht dem Pfeile *b* der Fig. 13.

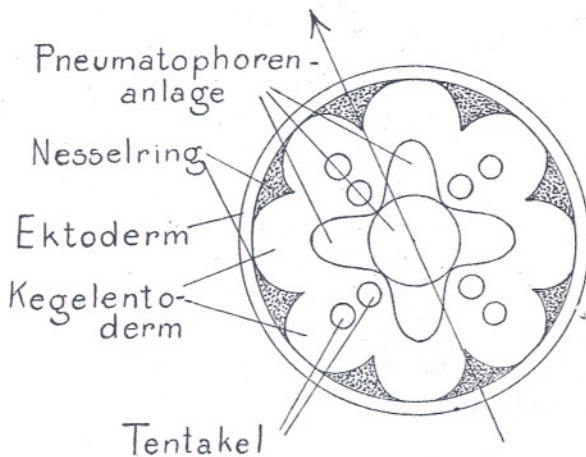


Fig. 16. Schematische Darstellung der verschiedenen Anlagen in einer Rataria, von oben gesehen.

auszuwachsen. Einige Schnitte weiter nach aussen fanden sich, etwas mehr von der Mitte entfernt, nochmals zwei derartige Bildungen, wie sich aus einer Betrachtung der Fig. 16 erklären lässt. Die andere Hälfte der Serie liefert natürlich dieselben Bilder.

Eine Mundöffnung hat sich noch nicht gebildet, nur ist das Epithel des Ento- und des Ektoderms an der Stelle, wo er entstehen wird, verdickt und lässt deutlich erkennen, dass der Durchbruch bald erfolgen wird (Fig. 13b).

Das nächstfolgende Stadium ist nur wenig weiter vorgeschritten. Äusserlich ist der Unterschied mit dem vorhergehenden freilich ziemlich auffällig, indem rings um den animalen Pol vier Paare kreuzweise angeordneter Tentakelchen aufgetreten sind, je zwei in einem Radius, das eine etwas weiter nach aussen als das andere (Fig. 17). Ihr Inneres besteht aus blasigen Entodermzellen, ohne ein Lumen, während das Ektoderm am Ende verdickt ist durch die Anwesenheit vieler Cnidoblasten.

Auf Schnitten erweist sich der Unterschied mit dem vorhergehenden Stadium weniger gross. Die Schnittrichtung ist weniger günstig, nämlich adradial, wie in Fig. 16 angegeben. Haben wir das aber einmal festgestellt, so lassen sich die etwas weniger regelmässigen Bilder, welche die auf folgenden Schnitte darbieten, leicht erklären. Fig. 18 z. B. stellt einen Schnitt dar, etwas links vom Pfeil der Fig. 16 gelegen. Er trifft das innere der beiden Tentakelchen (während einen Schnitt weiter das äussere erscheint). Die Pneumatophorenanlage hat noch so ziemlich dieselbe Gestalt, es lässt sich noch immer ein hochzelliger von einem niedrigzel-

blick über die obigen Ergebnisse. Hier ist auch die Lage der acht Primärtentakel, welche sich im nächstfolgenden Stadium entwickelt haben, eingetragen. Die allererste Andeutung derselben liess sich übrigens auch schon im oben beschriebenen Stadium aufmerken. In Fig. 14. z. B. sehen wir links und rechts vom quer geschnittenen Zipfel der Pneumatophorenanlage (Pn) eine seichte Einbuchtung des Ektoderms, worin das Entoderm anfängt

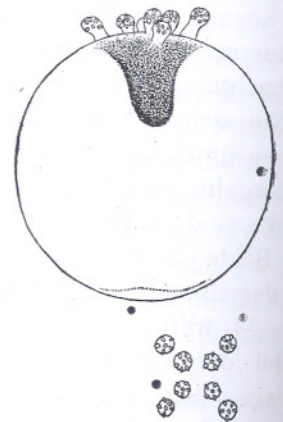


Fig. 17. Rataria, etwas älter als diejenige der Fig. 11, X40. Rechts unten: Anordnung der 8 Tentakel von oben gesehen.

ligen Abschnitt unterscheiden, wovon der letztere interradiär in vier Zipfel ausläuft. Einer dieser Ausläufer wird in Fig. 18 getroffen, während auf der anderen Seite der Schnitt eben zwischen zwei derselben durch geführt ist. Ich muss hierzu jedoch

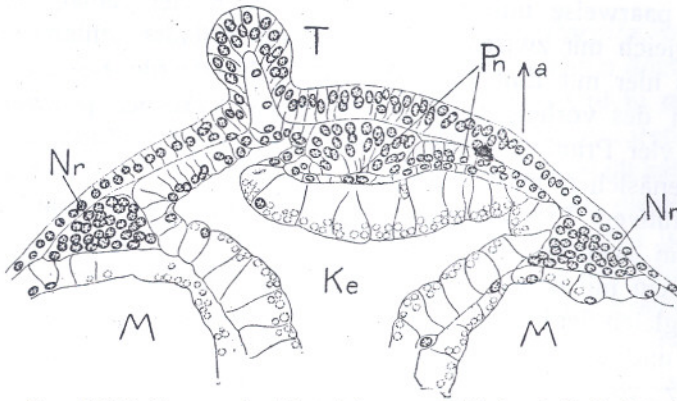


Fig. 18. Medianer, adradiärer Längsschnitt durch die in Fig. 17 abgebildete Rataria (vergl. den Pfeil in Fig. 16), $\times 295$.

gemerkt, dass der getroffene Ausläufer mir länger schien als die vier anderen, was offenbar Zufall war.

Derselben Serie ist der tangentielle Schnitt der Fig. 19 entnommen, wo wir zwei der acht radiären Ausläufer des Kegelentoderms, von den Zellen des Nesselrings eingefasst, sehen.

Das nächstfolgende von mir beobachtete Stadium ist eine gute Strecke weiter vorgeschritten. Es hat noch immer die kegel-

förmige Gestalt, aber am oberen Pole lässt sich jetzt deutlich die Anlage der *Porpita* beobachten. Die Pneumatophorenanlage hat eine Öffnung nach aussen bekommen.

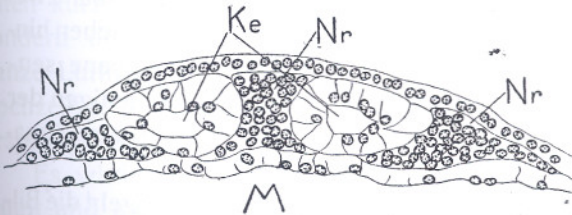


Fig. 19. Mehr nach aussen gelegener Schnitt aus derselben Serie, $\times 295$. Die Lage wird durch den Pfeil *a* in Fig. 18 angedeutet.

ausgedehnt, wodurch eine Art Erhebung zum Stande gekommen ist, worauf wie eine Kappe die Anlage der Schwimmscheibe sitzt. Genau in der Mitte sitzt die Pneumatophorenöffnung.

Auch hat sie sich offenbar

ausgedehnt, wodurch eine Art Erhebung zum Stande gekommen ist, worauf wie eine Kappe die Anlage der Schwimmscheibe sitzt. Genau in der Mitte sitzt die Pneumatophorenöffnung.

Es lässt sich weiter die Anlage von acht Tentakeln aufmerken, vier grösseren und vier etwas kleineren. Die vier grösseren tragen an ihrem Ende je vier kurze, mit Nesselköpfchen versehene Ästchen. Auch die vier kleineren sind im Begriffe sich an ihrem Ende zu verzweigen. Wie lässt sich die Lage dieser acht Tentakel zurückführen auf diejenige der vier Paare im vorhergehenden Stadium? Dort waren sie

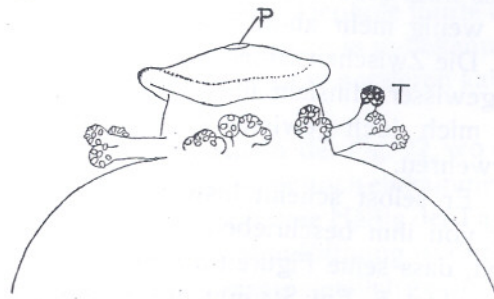


Fig. 20. Übergang der Rataria in die *Porpita*, obere Hälfte, $\times 84$. P. Primärporus, T. Tentakel.

alle paarweise und radiär gelegen, hier vier radiär und vier interradiär. Obgleich mir zwischenliegende Stadien leider fehlen, so glaube ich doch dass hier nur Eine Erklärung möglich ist: die vier Paare kleiner Tentakelchen des vorhergehenden Stadiums entsprechen je zwei der Seitenästchen der vier Primärtentakel des jetzigen Stadiums. Zuerst sind also diese beiden Seitenästchen selbständig aufgetreten und erst nachher der Hauptstamm des definitiven Tentakels, der, auswachsend, sie gleichsam aufgehoben hat. In ihrem Bau und ihrer Grösse stimmen nämlich diese Seitenästchen völlig überein mit den Tentakelchen des vorhergehenden Stadiums, wie aus einem Vergleich der Figuren 18 und 24 sofort deutlich wird. Beide stimmen darin überein und unterscheiden sich vom definitiven Tentakel dadurch, dass das Innere ganz von blasigen Entodermzellen ausgefüllt ist, während im definitiven Tentakel das Entoderm ein Lumen hat (Fig. 24). Nur in dieser Weise lässt sich

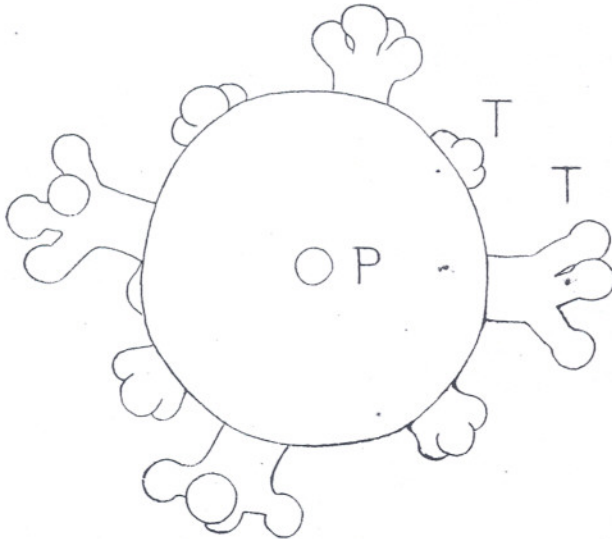


Fig. 21. Dieselbe Larve von oben gesehen.

die Lage der Tentakelchen im letzteren Stadium auf diejenige im ersteren Stadium zurückführen. Nachdem der definitive Primärtentakel angefangen hat auszuwachsen, bilden sich offenbar zwei weitere Seitenästchen hinzu, in einer Ebene senkrecht zu derjenigen der beiden ersten, also äquatorial.

Nachher geht die Bildung von Seitenästchen noch weiter, im ausgewachsenen Tier ist ihre Zahl eine sehr grosse.

WOLTERECK kommt bei *Veleva* zu anderen Schlüssen. Er meint, dass die provisorischen Tentakel, deren er übrigens nicht acht, sondern im ganzen bloss zwei beobachtete, später wieder völlig verschwinden. Erst nachher treten ein wenig mehr aboralwärts die definitiven Tentakel mit hohlem Entoderm auf. Die Zwischenstadien entbehren ganz der Tentakel. Obgleich WOLTERECK in gewisser Hinsicht über vollständigeres Material verfügte als ich, so kann ich mich doch gewisser Zweifel an die Richtigkeit seiner Schlüsse oft nicht verwehren.

Er selbst scheint bisweilen im Ungewissen über die Aufeinanderfolge der von ihm beschriebenen Stadien gewesen zu sein; wenigstens sagt er im Text, dass seine Figuren 3 und 4 spätere Entwicklungsstadien darstellen als seine Fig. 5. Ein Stadium mit geschlossener Pneumatophorenanlage wurde von WOLTERECK nicht beobachtet, und obgleich natürlich die Möglichkeit

besteht, dass *Veleva* sich in dieser Hinsicht anders verhält als *Porpita*, so kommt es mir bei der grossen Übereinstimmung in anderen Hinsichten doch wahrscheinlicher vor, dass WOLTERECK ein solches Stadium bloss nicht zu Gesicht bekommen hat, und dass die von ihm studierten Stadien solche waren, wo eine Verbindung mit der Aussenwelt sich sekundär wieder hergestellt hat. Hierfür spricht auch die Anwesenheit von Chitin. Freilich lässt sich mit dieser Annahme noch nicht alles erklären. In WOLTERECK's Figuren 3 und 4 ist die Verbindung mit der Aussenwelt anwesend, aber „provisorische“ Tentakelchen fehlen. Hieraus liesse sich schliessen, dass letztere hier später auftreten als bei *Porpita*. Aber in Fig. 5, wo man den Eindruck bekommt, dass die Verbindung mit der Aussenwelt sich eben herstellt, sind zwei provisorische Tentakelchen anwesend. Ich muss davon absehen, diese Tatsachen in Einklang mit den von mir bei *Porpita* beobachteten zu bringen. Vielleicht hat hier auch die nicht immer tadellose Konservierung von WOLTERECK's Material Schuld.

Die Bildung des Porus und die Ausbreitung der Schwimmscheibe, welche beide Prozesse mir entgangen sind, werden übrigens von WOLTERECK sehr vollständig beschrieben. Es folgt aus seinen Beobachtungen, dass der hochzellige Teil der Pneumatophorenanlage nach aussen durchbricht und jetzt einen kurzen, engen Kanal mit dicker Wandung darstellt. Nicht die äussere, sondern die innere Öffnung dieses Kanals wird zum definitiven Porus. Die ganze Luftflasche wird also vom flachzelligem Teil der Anlage gebildet. Der hochzellige Teil breitet sich aus über die Schwimmscheibe und der Rand der ursprünglichen Öffnung wird zum Randsaum der Schwimmscheibe.

Es wird also in der Larve nicht bloss die Pneumatophorenanlage eingestülpt und abgeschnürt, sondern dasjenige Ektoderm, das wir wahrscheinlich der ganzen Fussplatte sessiler Coelenteraten gleichsetzen dürfen. Dem Vergleich des Pneumatophors mit einer spezialisierten Meduse, wie er von WOLTERECK angehängen wird, kann ich nicht beipflichten. An der Stelle der Fussplatte, am animalen Pol, lässt sich keine Medusenanlage erwarten.

Wo Zwischenstadien zwischen Fig. 18 und Fig. 22 fehlen, ist es um so mehr zu bedauern, dass auch das einzige Exemplar des in Fig. 20 abgebildeten Stadiums nur unvollständig studiert werden konnte. Als ich es, zusammen mit mehreren anderen Stadien, durch die verschiedenen Alkohole führte um sie in Paraffin einzubetten, ging leider eben dieses Exemplar in unbekannter Weise verloren, wie das mit so kleinen Objekten so leicht passieren kann. Ich habe später vergeblich danach gesucht.

Schon weiter vorgeschritten ist wieder das Stadium der Fig. 22, wo die Luftflasche noch etwas grösser geworden ist, obgleich immer noch einkammerig und mit nur einem Porus nach aussen. Die kugelige untere Hälfte der Larve von Fig. 20 dagegen hat sich stark verkleinert, die Mundöffnung ist durchgebrochen und führt in eine Magenhöhle, welche noch immer ziemlich geräumig, aber doch nicht mehr so aufgebläht ist wie bei der kugeligen Larve. Die Wandung ist entsprechend dicker geworden.

Am grössten sind die Veränderungen des Kegelentoderms. Von einem Kegel lässt sich übrigens nichts mehr verspüren, sein in die künftige Magen-
höhle vorspringender Teil hat sich ganz zurückgezogen und das Kegelentoderm
hat sich in die Breite und um die Luftflasche herum nach oben ausgebreitet.

In den von uns zuletzt studierten Larvenstadien haben wir gesehen, dass
der basale Teil des Kegelentoderms einen sternförmigen Umriß hat mit acht
Ausbuchtungen, die sich gleichsam einen Weg graben in die kompakte
Zellmasse des Nesselrings, wodurch letzterer in acht Stücke geschnitten wird.
Im jetzt zu beschreibenden Stadium ist alles viel weiter vorgeschritten, aber

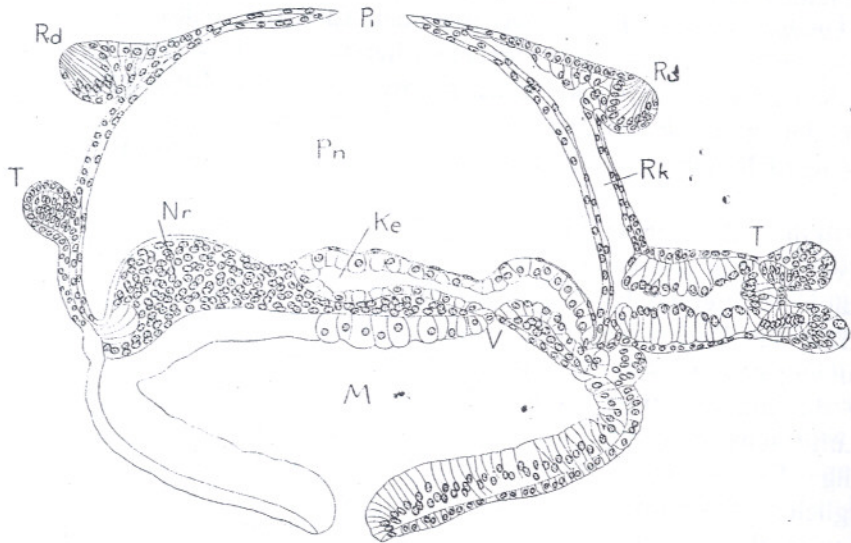


Fig. 22. Längsschnitt durch eine junge *Porpita*, $\times 165$.
Ke. Kegelentoderm, M. Magenöhle, Nr. Nesselring, P. Primärporus, Pn.
Pneumatophor, Rd. Randdrüsen, Rk. Radiärkanal, T. Tentakel, V. Verbindungs-
öffnung zwischen Kegel- und Magenentoderm.

dennoch lässt sich der Anschluss ganz gut herstellen. Von einer zentralen
Höhlung aus, welche zwischen Luftflasche und Magenöhle liegt, sendet das
Kegelentoderm acht Ausläufer aus, vier radiär und vier interradiär, und die
Lücken zwischen diesen acht Ausläufern werden von der kompakten Zell-
masse des Nesselringes aufgefüllt. Dies geht hervor aus Fig. 23, welche aus
einer horizontalen Schnittenserie construiert wurde. In Fig. 22 wird in der
rechten Hälfte eins der acht radiären Kanäle der Länge nach getroffen. Nach
oben liegt es hart an den dünnwandigen Boden der Luftflasche, nach unten
jedoch grenzt es nicht länger an die Decke der Magenöhle. Es haben sich
Nesselringzellen zwischen beide eingedrängt. Die acht Ausläufer sind also
nicht nur seitlich, sondern auch von unten von den Nesselringzellen einge-
schlossen, sie liegen darin gleichsam eingebettet.

In Fig. 22 ist jedoch auch zu sehen, dass sich eine Verbindung mit
dem Magenentoderm hergestellt hat, oder sich eben herstellt, in der Gestalt
einer kleinen, runden Öffnung. In jedem der acht Ausläufer des Leber-

toderms findet sich im Boden eine solche Öffnung, deren es also acht im Ganzen giebt. In Fig. 23 ist ihre Lage angegeben.

In dieser Fig. 23 lässt sich auch beobachten, wie die acht Blindschläuche sich am Aussenrande verbreitern, einigermassen als ob sie hier beim Auswachsen auf ein Hindernis stiessen. Auch im Längsschnitt (Fig. 22) bekommt man den Eindruck, als ob der scharfe Rand, welchen die Wand der Luftflasche hier bildet, die Verbindung des Kegelentoderms mit dem mehr nach aussen gelegenen Teil desselben gleichsam abschneidet.

Betrachten wir nunmehr diesen mehr nach aussen gelegenen Teil, welcher die Luftflasche von aussen bekleidet. Am besten vergleichen wir dazu die linke Hälfte der Fig. 19 mit der rechten Hälfte der Fig. 22. Diese beiden Schnitte stimmen zwar nicht vollständig überein, denn der letztere ist median und radiär, was, wie wir gesehen haben, von der ersteren nicht gesagt werden kann.

Wäre die Schnittrichtung in der letzteren Figur ebenfalls median und radiär, so würden in der linken Hälfte (und ebenso in der rechten) nicht ein, sondern zwei kleine Tentakelchen getroffen werden, hart neben einander. Diese beiden Tentakelchen finden wir nach unserer Anschauung in Fig. 24 am Ende des definitiven Tentakels, der hier der Länge nach getroffen wird, wieder.

Das Bestreben, welches das Entoderm in Fig. 19 zeigt um die Pneumatophorenanlage zu umwachsen, besonders in den Zwischenräumen zwischen den vier Ausbuchtungen des niedrig-zelligen, unteren Teils der letzteren, hat sich bewährt, auch nachdem die Pneumatophorenanlage sich so stark ausgedehnt hat wie in Fig. 22. In Fig. 19 wachsen gleichsam vier

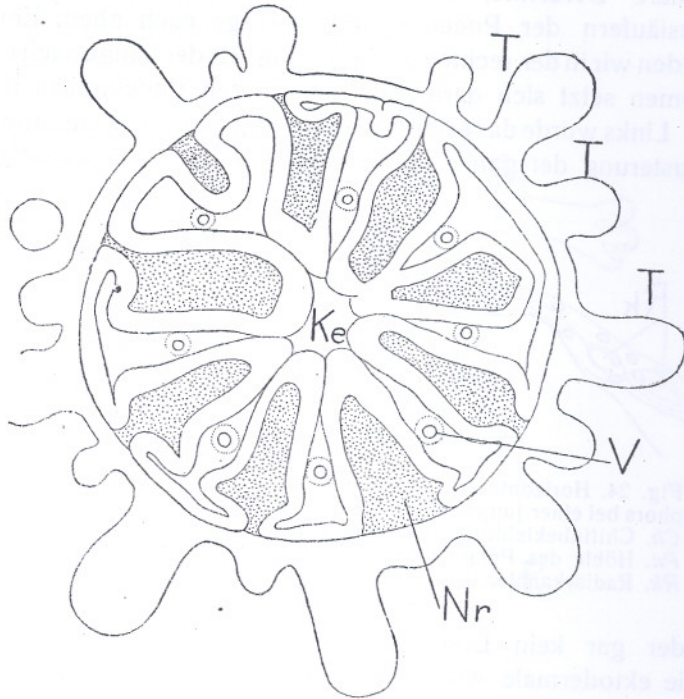


Fig. 23. Reconstruction aus einer, horizontalen Schnittserie durch eine junge *Porpita*, um die Entwicklung des Kegelentoderms (*Ke*) zu zeigen, $\times 165$. *Nr.* Nesselringzellen, *T.* Tentakel, *V.* Verbindungsöffnungen zwischen Kegel- und Magenentoderm.

radiäre Divertikel des Kegelentoderms zwischen den vier interfadiären Ausläufern der Pneumatophorenanlage nach oben. Eines dieser Divertikel finden wir in der rechten Hälfte der Fig. 22, der Länge nach getroffen, wieder. Das Lumen setzt sich darin bis zum oberen Ende und auch in den Tentakel fort.

Links wurde das selbe Bild erst einige Schnitte weiterangetroffen. Eine Durchmusterung der ganzen Serie zeigte, dass es in diesem Stadium nicht mehr vier,

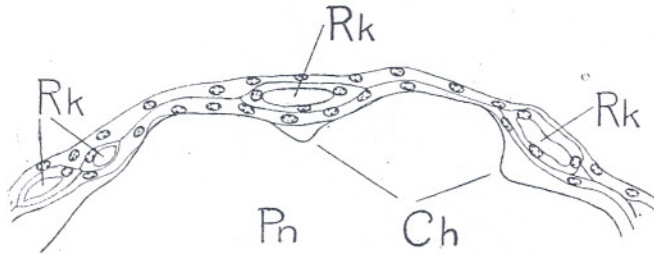


Fig. 24. Horizontaler Schnitt durch die Wand des Pneumatophors bei einer jungen *Porpita*, oberhalb der Tentakel, $\times 295$.
Ch. Chitinbekleidung des Pneumatophors.
Pn. Höhle des Pneumatophors,
Rk. Radiärkanäle.

sondern acht derartige Kanäle giebt, was auch durch Querschnitte bestätigt wurde. Wir fanden übrigens auch in der Larve schon acht Ausbuchtungen am Rande des Kegelentoderms (Fig. 16).

Zwischen je zweier Kanäle findet sich entweder eine sehr dünne Entodermsschicht

oder gar kein Entoderm, so dass die ektodermale Wand der Luftflasche die ektodermale Aussenwand berührt.

Beide Fälle sehen wir in der linken Hälfte der Fig. 24 verwirklicht, indem unten noch eine einfache Entodermsschicht anwesend ist, oben aber gar nicht mehr, Querschnitte bestätigen, dass dies die Regel ist.

Einen Teil eines Querschnitts oberhalb des Tentakelkranzes zeigt Fig. 24. Die Entodermkanäle sind gut entwickelt, aber nicht durch eine Entoderm-lamelle unter sich verbunden. Ein Querschnitt in der Höhe des Tentakelkranzes (Fig. 25) zeigt ringsum Entoderm, aber hier ist das Lumen der Kanäle verdrängt durch die Entwicklung der Tentakel. Das Protoplasma hat in diesen Schnitten

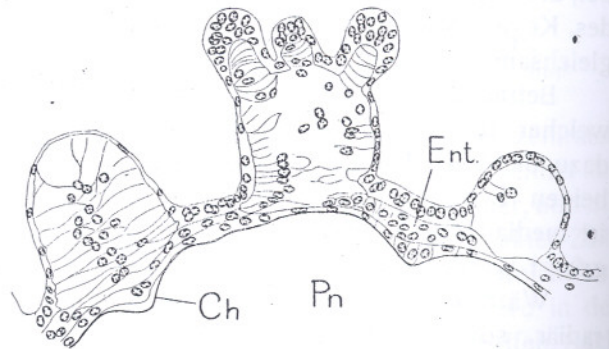


Fig. 25. Schnitt aus derselben Serie, durch die Tentakel, $\times 295$.

oft von der die Innenwand der Luftflasche bekleidenden Chitinhaut losgelassen. Die letztere weist deutlich acht nach innen vorspringende Rippen auf, welche in ihrer Lage den Radiärkanälen entsprechen.

Ähnliche Verhältnisse beschreibt WOLTERECK (p. 363) schon bei einer tentakellosen *Conaria*. Die Pneumatophorenanlage ist hier schon allseitig vom Entoderm umwachsen, welches jedoch durch 8 Ausbuchtungen der

ersterer, in 8 hiermit abwechselnde Kanäle zerlegt wird, welche nur durch eine dünne Entodermis mit einander verbunden sind. Die distalen Enden dieser 8 Kanäle kommunizieren weiter mit einander durch einen Ringsinus, der den Porus der Pneumatophorenanlage umgibt. Weil die 8 Kanäle eine radiäre und interradiäre Lage haben, müssen die 8 damit alternierende Ausbuchtungen der Pneumatophorenanlage adradiär sein. Bei *Porpita* haben wir bloss 4 interradiäre Ausbuchtungen beobachten können (Fig. 16), dagegen entsprechen die beobachteten 8 Ausbuchtungen des Kegellentoderms (Fig. 16) in ihrer Lage den 8 Kanälen der späteren Stadien.

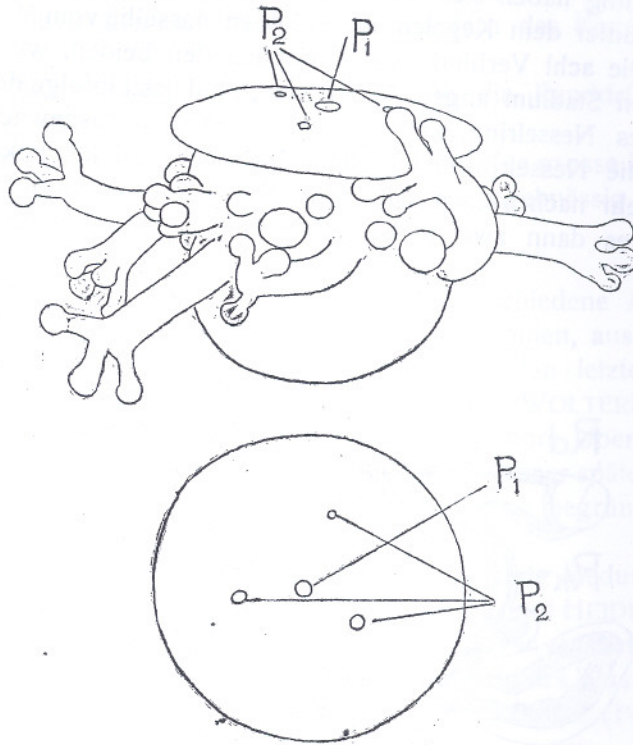


Fig. 26 Junge *Porpita*
 P_1 . Primärporus, P_2 . Sekundäre Pori.
 Unten dasselbe Stadium von oben gesehen.

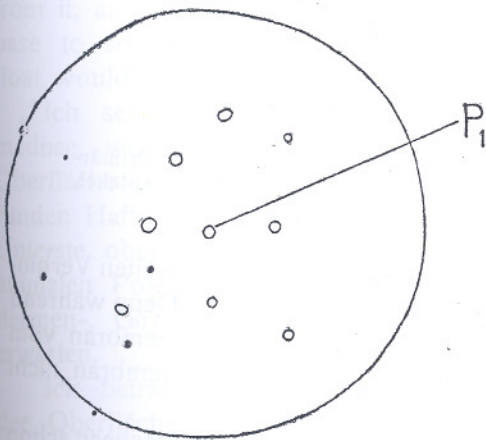


Fig. 27. Noch etwas älteres Stadium, von oben.

Ich gebe hier noch einige Abbildungen von etwas älteren *Porpita*'s, wo neben dem Primärporus auch sekundäre Poren aufgetreten sind (Fig. 26, 27). Von Regelmässigkeit habe ich dabei nicht viel verspüren können.

Die Fig. 28 ist aus einigen aufeinander folgenden Längsschnitten konstruiert, welche aus einer Serie durch ein etwas älteres Stadium stammen. Mehrere neue ringförmige Luftkammern haben sich um die primäre gebildet, indem jedesmal das Ektoderm der Wand sich zurückgezogen und eine neue Chitinhaut abgeschieden hat (2—6).

Mächtig haben sich die Nesselringzellen entwickelt, welche ein dickes Polster unter dem Kegelektoderm bilden, dasselbe vom Magenektoderm trennend. Die acht Verbindungen zwischen den beiden, welche wir im vorhergehenden Stadium angetroffen haben, sind jetzt infolge der starken Entwicklung des Nesselringpolsters zu acht Kanälen ausgewachsen, welche sich durch die Nesselringzellen einen Weg bahnen. Ich bekam den Eindruck, dass mehr nach aussen sich noch eine solche Verbindung herstellen wollte, sodass es dann zwei mal acht derartiger Öffnungen geben würde.

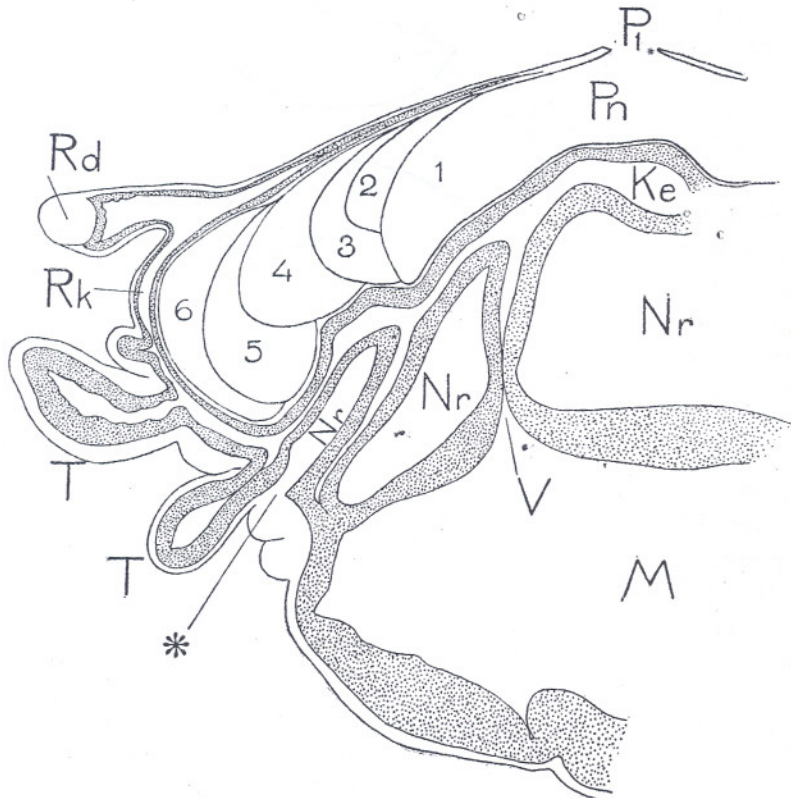


Fig. 28. Längsschnitt durch eine ältere *Porpita*, $\times 95$.

1, 2, 3, 4, 5, 6. Kammern des Pneumatophors.

Ke. Kegelektoderm, M. Magenektoderm, Nr. Nesselringzellen P. Primärporus, Pn. Pneumatophor, Rd. Randdrüse, Rk. Radiärkanal, T. Tentakel, V. Verbindungsöffnung.

Auch bekam ich den Eindruck, dass ausserhalb dieser zweiten Verbindung eine neue Einwucherung von Ektodermzellen stattfand. Denn während sonst die Nesselringzellen immer deutlich durch eine Grenzmembran vom Ektoderm abgegrenzt sind, konnte ich bei * eine solche Membran nicht entdecken.

In etwas älteren Stadien hat auch die Bildung der sog. Tracheen schon angefangen. Von den Luftkammern ausgehend bohren sie sich, wie dünn-

wändig, auch, gleichsam ihren Weg durch die dichte Nesselringzellenmasse, und zwar zwischen den acht radiären Ausläufern des Kegelentoderms.

Am Rande der Schwimmscheibe treten schon früh die Randdrüsen auf (Fig. 22.).

Vom Centrum der Scheibe nach dem Rande verlaufen eine grosse Zahl sich verzweigender Entodermausläufer, welche am Rande regelmässig mit den Randdrüsen alternieren.

Ueber die Natur der Siphonophoren giebt es drei verschiedene Auffassungen. CHUN (1887) betrachtet sie als Hydromedusenkolonien, aus hydroiden and medusoiden Individuen zusammengesetzt. Zu den letzteren wird auch der Pneumatophor gerechnet. Dieser Ansicht ist auch WOLTERECK zugetan, der in dem Entwicklungsvorgang des Pneumatophors Übereinstimmung mit demjenigen einer Hydromeduse erblickt und in einer späteren Arbeit (1905) eine Verwandtschaft mit den Narcomedusen zu begründen versucht.

HAECKEL (1888) erblickt in den Siphonophoren knospende Medusen.

Die richtige Auffassung scheint mir diejenige KORSCHULT und HEIDER's (1890), nach welcher die Siphonophoren aus Hydromedusenlarven entstanden wären, welche sich das Unterste oben an die Oberflächenhaut des Wassers befestigt haben, anstatt an eine feste Unterlage. Auch MAC BRIDE (1914) huldigt diese Auffassung und schreibt (p. 64):

„That this is a possible and even probable contingency will be self-evident to any one who has watched young starfish walking upside down on the surface film, like flies on the ceiling of a room, or who has seen some members of a swarm of Ascidian tadpoles thus fix themselves to the film. The surface film, although able to sustain the weight of a larva, would soon bend under the growing weight of the hydroid colony which developed from it, and this would lead to a cupping of the base. If we suppose this base to secrete mucus and to entangle bubbles of air, the elements of a float would thus be presented.”

Ich selbst habe einmal einen Schwarm Planula-larven einer Scyphomeduse, welche ich in einem Glas mit Meerwasser züchtete, sich an die Oberfläche des Wassers aufhängen sehen, um sich daselbst in kleine, mit runden Haftscheibchen versehenen Scyphistoma's zu verwandeln, welche das Unterste oben an der Oberfläche hingen. Es lässt sich übrigens auch am animalen Pole, womit sich die sessilen Coelenteraten ebenso wie Echinodermen-, Cirripeden- und Ascidienlarven festsetzen, keine Medusenanlage erwarten.

Ich betrachte also die erwachsene *Porpita* als einen unterst oben an der Oberfläche hängenden Polypen, welcher innerhalb seines Tentakelkranzes und rings um den Mund eine grosse Anzahl Tochterpolypen trägt, welche die Medusen fortbringen.

Offenbar sind es die Anthomedusen, wovon wir die Disconnectae ableiten müssen. Nach METSCHNIKOFF's Beobachtung entstehen die Gonaden bei den Medusen denn auch am Manubrium. Die Gleichgewichtsorgane sind nicht, wie bei den Leptomedusen, ectodermaler, sondern, wie bei den Trachymedusen, entodermaler Herkunft, während bei den Anthomedusen offenbar noch keine statischen Organe beschrieben worden sind.

LITERATUR.

- CHUN, C., 1887, Zur Morphologie der Siphonophoren.
Zool. Anz., Bd. 10.
- 1887, Ueber den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verh. deutsch. zool. Ges., Vol. 7.
- DELAGE, Y. et E. HÉROUARD, 1901, Traité de zoologie concrète.
T. II, 2, Les Coelentérés.
- DELSMAN, H. C., 1911, Über die Gonophoren von *Hydractinia echinata*.
Zool. Anz., Bd. 37.
- HAECKEL, E., 1888, System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage.
Jen. Zeitschr., Bd. 22.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER, 1890, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, T. I.
- MAC BRIDE, E. W., 1914, Textbook of Embryology, Vol. I. Invertebrata.
- METSCHNIKOFF, E., Medusologische Mittheilungen.
Arb. Zool. Inst. Wien, V. 6.
- WOLTERECK, R. 1904, Entwicklung der Veella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Zool. Jahrb. Suppl. VII.
- 1905, Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks, Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 82.
-