Zur Anatomie der Lucernariden.

Von

J. Gross.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Jena.)

Mit Tafel XXIII u. XXIV.

Die Familie der Lucernariden hat seit langer Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen und ist mehrfach Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Nach dem jeweiligen Stande der Kenntnisse ist sie zu verschiedenen Klassen und Ordnungen gestellt worden, bis sie ihren endgiltigen Platz bei den acraspeden Medusen erhalten hat. Die Idee, die Lucernariden als festsitzende Medusen aufzufassen, ist zuerst von Lamarck in die Wissenschaft eingeführt worden. Doch hat erst Huxley ihr allgemeine Geltung verschafft. Eine Uebersicht der historischen Entwickelung unserer Kenntnis der Lucernariden findet sich in Haeckel's Monographie der Medusen, Jena 1870—1881. Dieses Werk enthält überhaupt die einzige, die ganze Familie umfassende Beschreibung der Lucernariden, seit der älteren Monographie von H. James-Clarke (Prodromus of the history, structure and physiology of the order Lucernarian), in welcher besonders die Histologie noch sehr mangelhaft behandelt ist. Ein genaues Verzeichnis der nach dem Haeckel'schen Werk erschienenen Arbeiten, die sich meist auf die Beschreibung neuer Arten oder Gattungen beschränken, findet sich bei Antipa, „Die Lucernariden der Bremer Expedition nach Ost-Spitzbergen, Zool. Jahrb.", Abt. f. Syst., Bd. VI, 1891.

Innerhalb der Lucernariden hat zuerst H. James-Clarke im Jahre 1863 eine Scheidung in 2 Familien, die Cleistocarpidae und Eleutherocarpidae, durchgeführt. Er ist

dazu veranlaßt worden durch wichtige Unterschiede im Gastrovascularsystem, welches bei den Eleutherocarpiden nur 4 Magentaschen aufweist, bei den Cleistocarpiden dagegen 8, nämlich 4 äußere und 4 innere. Die späteren Autoren haben sich James-Clarke angeschlossen mit Ausnahme von Taschenberg, der die beiden Familien wieder zu einer zusammenzieht. Doch hat er, wie bereits Haeckel nachweist, die James-Clarke'schen Angaben vollkommen mißverstanden. Haeckel teilt in seinem „System der Medusen" die Lucernariden in die 2 Subfamilien der Haliclystidae und Halicyathidae, welche den James-Clarke-schen Eleutherocarpidae und Cleistocarpidae entsprechen. Demnach kann die auf Grund der Verhältnisse des Gastrovascularsystems durchgeführte Trennung in 2 Unterfamilien als endgiltig angenommen werden.

Dagegen herrschen noch beträchtliche Meinungsverschiedenheiten darüber, in welcher Weise die verschiedenen Magenräume bei den Eleutherocarpiden und den Cleistocarpiden aufeinander zu beziehen sind.

Vergegenwärtigen wir uns den Bau einer Lucernaride, so finden wir eine mit einem längeren oder kürzeren Stiel festsitzende Meduse von becherförmiger Gestalt. Der Rand des Bechers ist in 8 adradial stehende Arme ausgezogen, deren jeder ein Büschel kleiner Tentakel trägt.

Zwischen den Armen, also radial und interradial sitzen bei einigen Formen 8 sogen. Randanker, welche, wie ihre Anordnung und auch ihr ganzer Bau und ihre Entwickelung zeigen, nichts anderes sind als die umgebildeten 8 Tentakeln der übrigen Stauromedusen [1]). Von der Mitte der Subumbrella hängt das vierseitig prismatische Mundrohr herab, dessen 4 Ecken die Perradien bezeichnen. In den Interradien senkt sich die Subumbrella tief ein und bildet so die 4 Trichterhöhlen. Der Magen der Lucernariden zerfällt, von oben nach unten gerechnet, in 3 Teile: den Stielmagen, den Centralmagen und das Mundrohr. Der Stielmagen zeigt entweder einen zusammenhängenden Hohlraum, der in den 4 Inter-

---

1) Bei einem Teil der Lucernariden fehlen die Randanker, treten jedoch gelegentlich durch Rückschlag wieder auf, und zwar gewöhnlich in geringerer Zahl. Manchmal finden sich nur die 4 perradialen oder nur die 4 interradialen entwickelt. Doch habe ich bei einem Exemplar von Craterolophus tethys alle 8 Randanker entwickelt gefunden, obgleich diese Art normalerweise keine besitzt.

radien durch 4 Stielsepten eingeengt wird, oder aber die Septen verwachsen in der Mitte miteinander, so daß das Lumen des Stielmagens in 4 Kammern zerteilt wird. In den Septen verlaufen bei einigen Gattungen Längsmuskelbündel. Auch erstrecken sich bei einigen die Trichterhöhlen bis in die Septen des Stieles. An der Grenze des Stieles geht der Stielmagen in den Centralmagen über. Das Lumen desselben hat eine kreuzförmige Gestalt, welche durch die starke Entwickelung der Septen bedingt wird. Die Septen selbst sind tief ausgehöhlt und ihre Wände weit auseinandergedrängt durch die Trichterhöhlen, die sich, wie erwähnt, von der Subumbrella her einsenken. Diese Höhlen werden in der Litteratur sehr verschieden benannt. James-Clarke nennt sie einfach „depressions". Kling bezeichnet sie als „pyramidenförmige Räume". Taschenberg gebraucht die Namen „Genitaltaschen" und „Nebenmundvertiefungen". Bei O. und R. Hertwig finden wir sie als „Intergenitaltaschen" erwähnt. Bei Haeckel führen sie den Namen „Trichterhöhlen", welchen ich acceptiert habe.

Bei den Eleutherocarpiden besitzt der Centralmagen 4 radiale Taschen, die sich, durch die Septen voneinander getrennt, zwischen Exumbrella und Subumbrella hineinerstrecken. Es sind dieses die „Radialtaschen" oder „Radiärkammern" der Autoren. Ihre Hohlräume reichen bis in die Arme, die Tentakel und die Randanker.

Bei den Cleistocarpiden dagegen finden sich nicht nur 4 perradiale Taschen, sondern 8: 4 äußere und 4 innere. Die äußeren Taschen wurden bisher, wie die Taschen der Eleutherocarpiden, als Radialtaschen oder Radiärkammern bezeichnet. Für die inneren dagegen sind sehr verschiedene Namen gebildet worden. So bezeichnet James-Clarke sie als „Genitaltaschen". Bei Kling heißen sie „Magentaschen". In Taschenberg's Arbeit werden sie „periphere Teile des Magens" genannt. O. und R. Hertwig führen die Bezeichnung „Gastrogenitaltaschen" ein, die auch von Claus verwendet wird. Haeckel nennt sie „Mesogontaschen". Ueber die phylogenetische Deutung der genannten 8 Taschen und ihre Beziehung auf die 4 Radialtaschen der Eleutherocarpiden herrschen bei den Autoren noch beträchtliche Meinungsverschiedenheiten. Diese Unklarheit liegt zum Teil wohl daran, daß in der einschlägigen Litteratur bis jetzt noch keine hinreichend genauen Abbildungen dieser verwickelten Verhältnisse existieren. Ich habe nun im hiesigen zoologischen Institut Gelegenheit gehabt, Untersuchungen über Lucernariden anzustellen. Mein Material bildeten

mehrere geschlechtsreife Exemplare des zu den Cleistocarpiden gehörigen Craterolophus tethys H. J.-Cl., welche im Jahre 1895 von Herrn Dr. F. Römer in Helgoland gesammelt wurden, und 2 junge Haliclystus octoradiatus aus der Kieler Bucht, welche Art zu den Eleutherocarpiden gehört. Letztere verdanke ich dem Hamburger Museum durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Michaelsen in Hamburg. Ich will nun das Gastrovascularsystem beider Arten nach einer Reihe von Querschnittbildern und einem konstruierten Längsschnitt vergleichend behandeln und die aus der Untersuchung sich ergebenden Schlüsse mitteilen.

Die Querschnitte sind mit Hilfe des Zeiss'schen Zeichenprismas (Camera lucida) gezeichnet und dann für die Darstellung ein wenig schematisiert. Der Längsschnitt ist nach derselben Schnittserie rekonstruiert, der die Querschnittsbilder entnommen sind. In sämtlichen Bildern ist das Ektoderm durch einen helleren, das Entoderm (inklusive des Mundrohres) durch einen dunkleren Ton hervorgehoben[1]). Die auf den Figuren gestrichelten Partien sollen andeuten, daß sich hier ein deutliches einschichtiges Cylinderepithel vorfindet. Die punktierten Stellen dagegen weisen auf ein vielkerniges, mehrzeiliges oder mehrschichtiges Epithel hin. Die Gallerte ist schmäler gezeichnet, als sie in natura ist, um die Figuren nicht zu groß werden zu lassen. Die Ausdrücke oben und unten sind bei der Darstellung (in Uebereinstimmung mit Haeckel) stets so gebraucht, wie sie den Verhältnissen bei freischwimmenden Medusen und auch der natürlichen Orientierung der Lucernariden selbst entsprechen, so daß also die Anheftungsstelle des Stieles als das obere Ende des Tieres aufgefaßt ist. Die Bezeichnungen proximal und distal beziehen sich auf die Entfernung von der Hauptachse des Tieres.

Ich wende mich nun zur Betrachtung der einzelnen Querschnittsbilder, indem ich dabei von oben beginne. Figg. 1 und 7

---

1) Es dürfte vielleicht auffallen, daß auf meinen Figuren das Mundrohr den für das Entoderm gewählten dunkleren Ton aufweist. Ich wollte damit durchaus nicht Stellung nehmen zu der noch strittigen Frage, welchem Keimblatt das Mundrohr der acraspeden Medusen angehört. Ich habe es nur deshalb dem Entoderm zugerechnet, weil dadurch eine größere Uebersichtlichkeit der Bilder erreicht werden konnte. Bei den Lucernariden fehlen übrigens noch die einschlägigen embryologischen Untersuchungen, welche doch allein über die Frage Aufschluß geben können.

stellen Schnitte durch die Stiele der beiden Medusen dar. Dieselben erscheinen vierkammerig, da die Septen miteinander verwachsen sind. Der Stiel von Haliclystus (Fig. 7) zeichnet sich dadurch aus, daß in seinen Septen je ein Längsmuskelbündel verläuft.

Figg. 2 und 8 entsprechen Schnitten durch den obersten Teil des Bechers, nur wenig unter dem Ansatz des Stieles. Man sieht auf beiden Bildern, wie das Lumen des Centralmagens in den 4 Interradien durch die Septen eingeengt wird und so die typische Kreuzform des Magens der Stauromedusen erhält. Bei Craterolophus (Fig. 2) erblickt man in den Septen je ein kleines, von Ektodermepithel begrenztes Lumen. Dieses ist der letzte Zipfel der von der Subumbrella her eingestülpten Trichterhöhle. Bei Haliclystus reichen die Trichterhöhlen nicht so weit nach oben, dagegen zeigen sich hier (Fig. 8) in den Septen wieder die Längsmuskelbündel, denen wir schon in den Stielsepten begegneten. Ein fernerer Unterschied zwischen beiden Gattungen besteht darin, daß die Septen bei Craterolophus seitliche Faltenbildungen aufweisen. Für die Zeichnung ist ein etwas schräg gelegter Schnitt ausgewählt worden, um zu zeigen, wie diese Falten nach unten allmählich größer werden.

Auf Figg. 3 und 9 zeigen sich folgende neue Erscheinungen. Die Trichterhöhlen sind jetzt auch bei Haliclystus aufgetreten, doch sind ihre Lumina noch sehr klein im Vergleich zu den großen vierseitigen Räumen bei Craterolophus. Das die Trichterhöhlen auskleidende Ektodermepithel ist mehrschichtig, bei Haliclystus (Fig. 9) stark verdickt; bei Craterolophus imponiert es durch seine starke Bewaffnung mit massenhaften stäbchenförmigen Nesselkapseln. Nur am proximalen Rande der Trichterhöhle macht sich eine Stelle mit deutlich einschichtigem Cylinderepithel bemerkbar, welches eine Muskellamelle differenziert hat; bei starker Vergrößerung sieht man an der proximalen Fläche des Epithels eine Reihe punktartiger Querschnitte von Muskelfasern. Auch an der distalen Wand der Trichterhöhle ist bei Haliclystus eine Muskellamelle entwickelt, doch ist sie viel stärker ausgebildet und viel komplizierter gefaltet. Bei Craterolophus dagegen hat sich hier die Muskulatur gänzlich vom Epithel isoliert und liegt in Gestalt von 2 starken Längsmuskelsträngen frei in der Gallerte. Ueberhaupt zeichnet sich Craterolophus durch eine höhere histologische Differenzierung vor Haliclystus aus. Nahe am proximalen Ende jedes Septums entspringen bei beiden Arten 2 Entoderm-

ausstülpungen, die Gastralfilamente. Sie sind in Wirklichkeit viel länger, als sie in der Zeichnung angegeben werden konnten. In den Wänden der Septen, zwischen Entoderm und Ektoderm sieht man bei Craterolophus Querschnitte durch die Gonaden. Diese sind aus vielen einzelnen Follikeln zusammengesetzt. Die Follikel wenden ihre vom Keimepithel gebildeten Wände dem Entoderm zu; an der ektodermalen Seite dagegen wird die ganze Gonade durch ein nur schwach erkennbares Epithel begrenzt, das seiner Feinheit wegen auf den Zeichnungen fortgelassen werden mußte. Eine genaue Beschreibung, sowie Abbildungen der Geschlechtsorgane geben O. und R. Hertwig in ihrer mehrfach citierten Arbeit. Meine Beobachtungen stimmen mit denen der genannten Autoren vollkommen überein. Der wichtigste Unterschied zwischen Haliclystus und Craterolophus betrifft das Lumen des Centralmagens. Dieses erstreckt sich bei Haliclystus in den 4 Perradien bis an die Innenwand der Exumbrella. Bei Craterolophus dagegen sind hier 4 periphere Taschen abgegrenzt durch quere Scheidewände zwischen den Septen.

Figg. 4 und 10 zeigen im wesentlichen noch dieselben Verhältnisse. Nur hat sich die Gallerte in den Proximalwänden der Trichterhöhlen bedeutend verdickt, so daß der axiale Teil des Centralmagens stark eingeengt erscheint. Die Trichterhöhlen selbst haben jetzt auch bei Haliclystus (Fig. 10) bedeutende Dimensionen angenommen. Ihr Ektodermepithel zeigt sich wulstförmig verdickt auf der Strecke zwischen der Muskulatur und der Ansatzstelle der Gastralfilamente. Das Entoderm zeigt in den verschiedenen Regionen der Schnitte ein verschiedenes histologisches Verhalten. Proximalwärts von der Ursprungsstelle der Gastralfilamente ist es mehrschichtig, distalwärts dagegen erscheint ein hohes, einschichtiges Cylinderepithel, wie es auch die peripheren Taschen bei Craterolophus (Fig. 4) auskleidet. Die Gonaden von Craterolophus sind auf Fig. 4 viel stärker entwickelt als in Fig. 3. Bei *a* ist ein Ausführungsgang einer Gonade eingezeichnet. Er mündet in den Winkel, welchen die Wand des Septums mit der queren Scheidewand bildet, ganz wie es O. und R. Hertwig angeben. Solche, von einem deutlichen Epithel ausgekleidete Ausführungsgänge finden sich in großer Anzahl im ganzen Verlauf der Gonaden. Sie sind schon von O. und R. Hertwig und Claus richtig beobachtet und beschrieben worden. Taschenberg hat sie dagegen übersehen und bestreitet ihre zweifellose Existenz auch mit theoretischen Gründen, indem er

meint, bei einem so niedrig organisierten Tiere könnten noch keine so differenzierten Organe vorhanden sein.

Auf Figg. 5 und 11 erscheinen bedeutende Veränderungen. Die Trichterhöhlen sind miteinander zusammengeflossen, der Schnitt geht also durch den oberen Teil der Subumbrella. In der Mitte liegt jetzt das vierseitige Mundrohr, innen von einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet, nach außen begrenzt vom Cylinderepithel der Epidermis. Letzteres zeigt in den 4 Perradien, das heißt an den 4 Kanten des Mundrohres, Muskeldifferenzierung. Zwischen Exumbrella und Subumbrella bemerkt man bei Haliclystus (Fig. 11) die 4 durch die Septen voneinander getrennten Radialtaschen. In diesen fallen an der proximalen Wand Vorwölbungen des Entodermepithels auf, die je eine rundliche Anhäufung von Zellen umschließen. Dieses sind die jungen Anlagen der Gonaden.

Das Epithel der Radialtaschen ist einschichtig bis auf eine Stelle gegenüber der Kante des Mundrohres.

Betrachten wir nun den entsprechenden Schnitt durch Craterolophus (Fig. 5), so fällt sofort auf, daß hier an Stelle jeder Radialtasche 2 Taschen liegen, eine äußere und eine innere. Die Gonaden liegen in der Wand der inneren Tasche. Das Entodermepithel dieser Tasche ist im allgemeinen einschichtig, nur an der Stelle, die der Kante des Mundrohres gegenüberliegt, erweist es sich als deutlich mehrschichtig. Dasselbe Verhalten sahen wir an dem Epithel der Radialtasche von Haliclystus (Fig. 11) an der entsprechenden Stelle.

Bei Craterolophus liegen hier zwischen Ektoderm und Entoderm dicht gedrängte Nesselbatterien in Form von kugeligen Blasen, die zahlreiche ovale Nesselkapseln enthalten. Bei vielen bemerkt man enge Ausführgänge, welche das davor liegende Ektodermepithel durchsetzen. Letzteres zeigt an dieser Stelle eine einfache, ungefaltete Muskellamelle. Seitlich von den Nesselbatterien erscheint das Ektoderm wieder mehrschichtig, besetzt mit den vorher erwähnten stäbchenförmigen Nesselkapseln. Zwei Nesselbatterien mit den benachbarten Epithelien sind auf Fig. 13 bei stärkerer Vergrößerung abgebildet.

Figg. 6 und 12 stellen Schnitte dar, dicht über der Zerteilung des Schirmes in die 8 Arme.

Die Bilder beider Arten sind sich wieder ähnlicher geworden. Bei Craterolophus (Fig. 6) sind nämlich die inneren Taschen verschwunden. Sie haben zwischen den auf Figg. 5 und 6 dargestellten Schnitten blind geschlossen geendet. Die übrig ge-

bliebenen äußeren Taschen kommunizieren miteinander, wie die Radialtaschen bei Haliclystus (Fig. 12). Denn die Septen sind an dieser Stelle durchbrochen. Sonst fällt auf Figg. 6 und 12 noch das Fehlen der Gonaden auf. Die beiden Längsmuskelstränge eines jeden Interradius sind bei Craterolophus weit auseinandergerückt. Auch bei Haliclystus hat sich die früher einheitliche Muskellamelle in zwei ziemlich entfernt liegende Partien zerteilt. Die Zahl der Nesselbatterien bei Craterolophus hat sich stark vermehrt.

Vergleichen wir nun die geschilderten Verhältnisse des Gastrovascularsystems bei den beiden Gattungen, die uns zugleich als Vertreter der beiden Familien der Cleistocarpiden und Eleutherocarpiden dienen können, so ergiebt sich die wichtige Frage, wie das kompliziertere Verhalten der einen aus dem einfacheren der anderen entstanden ist, und wie die verschiedenen Taschen aufeinander zu beziehen sind. Die meisten Autoren, Haeckel, O. und R. Hertwig, Kling, Taschenberg, Claus, homologisieren die äußeren Taschen der Cleistocarpiden mit den Radialtaschen der Eleutherocarpiden. Die inneren Taschen werden von Haeckel und O. und R. Hertwig als besondere Ausstülpungen des Centralmagens aufgefaßt, die in die Subumbrellarwand der Radialtaschen zwischen Ektoderm und Entoderm hineinwuchsen und so eine Neuerwerbung der Cleistocarpiden gegenüber den Eleutherocarpiden darstellen. Auch Taschenberg scheint dieselbe Ansicht zu vertreten, doch erscheinen ihm die inneren Taschen zu unbedeutend, um daraufhin eine besondere Subfamilie zu gründen. Er hebt daher in seiner Systematik die von James-Clarke durchgeführte Teilung der Lucernariden wieder auf. Doch hat er die, allerdings nicht sehr klaren, Ausführungen James-Clarke's völlig mißverstanden. Er ist offenbar dadurch irregeführt worden, daß James-Clarke die inneren Taschen „Genitaltaschen" nennt, welchen Namen Taschenberg in seiner Arbeit für die Trichterhöhlen verwendet. Er hat James-Clarke's Angaben über die „Genitaltaschen" auf die Trichterhöhlen bezogen und daher natürlich vergeblich nach den „two superposed spaces" gesucht, mit denen James-Clarke die äußeren und inneren Taschen meint. Auf einem von Taschenberg abgebildeten Längsschnitt erscheinen die inneren Taschen übrigens so klein, daß es auch dadurch erklärlich wird, warum sie ihm nicht als Familiencharakter genügten. Von der Auffassung Haeckel's und der Gebrüder Hertwig

weicht die Anschauung KLING's nicht weit ab. Er sagt über die verschiedenen Taschen folgendes: „Die Magenhöhle ist nur in der Mitte der Medianwand einer Radiärkammer mit dieser verwachsen. Diese „Verwachsungsstreifen" reichen vom Grunde des Magens bis an den Glockenrand, wo sie von 2 Armen flankiert werden. Auf diese Weise werden 4 taschenförmige Ausbuchtungen, „Magentaschen", gebildet, welche die Achse des Magens strahlenförmig umgeben und sich bloß als Abschnitt des Magens darstellen." KLING legt also für die Entstehung der inneren perradialen Taschen, seiner „Magentaschen", Gewicht auf die vom Grunde des Magens bis an den Glockenrand reichenden „Verwachsungsstreifen". Diese sind nichts anderes als die queren Scheidewände meiner Darstellung, die die äußeren perradialen Taschen von den inneren und dem Centralmagen trennen. Doch hält auch er die inneren Taschen im Gegensatz zu den äußeren für Abschnitte des Magens. JAMES-CLARKE, der allerdings noch keine phylogenetische Erklärung versucht, entfernt sich am weitesten von der HAECKEL-schen und HERTWIG'schen Auffassung. Er unterscheidet die beiden von ihm zuerst aufgestellten Familien folgendermaßen: „The discal camerae either simple (Eleutherocarpidae), or each subdivided into two superposed spaces (Cleistocarpidae) by a horizontal membran or diaphragm." Er nimmt also an, daß die 4 Radialtaschen der Eleutherocarpiden bei den Cleistocarpiden durch eine Membran in 8 Taschen, 4 äußere und 4 innere, zerteilt sind. Eine Vermittelung der verschiedenen Ansichten versucht CLAUS. Er erkennt die JAMES-CLARKE'sche Deutung als richtig an, jedoch nur für den oberen Teil des Gastrovascularsystems. Für den unteren Teil hält er dagegen die HAECKEL'sche und HERTWIG'sche, auch von ihm selbst schon in einer früheren Arbeit vertretene Ansicht fest, daß die inneren perradialen Taschen neue Aussackungen des Centralmagens seien. Er sagt darüber: „Gleichwohl ist hiermit nicht die von mir und nachher in gleicher Weise von O. und R. HERTWIG ausgesprochene Vorstellung widerlegt, daß der proximale Teil der Gastrogenitaltaschen Aussackungen des Magens entspricht, welche die 4 schmalen und flachen Pfeiler des Mundrohres mächtig verbreitert und in der Richtung der Längsachse mitsamt dem Mundrohr aus dem Bechergrunde emporgehoben haben."

Ich schließe mich, auf Grund meiner Untersuchungen, in der Hauptsache JAMES-CLARKE an und möchte zur Begründung und phylogenetischen Deutung noch folgendes anführen.

Die Gonaden der Cleistocarpiden liegen in den Wänden der inneren Taschen, in welche auch ihre Ausführgänge münden. Ja die Geschlechtsorgane entstehen nach den Beobachtungen von O. und R. Hertwig, welche von Claus bestätigt werden, bereits in den Wänden der inneren Taschen. Faßt man diese als neue Ausstülpungen des Centralmagens auf, so müßten wir bei der Umwandlung der Eleutherocarpiden in Cleistocarpiden eine Verlagerung der Gonaden von den äußeren in die inneren Taschen annehmen. Dieselbe Wanderung durch die Membran, welche die beiden Taschen trennt, hindurch müßten auch die Ausführgänge der Geschlechtsorgane mit ihren Mündungen mitgemacht haben. Haeckel macht bereits auf diese Schwierigkeit aufmerksam. Er sagt mit Bezug auf die Hertwig'schen Angaben: „Ich halte diese Darstellung größtenteils für richtig, kann aber insofern nicht mit Hertwig übereinstimmen, als derselbe nicht die Radialtaschen, sondern die Mesogontaschen (seine Gastrogenitaltaschen) für den Ausgangspunkt der Genitalproduktion hält. Er meint, daß zu der Annahme einer ursprünglichen Verbindung der Radialtaschen mit Gonaden (bei den Cleistocarpiden) kein Grund vorliege. Ich finde diesen Grund in der unentbehrlichen Annahme, daß die Cleistocarpen (Halicyathidae) aus den Eleutherocarpen (Haliclystidae) erst später phylogenetisch entstanden sind; und ich nehme (ebenso wie Claus) an, daß die Geschlechtsorgane aller Lucernariden ursprünglich in der Wand der Radialtaschen lagen, und daß sie zu den Mesogontaschen (Gastrogenitaltaschen) ebenso wie zu den Trichterhöhlen (Intergenitaltaschen) erst sekundär in Beziehung treten."

Ich finde nun, daß die ganze Schwierigkeit schwindet, und die gewiß zwingenden phylogenetischen Schlüsse Haeckel's sich mit den thatsächlichen Befunden von O. und R. Hertwig und Claus sehr gut in Uebereinstimmung bringen lassen durch die Annahme, daß die inneren perradialen Taschen der Cleistocarpiden durch die Ausbildung querer Scheidewände entstanden sind, welche die Radialtaschen der Eleutherocarpiden in je 2 Taschen zerlegte. Denn dann sind die Mesogontaschen Haeckel's nur diejenigen Teile der Radialtaschen, welche die Gonaden enthalten.

Ich denke mir die phylogenetische Entstehung dieser Verhältnisse folgendermaßen. Die Radialtaschen der Eleutherocarpiden

werden dadurch gebildet, daß die Septen im Schirm der Meduse mit der Subumbrella in den 4 Interradien verwachsen. Bei den Cleistocarpiden nun haben sich an den Wänden der Septen, distal von den Gonaden seitliche Falten gebildet. Diese konnten sich als nützlich erweisen, vielleicht indem sie ein Hineinfallen der Geschlechtsprodukte in die Hohlräume der Arme und Tentakel erschwerten. Sie konnten dann durch Züchtung zu vollständigen Scheidewänden fortgebildet werden, welche die der Genitalproduktion vorstehenden proximalen Teile der Radialtaschen von dem sterilen distalen Teile derselben abschlossen. Diese queren Scheidewände zwischen den Septen sind nun aber nicht auf das Gebiet der ursprünglichen Radialtaschen beschränkt geblieben, sondern sie erstrecken sich bis in den oberen Teil des Centralmagens, d. h. ebenso weit, als die Geschlechtsorgane reichen. Mir scheint diese Erklärung sowohl den thatsächlichen Verhältnissen gerecht zu werden, als sie sich auch durch große Einfachheit auszeichnet. Für die Claus'sche Annahme eines doppelten Entstehungsmodus, einmal durch Ausbildung querer Falten, dann aber auch durch Ausstülpung vom Centralmagen aus, sehe ich keine Notwendigkeit. Durch diese Auffassung von Claus wird ja auch die Schwierigkeit der verschiedenen Anordnung der Gonaden bei Eleutherocarpiden und Cleistocarpiden keineswegs beseitigt, sondern sie bleibt für den unteren Teil des Gastrovascularsystems bestehen.

Für die inneren Taschen der Cleistocarpiden möchte ich den von Haeckel eingeführten Namen „Mesogontaschen" befürworten, da er treffend die Lage derselben in der Mitte zwischen den Gonaden charakterisiert. Die quere Scheidewand, welche, zwischen den benachbarten Septen ausgespannt, die Mesogontasche nach außen begrenzt, will ich ebenfalls im Anschluß an Haeckel als „Claustrum" bezeichnen.

Für die äußeren, distal von den Gonaden gelegenen Taschen bringe ich die neue Bezeichnung „Exogontaschen" in Vorschlag. Denn sie können nicht, wie bisher meist geschehen, einfach mit den Radialtaschen der Eleutherocarpiden homologisiert werden. Das ergiebt sich leicht aus der Vergleichung meiner Figg. 3 und 4 mit Figg. 9 und 10. Auf Figg. 3 und 4 sind bei Craterolophus bereits die Exogontaschen vorhanden. Bei Haliclystus dagegen liegen auf Figg. 9 und 10 neben dem Centralmagen nur die 4 Trichterhöhlen. Von Radialtaschen ist noch nichts zu sehen. Diese treten erst auf Fig. 11 auf. Sie liegen eben in dem

Glockenschirm der Meduse, während die Exogontaschen bis hoch in den Becher hinaufreichen. Daher ist es auch nicht ganz richtig, wenn James-Clarke annimmt, die Radialtaschen der Eleutherocarpiden seien durch Ausbildung querer Scheidewände in je 2 Taschen zerfallen. Die Radialtaschen der Eleutherocarpiden können vielmehr, streng genommen, nur den Mesogontaschen plus dem unteren, dem Glockenschirm angehörigen, Teil der Exogontaschen homolog gesetzt werden. Der obere, im Becher der Meduse gelegene Teil der Exogontaschen ist dagegen eine Neuerwerbung der Cleistocarpiden, bedingt durch die Weiterentwickelung der Claustren. Zwar ist der entsprechende Teil des Gastrovascularsystems auch bei den Eleutherocarpiden vorhanden, aber er ist noch nicht vom Centralmagen abgeschlossen; er bildet also noch keine Taschen. Ferner ist es falsch, die in die Exogontaschen führenden Ostien den Gastralostien der Eleutherocarpiden homolog zu setzen. Diese entsprechen gemäß ihrer Lage im untersten Teile des Centralmagens vielmehr den Ostien, welche in die Mesogontaschen führen. Die Ostien der Exogontaschen fehlen dagegen den Eleutherocarpiden natürlich wie die zugehörigen Taschen. Dieses wird noch klarer werden, wenn man sich bei Betrachtung des auf Fig. 14 dargestellten Längsschnittes das Claustrum wegdenkt. Dann strahlt jederseits vom Centralmagen nur eine Tasche in den Schirmrand aus. Diese Tasche nimmt den Raum ein, der vorher die Mesogontasche und den unteren Teil der Exogontasche enthielt. Der obere Teil der Exogontasche ist wieder mit dem Centralmagen vereinigt. Gleichzeitig ist aber aus einem Längsschnitt durch Craterolophus tethys das Schema eines Längsschnittes durch einen Vertreter der Eleutherocarpiden geworden. So bestätigt sich meine, im wesentlichen mit James-Clarke übereinstimmende Deutung, daß nicht erneute Ausstülpungen von Magentaschen die Kompliziertheit des Gastrovascularsystems der Cleistocarpiden bedingen, sondern die Ausbildung von neuen Scheidewänden zwischen den Septen, die Entstehung der Claustren.

Jena, 13. Dezember 1899.

Verzeichnis der citierten Litteratur.

Antipa, Die Lucernariden der Bremer Expedition nach Ost-Spitzbergen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. VI, 1891.

Claus, C., Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung der Medusen. Prag und Leipzig 1883.

Haeckel, E., Monographie der Medusen. Jena 1879—81.

Hertwig, O. und R., Die Actinien anatom. und histolog. etc. S. 612.: Die Geschlechtsorgane der Calycozoen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIII, 1879.

James-Clarke, H., Prodromus of the history, structure and physiology of the order Lucernariae. Journ. Bost. Soc. Nat. Hist., 1863.

— Lucernariae and their allies, a memoir on the anat. and physiol. of Haliclystus auricula and other Lucernarians. Washington Smithsonian Institution, 1878.

Kling, O., Ueber Craterolophus tethys. Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Lucernariden. Morphol. Jahrb., Bd. V, 1879.

Taschenberg, Otto E., Anatomie, Histologie und Systematik der Cylicozoa etc. Diss. inaugur., Halle 1877.

Figurenerklärung.

Tafel XXIII u. XXIV.

Fig. 1—6. Querschnitte durch Craterolophus tethys H. J.-Cl. von Helgoland. Vergr. 80.

Fig. 7—12. Querschnitte durch Haliclystus octoradiatus aus der Kieler Bucht. Vergr. 80.

Fig. 13. Nesselbatterien aus der Wand der Subumbrella von Craterolophus tethys H. J.-Cl., stärker vergrößert (vergl. Fig. 5).

Fig. 14. Konstruierter Längsschnitt von Craterolophus tethys H. J.-Cl. (der Längsschnitt geht radial). In derselben ist die Höhe der Figg. 1—6 eingetragen.

Bedeutung der Buchstaben für sämtliche Figuren:

a Ausführungsgang der Gonade.
c Claustrum.
ec Ektoderm.
en Entoderm.
et Exogontasche.
g Gonade.
gf Gastralfilament.
lm Längsmuskulatur.
ml Muskellamelle.
mr Mundrohr.
mt Mesogontasche.
nb Nesselbatterie.
ob ovale Nesselkapsel.
rt Radialtasche.
s Septum.
sb stäbchenförmige Nesselkapsel.
stk Stielkammer.
t Trichterhöhle.

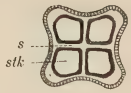

Fig. 1.

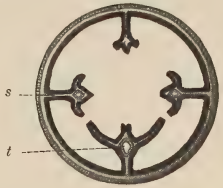

Fig. 2.

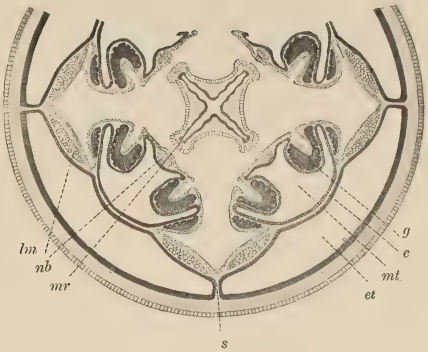

Fig. 5.

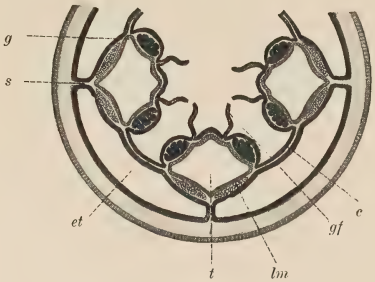

Fig. 3.

Fig. 6.

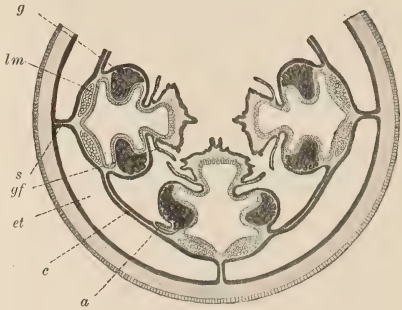

Fig. 4.

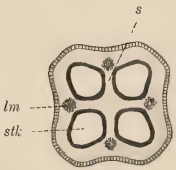

Fig. 7.

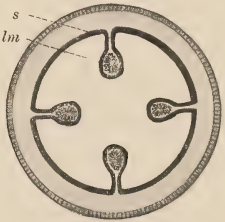

Fig. 8.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

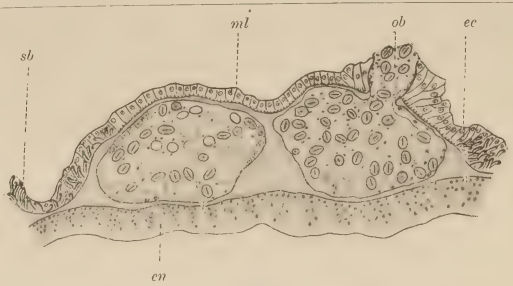

Fig. 13.

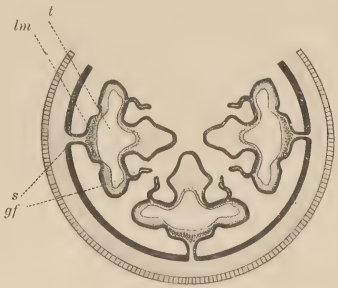

Fig. 10.

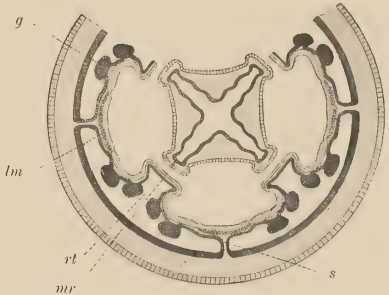

Fig. 11.

Fig. 9.

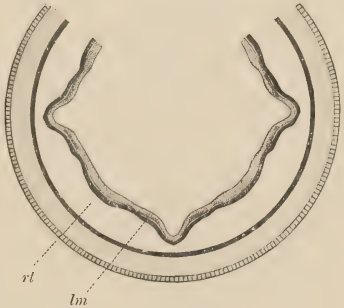

Fig. 12.

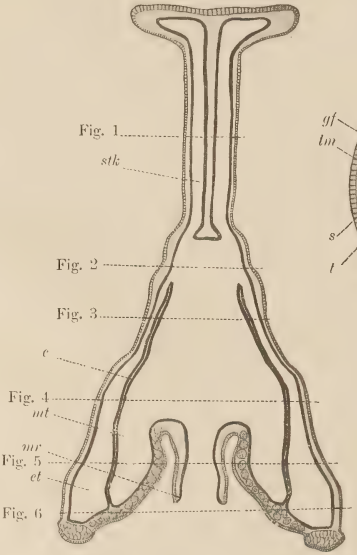

Fig. 14.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: NF_26

Autor(en)/Author(s): Gross J.

Artikel/Article: Zur Anatomie der Lucernariden. 611-624