

# Einige Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte von *Chrysaora*.

Von

Jovan Hadži.

(Mit 2 Tafeln und 15 Abbildungen im Texte.)

## Einleitung.

Die Frage über die Entwicklung der Discomedusen und speziell derjenigen Entwicklungsvorgänge, welche dem Festsetzen der schwimmenden Planula folgen (Bildungsweise des *Scyphostoma*), ist noch immer nicht endgültig gelöst. Die Ergebnisse der embryologischen Untersuchungen werden allgemein zur Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der untersuchten Gruppen herangezogen, daher ist es verständlich, warum man sich bemüht, die strittige Frage zu erledigen.

Bis zu dem Jahre 1887, in welchem die Monographie von GOETTE (6) über die Entwicklung von *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata* erschien, waren die diesbezüglichen Darstellungen nicht wesentlich verschieden voneinander. Von einigen Autoren (CLAUS [1], KOWALEWSKY [14]) wurde zwar angegeben, daß der eigentlichen Mundbildung des *Scyphostoma* eine Einstülpung des oralen Feldes vorangeht, was z. B. HAECKEL (10) nicht angegeben hat; nachdem am Grunde dieser Einsenkung der Durchbruch des Mundes stattgefunden hat, wird das eingestülpte Ektoderm bald wieder emporgehoben, wodurch die Proboscis gebildet wird. Übrigens erwähnt CLAUS, daß der Umfang der Einstülpung bei nächstverwandten Formen und sogar innerhalb derselben Spezies sehr variabel ist, so daß ihr keine besondere Bedeutung beizumessen ist. Die Einstülpung bleibt nach CLAUS ohne jedwede Folgen für die weitere Entwicklung des *Scyphostoma*. Auch in der Frage über die Entstehungsweise der Taeniolenmuskeln waren die Autoren nicht einig. Diese Frage hat erst GOETTE endgültig gelöst.

Eine im Prinzip von jener bis dahin herrschenden verschiedene Darstellung brachte die oben erwähnte Arbeit von GOETTE, welche seitens CLAUS auf das heftigste, jedoch mit wenig Erfolg bekämpft wurde. Bevor ich auf eine kurze Charakterisierung der GOETTESCHEN Darstellung übergehe, will ich nur erwähnen, daß GOETTE (7) in seiner zweiten Publikation über diesen Gegenstand („Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* Pér.“) die Entwicklung von *Scyphostoma* wesentlich anders dargestellt hat; nicht um sich der CLAUSschen Darstellung zu nähern, sondern im Gegenteil, der Unterschied zwischen den Darstellungen beider Forscher wurde noch bedeutender. Weiterhin hat GOETTE für *Pelagia* eine von den übrigen Discomedusen abweichende Entwicklungsweise (betreffs der Taschenbildung etc.) angegeben.

Nach GOETTE verläuft die Entwicklung des *Scyphostoma* folgendermaßen: Der bei der schwimmenden Planula nach hinten gerichtete Pol stülpt sich nach dem Festsetzen derselben ein. Dabei entstehen als Nebenprodukte in der breiteren Hauptebene zwei Magentaschen, als Entodermdivertikel. Am Grunde der Einstülpung bricht eine Öffnung durch; diese wird aber nicht zum Munde, wie es nach CLAUS der Fall sein soll, sondern zur Schlundpforte. Das eingestülpte Ektoderm wird als Schlund bezeichnet. Die obere Öffnung des Schlundes ist der definitive Mund, der folglich mit dem Prostoma nichts zu tun hat. In der „Querebene“ des *Scyphostoma* buchtet sich der Schlund beiderseits aus, um das zweite Magentaschenpaar zu bilden. Somit sind das erste Magentaschenpaar und seine Derivate entodermale Ursprungs, das zweite aber ist ektodermal. Die Magentaschen münden durch Ostien in den Schlundhohlraum. Durch die Ostien wird der Schlund größtenteils in vier Streifen gespalten, welche zu den distalen Teilen der vier Septen werden und die daher vom Ektoderm bekleidet sind. Jetzt tritt eine Metamorphose aller dieser Gebilde ein, wodurch sie bis zur Unkenntlichkeit verändert werden. Der Schlund und die Taschen verstreichen beinahe. Es bleiben bloß die Septen und die Magenrinnen übrig. Dann treten die Tentakeln, die Proboscis, das Peristom und die Peristomtrichter auf; die diesbezüglichen Abweichungen der GOETTESCHEN Darstellung (gegenüber jenen anderer Autoren) sind nicht wesentlich. Auf die Konsequenzen der Schlund- und Taschenbildung (Ungleichwertigkeit der Ephyren derselben Strobila etc.) will ich jetzt nicht eingehen. Der Unterschied zwischen der hier geschilderten Entwicklungsweise von *Scyphostoma* und jener nach früheren Darstellungen liegt klar auf der Hand und läßt sich, wie ich später

zeigen werde, nicht durch Annahme einer Variabilität oder einer Graduation aus der Welt schaffen. Die Angaben von GOETTE konnte bis heute nur seine Schülerin HYDE (13) bestätigen.

Nach dem Erscheinen der Arbeiten von GOETTE und HYDE ist erst in der neuesten Zeit eine und bald darauf die zweite Arbeit von HEIN über die Entwicklungsgeschichte von *Aurelia* und *Cotylorhiza*, also denselben Formen erschienen, welche auch GOETTE untersucht hat. Das Ergebnis dieser Arbeiten ist ein ganz anderes. HEIN findet keine Einstülpung des oralen Feldes von *Scyphostoma*; bei *Aurelia* soll sogar der Urmund, ohne sich vollständig zu schließen, in den bleibenden Mund übergehen. Es gibt gar keine Taschen im Sinne GOETTES. Die Magenfallen sind keine Reste der Taschen, sondern selbständig entstandene Falten des Magenepithels. Es folgt daraus, daß man das *Scyphostoma* nicht mit einem Anthozoon vergleichen darf, wie das GOETTE auf Grund eigener Untersuchungen getan hat.

Zur ersten Arbeit HEINS (11) (welche seine Hauptarbeit ist) schrieb GOETTE (9) eine Erwiderung, worin er nach einer abfälligen Kritik der Darstellung HEINS erklärte, daß seine Beobachtungen (besonders über *Aurelia aurita*) auch weiter „vollständig zu Recht bestehen“.

Das ist der gegenwärtige Stand der Frage über die Entwicklung des *Scyphostoma*. Ich glaube wohl, daß es nicht überflüssig erscheinen wird, wenn ich meine diesbezüglichen Befunde an *Chrysaora* veröffentliche.

Bevor ich auf die Beschreibung meiner Befunde übergehe, will ich kurz erwähnen, daß auch CLAUS (1—4) die Entwicklung von *Chrysaora* untersucht hat, aber gerade im Punkte der Mundbildung und der darauf folgenden Veränderungen zu keinem sicheren Resultate gekommen ist, weshalb er gegen GOETTE nicht erfolgreich auftreten konnte. Die Frage, ob die innere Auskleidung der Proboscis vom Ekto- oder Entoderm stammt, hat CLAUS nicht nach seinen Präparaten beantworten können, weil ihm offenbar die entsprechenden Stadien gefehlt haben; er tat es nur auf Grund von Überlegungen. CLAUS hat nämlich untersucht, von welchem Blatte die Proboscis an den sich abschnürenden Ephyren regeneriert wird, und schloß daraus auf den Charakter der inneren Proboscisauskleidung des *Scyphostoma*; natürlich ist dieser Schluß nicht ganz einwandfrei. Außerdem hat CLAUS seine Ansicht über den Charakter der inneren Proboscisauskleidung selbst zweimal geändert, was dazu beigetragen hat, daß er sich GOETTE gegenüber schwer behaupten konnte.

### Eigene Untersuchungen.

Die früheste Entwicklung von *Chrysaora* (vom befruchteten Ei bis zum Planulastadium) ist von CLAUS (1) genau untersucht worden, so daß es nicht nötig erscheint, sie nochmals zu beschreiben, um so weniger, als die Kenntnis der Planulaentwicklung für die Frage der Mundbildung überflüssig ist. Meine Untersuchungen habe ich mit der frei schwimmenden Planula begonnen. Die inneren Veränderungen während der Entwicklung, auf welche es hauptsächlich ankommt, sind am besten an in Schnittserien zerlegten Tieren zu studieren. Fixiert wurden die Tiere teils mit Sublimat-eisessig, teils mit der PERÉNYISCHEN Flüssigkeit, wodurch ich tadellos konservierte Tiere erhielt. Die Schnitte wurden mit DELA-FIELDS Hämatoxylin gefärbt. Das Material stammt aus der Adria und wurde durch die k. k. zoologische Station in Triest bezogen.

Die Form und die Größe der frei schwimmenden Planula von *Chrysaora* sind sehr mannigfaltig. Ich habe oft Planulae beobachtet, welche 4—5mal größer waren als die meisten es sind. Eine Knospung oder Teilung der Planulae habe ich nicht konstatieren können. Gewöhnlich ist der beim Schwimmen nach vorne gerichtete Pol etwas dicker. Das mit Wimpern versehene Ektoderm besteht aus hohen, prismatischen Epithelzellen; zwischen diesen befinden sich Nesselzellen und basiepitheliale Zellen. Die Epithelzellen enthalten Dotterkugeln. Das Entoderm ist nicht epithelial angeordnet, sondern erfüllt als solide Masse das ganze Innere der Planula. Die Zellen sind sehr groß und voll mit Dotter, so daß man kaum die Grenzen derselben erkennen kann. Zwischen Ekto- und Entoderm befindet sich eine homogene Schichte (Stützlamelle).

Schon während die Planula frei herumschwimmt, beginnt sich das Entodermepithel aus der soliden Masse heraus zu differenzieren, u. zw. zuerst am hinteren Pol. Die Dotterelemente lösen sich; die Zellgrenzen werden sichtbar und in der Mitte der Planula entsteht ein Hohlraum — die Gastralhöhle. (Taf. II, Fig. 3.) Auch im Ektoderm schwindet der Dotter. In diesen Stadien ist von einem etwaigen Rest des Urmundes, wie das HEIN für *Aurelia* angegeben hat, keine Spur zu finden.

Nach einiger Zeit (für *Chrysaora* läßt sich kein bestimmtes Intervall angeben; bei derselben Brut herrschen bedeutende Schwankungen) setzt sich die Planula, wie bereits bekannt ist, mit ihrem beim Schwimmen nach vorne gerichteten Pol fest. Für die Orientierung der Larven bei der weiteren Behandlung derselben, An-

fertigung bestimmt orientierter Schnitte, ist es von Vorteil, wenn sie sich an der Ulva festsetzen. Die Festsetzung wird durch Absonderung eines chitinenen Sekretes seitens der Ektodermzellen bewerkstelligt. Differenzierte Drüsenzellen sind nicht vorhanden, sondern es wird an der Oberfläche aller basal gelegenen Epithelzellen eine blättrige Lamelle ausgeschieden, welche dem Periderm (Perisark) der Hydropolyphen entspricht.

Mit dem Festsetzen der Planula geht eine Veränderung der allgemeinen Körperform einher. Der früher verdickt gewesene vordere Pol hat sich verengt und wird zu einem stielartigen Fußpol. Der freie Mundpol wird breit und flacht sich ab (Taf. I, Fig. 1); manchmal senkt er sich etwas ein. Tiefe Einstülpungen sind am Mundpole in keinem Falle zu beobachten.

Die Histologie der *Chrysaora*-Larve in diesem Entwicklungsstadium ist sehr einfach. Es sind zwei einschichtige Epithelien vorhanden: Das Ekto- und Entoderm (Taf. I, Fig. 1). Zwischen den beiden Epithelien befindet sich eine deutlich ausgebildete Zwischenlamelle, welche am Übergange vom Stiel zu dem Leib mächtiger ist (Stützlamelle). Das Ektoderm besteht aus gleichartigen niedrig prismatischen Zellen. Basal von den Epithelzellen gibt es sogenannte indifferente und Nesselbildungszellen. Es gibt auch Nesselzellen mit fertigen Kniden zwischen den Epithelzellen eingelagert. Schon früher ist erwähnt worden, daß die Epithelzellen des Stieles ein chitinartiges Sekret von lamellösem Bau ausscheiden. Im Entoderm sind nur wenig basiepitheliale Zellen vorhanden. Ausnahmsweise findet man hier und da eine Nesselbildungszelle. Überall, außer an der oralen Fläche, sind die Entodermzellen im Vergleich zu den Ektodermzellen groß und vakuolig aufgetrieben. An der oralen Fläche sind die Zellen eng, dichtgedrängt und plasmareich (nicht vakuolig), daher färben sie sich dunkler. Zwischen beiden Zellformen besteht ein allmählicher Übergang. Als Ursache dieser Veränderung der Zellen an der Oralfläche ist wohl eine intensivere Zellvermehrung anzunehmen. Auf das abweichende Verhalten der Entodermzellen an der Stelle, an welcher der Mund entsteht, lege ich ein besonderes Gewicht, weil es eine Einleitung zur Mundbildung ist.

Der wichtigste Vorgang dieses Entwicklungsstadiums ist wohl die Mundbildung. Der Mund kommt durch einen Durchbruch der beiden Epithelschichten und der Zwischenlamelle in der Mitte des oralen Feldes zustande. Damit wäre kurz und allgemein das wesentliche der Mundbildung ausgedrückt. So wird sie gewöhnlich von allen Autoren beschrieben. Indessen will ich auf Grund meiner

Präparate, welche die wichtigsten Stadien des Munddurchbruches zeigen, eine detailliertere Darstellung dieses hochwichtigen Vorganges zu geben versuchen.

In der Mitte des Oralfeldes weichen die Entodermzellen mit ihren basalen Polen auseinander, so daß in dem früher dicht gedrängten Epithel eine Lücke entsteht, welche von konischer Form ist. Die Basis des Konus ist der Zwischenlamelle zugekehrt. Durch das Zusammenziehen der Basalteile der Entodermzellen entsteht um die Lücke herum ein Wulst: der Mundrand. Zu gleicher Zeit wird auch die Zwischenlamelle offenbar durch den seitens der Entodermzellen auf sie ausgeübten Zug zerrissen. Das Ektoderm besteht an dieser Stelle aus flachen breiten Zellen. Es scheint überhaupt, daß das Entoderm die Hauptrolle bei der Mundbildung spielt. Auch im Ektoderm weichen die Zellen in der Mitte auseinander. Das Entoderm stülpt sich so zu sagen nach außen und verwächst mit dem Ektoderm. Durch die Zusammenziehung der basalen Teile haben nämlich die Entodermzellen des Mundrandes ihre Richtung verändert, so daß sie mit ihrer Längsachse nicht mehr senkrecht zur Oralfläche, sondern geneigt zu der entstandenen Lücke liegen. Beim weiteren Wachstum behalten die Entodermzellen diese jetzt eingenommene Richtung und so kommt die erwähnte Ausstülpung zustande. Die Entodermzellen machen dabei eine Drehung um  $180^\circ$  und darüber. In der Stellung von  $90^\circ$  zur ursprünglichen Lage verwachsen die Entodermzellen an ihren seitlichen Flächen mit den Ektodermzellen, wodurch der unmittelbare Anschluß des Entoderms an das Ektoderm hergestellt wird (Taf. I, Fig. 3). Die Stützlamelle reicht bis zu dieser Verwachungsstelle. Das Ektoderm liegt dem Entoderm dicht an und so wird es bei dem Ausstülpfen des Entoderms mit in die Höhe gehoben. Der gehobene, Proboscis genannte Mundrand ist innen vom Entoderm und außen vom Ektoderm ausgekleidet. Die Grenze zwischen den beiden Blättern ist wohl kenntlich und bleibt es auch weiterhin (Taf. I, Fig. 5).

Die eigentliche Mundöffnung ist am Anfang des Ausstülpungsprozesses sehr eng und wird dann allmählich umfangreicher. Die histologische Differenz der inneren (entodermalen) Proboscisaukleidung bleibt auch weiterhin bestehen. Da die Ektodermzellen (an der Außenseite) der Proboscis später höher werden, gewinnen sie mehr Ähnlichkeit mit den Entodermzellen, so daß an späteren Entwicklungsstadien von *Scyphostoma* (aber bevor die Muskelfasern ausgebildet sind) die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm nicht ohne weiteres zu bestimmen ist. Im Querschnitt ist der Mund-

kegel anfangs rundlich, später wird er mehr viereckig. Mit der Proboscisbildung schreitet auch eine allmähliche Verbreiterung des ganzen Mundfeldes einher, an welche sich wieder weitere Veränderungen knüpfen.

Fig. 1.

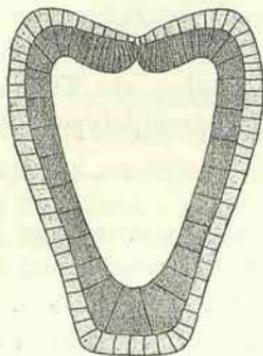


Fig. 2.

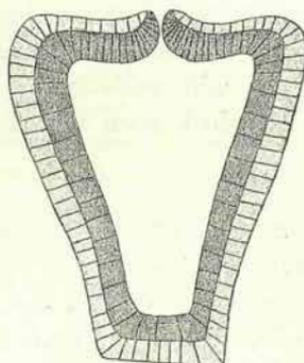


Fig. 4.

Fig. 3.

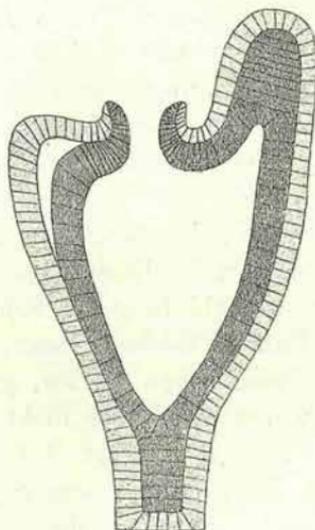
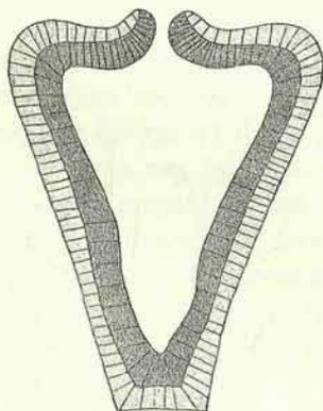


Fig. 1—4. Schematische mediane Längsschnitte des *Scyphostoma* von *Chrysaora*, die Mundbildung zeigend. Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton angedeutet. Vergrößerung 325mal. Die letzte Figur stellt ein viertentakliges *Scyphostoma* dar.

Die wichtigsten Stadien der Mundbildung sind an den schematischen Abbildungen 1—4 in Längsschnittsbildern dargestellt. Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton gekennzeichnet. Die Größe entspricht einer 350maligen Vergrößerung. Als Grundlage dienten die Längsschnittsserien entsprechender Entwicklungsstadien.

In diesem Stadium (vor und während der Mundbildung) wird die früher rundliche Larve etwas seitlich abgeplattet, so daß wir an ihr eine etwas längere Hauptebene und eine kürzere auf die erstere senkrechte Querebene unterscheiden können (Taf. I, Fig. 6). Der Unterschied in der Größe zwischen beiden Ebenen ist nicht so beträchtlich, wie das oft angegeben wurde, um eine Magentaschenbildung (erstes Paar) dadurch (bei der angeblichen Schlundeinstülpung) mechanisch erklärbarer zu machen. Diese Abplattung der Larve verliert sich bald vollständig und wir haben ein Tier vom Bauplane eines (jedoch noch tentakellosen) Hydroidpolypen vor uns.

---

Bevor ich auf die weiteren Entwicklungsvorgänge übergehe, will ich auf das Geschilderte einen Rückblick werfen und dieses mit den Angaben von GOETTE und CLAUS kurz vergleichen.

Nachdem sich die Planula festgesetzt hat, entsteht in der Mitte der freien Vorderfläche durch das Verwachsen der beiden Blätter und den Durchbruch der Zwischenlamelle der definitive Mund, und zwar an derselben Stelle, wo früher das Prostoma war. Unmittelbar an die Mundbildung schließt sich die Proboscisbildung an. Über die innere Auskleidung der Proboscis herrscht kein Zweifel, sie ist entodermal. Diese Entwicklungsweise unterscheidet sich ganz wesentlich von jener, die GOETTE für die Discomedusen angegeben hat. Von einem Schlund, der durch Einstülpung hervorgehen soll, und den Magentaschen, die dabei entstehen sollen, ist gar nichts zu sehen. Ein Übersehen in dieser Hinsicht ist ausgeschlossen. An eine vollkommene Rückbildung der Schlund- und Taschenbildung wäre nur in dem Fall zu denken, wenn die genannten Bildungen bei anderen Discomedusenformen, u. zw. graduiert ausgebildet, sicher nachgewiesen wären, was aber nicht der Fall ist, wie das die Arbeiten von HEIN klar gezeigt haben. Auch aus der Betrachtung der weiteren Entwicklung von *Scyphostoma* wird ersichtlich, daß die Unterschiede zwischen den beiden Entwicklungsmodi nicht bloß graduelle, sondern wesentlicher Natur sind. Eine so weitgehende Variation der Mundbildungsart ist höchst unwahrscheinlich. Deshalb halte ich die Mundbildung, wie sie bei *Chrysaora* vorgefunden wird, (nach HEIN auch bei *Aurelia* und *Cotylorhiza*) mit jener von GOETTE beschriebenen als nicht vereinbar. In eine nähere Auseinandersetzung der diesbezüglichen Angaben und Bilder von GOETTE und HYDE will ich mich nicht einlassen, da ich die Lösung des Widerspruchs durch das Auffinden etwaiger Irrtumsquellen nicht erwarte.

CLAUS hat in seiner ersten und zweiten Publikation über die Entwicklung von *Chrysaora* (1877, 1883) die Mundbildung nicht sehr genau beschrieben, da sie damals noch nicht strittig war. In der ersten Arbeit erwähnt er eine Einstülpung des oralen Feldes, an deren Grund der Mund zum Durchbruch kommt; dann erhebt sich nachträglich das eingesenkte Peristom (bzw. „Falte“). Es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß die „Faltenerhebung“ mit dem früher beschriebenen Emporwachsen des entodermalen Ringwulstes identisch ist. In späteren Arbeiten hat CLAUS andere Formen mehr berücksichtigt. Über die Mundbildung des *Scyphostoma* liegen neuere Angaben von HEIN vor (*Aurelia*, *Cotylorhiza*). Nach HEIN (11) herrschen bei *Aurelia* noch einfachere Verhältnisse, weil hier der Urmund direkt in den definitiven übergeht. Bei der Mundbildung von *Cotylorhiza* spricht HEIN (12) auch von Verlötungen des Ento- und Ektoderms, gibt uns aber nur das Bild des Tieres mit bereits fertigem Munde.

---

Die Längs- und Querschnitte von *Chrysaora* im Stadium, wo der Mund und die Proboscis ausgebildet sind, zeigen uns, daß das Ekto- und Entoderm überall eng aneinander schließen und gar keine Falten- oder Taschenbildungen oder etwa Rudimente solcher zeigen. (Taf. I, Fig. 5 und 6.) Erst nachher treten Bildungen auf, in welchen die spezifische Organisation von *Scyphostoma* zum Ausdruck kommt. Was die allgemeine Körperform anbetrifft, so wird das *Scyphostoma* immer mehr kelchförmig. (Taf. I, Fig. 7.) Der Rand des verbreiterten Peristoms erhebt sich etwas, so daß das eigentliche Peristom zwischen der Proboscis und dem Rande eingesenkt erscheint. An vier Stellen des Peristomrandes (nicht immer an allen vier Stellen auf einmal) in gleicher Entfernung voneinander entstehen durch Vorwachsen des darunter liegenden Entoderms die vier ersten Tentakel. Man hat früher (CLAUS) der Reihenfolge des Auftretens der Tentakel eine gewisse Bedeutung mit Bezug auf die Tentakelentwicklung bei Anthozoen zugeschrieben; da aber jene sehr variiert, haben wir keinen Grund, aus dieser Reihenfolge diese Beziehung zu suchen. Der häufigste Fall ist, daß alle vier Tentakel zugleich oder je zwei Tentakel knapp nacheinander entstehen, so daß vier Primärtentakel vorhanden sind. Das viertentakelige Stadium dauert einige Zeit lang und ist eine wichtige Etappe in der Entwicklung von *Scyphostoma*. Wenn wir die Stellung der Tentakel nach den früher erwähnten Ebenen des *Scyphostoma* be-

zeichnen, so liegen zwei davon in der Hauptebene und zwei in der Querebene (nach GOETTE). Es ist noch besser, die Ebenen, in welchen die ersten vier Tentakel entstehen, als Radialebenen zu bezeichnen, weil man gewöhnlich die Haupt- und Querebene in diesem Stadium nicht unterscheiden kann und für uns die Unterscheidung überhaupt von keiner Bedeutung ist. Die Achsen der Tentakel sind solide Entodermauswüchse, die Zellen stellen sich einreihig ein. In der ektodermalen Auskleidung der Tentakel befinden sich viele Nesselzellen. Die Deckepithelzellen scheiden starke Längsmuskelfasern aus.

Zu gleicher Zeit geht im Entoderm des Kelches ein höchst wichtiger Vorgang vor sich. In der oberen Partie des Kelches vom Mundrohr angefangen, bilden sich vier interrädial liegende Entodermfalten, die Anlagen der für das *Scyphostoma* höchst charakteristischen Taeniolen. (Taf. I, Fig. 7 und 8.) Es soll gleich hier betont sein, daß die Taeniolen als durchaus selbständige Falten auftreten und daß sie daher keine Schlund- und Taschen-derivate (oder deren Rudimente) sind. Die Taeniolen sind, wie ihre Entstehung zeigt, rein entodermale Gebilde. Von den bei Hydrozoen gelegentlich vorkommenden Entodermwülsten unterscheiden sich die Taeniolen des *Scyphostoma* schon jetzt dadurch, daß sie echte Falten sind und nicht einfache Verdickungen des Entoderms. Das wesentliche ist, daß die Zwischenlamelle in die Faltenhöhlung hineinragt und sie ausfüllt. Viel mehr Ähnlichkeit hat diese Taeniolen mit dem Septum des Anthozoenpolypen, obwohl beide nicht als homophyl anzusehen sind, was aus der weiteren Entwicklung klar hervorgeht. Deshalb vermeide ich hier den Ausdruck Septum für die Taeniolen des *Scyphostoma*.

Zunächst sind die Taeniolen in longitudinaler, wie in radialer Richtung von geringer Ausdehnung und unterscheiden sich histologisch nicht vom übrigen Entoderm. Die als einfache Falten angelegten Taeniolen verdicken sich an ihrem inneren (in den Magen ragenden) Rande und so entstehen die Taeniolenwülste; das Epithel bleibt einschichtig, wie es zuvor war. Zu gleicher Zeit geht vom Mundrande her eine histologische Veränderung der Taeniolenwülste vor sich. Die Zellen werden durch rasche Vermehrung schmalprismatisch und plasmareich, ähnlich wie es die Zellen der inneren Proboscisaukleidung bereits sind. Außerdem treten Nessel- und Drüsenzellen auf. Dadurch werden die Taeniolenwülste (an den peripheren [im Gegensatze zu zentral] Teilen der Taeniolen tritt diese histologische Veränderung nicht auf) histologisch einigermaßen dem

Ektodermepithel ähnlich; wenn man die Entstehungsweise derselben nicht kennt, könnte man leicht durch die histologische Ähnlichkeit verleitet werden, die Taeniolenwülste als ektodermal anzusehen (Taf. I, Fig. 10). Eine ganz ähnliche histologische Metamorphose des Entoderms haben wir schon bei der Proboscisbildung angeführt. Die Taeniolen wachsen allmählich immer tiefer gegen den Stiel hin. Durch das Auftreten der vier Taeniolen wird die Proboscis etwas verzogen und erscheint im Querschnitt viereckig.

Durch die Taeniolenbildung sind in der Magenwand vier radiale Magenrinnen entstanden, welche genetisch mit den Magentaschen von GOETTE nichts zu schaffen haben. In der oberen Partie des Magens sind die Rinnen, entsprechend der stärkeren Taeniolenausbildung, mächtiger und schwinden allmählich nach unten hin mit dem Verstreichen der Taeniolen. Gegen die Peristomfläche zu endigen die Magenrinnen breit, von der Peristomdecke selbst überwölbt. Aus der Art und Weise, wie diese Magenrinnen entstehen und wie sie sich weiter verhalten, geht klar hervor, daß es unstatthaft ist, sie als Magentaschen zu bezeichnen, da man dadurch Gefahr laufen würde, diese im Sinne GOETTES aufzufassen.

---

Die Entstehung der Taeniolen gibt uns wieder einen Beweis dafür, daß die von GOETTE beschriebene Entwicklungsweise der Discomedusen wesentlich anders lautet, als die hier von *Chrysaora* beschriebene und nach HEIN auch jene von *Aurelia* und *Cotylorhiza*. Nach GOETTE sind die aktiven Ausbuchtungen (Magentaschen), zwei vom Ektoderm und zwei vom Entoderm (diese mehr passiv durch die Schlundbildung entstanden), die Hauptsache; die Septen sind bloß sekundäre Nebenprodukte, durch Aufspaltung des Schlundes entstanden. Nach meinen Befunden dagegen und jenen von HEIN sind die Taeniolen ganz selbständige Bildungen, durch aktive Fältelung der Darmwand entstanden; die Magenrinnen entstehen nur als Nebenprodukte ersterer. Man wird vielleicht denken: es ist doch in beiden Fällen derselbe Vorgang, nur ist er verschieden gedeutet. Ich verweise auf die Textbilder 5—7, wo die Septenbildung nach GOETTE in Querschnitten schematisch dargestellt ist; das Entoderm ist durch einen tieferen Ton angedeutet. Man vergleiche dann das Textbild 7 mit Textbild 8, welches letzteres schematisch den Querschnitt durch das *Scyphostoma* von *Chrysaora* nach meiner Darstellung zeigt. Man erkennt dann, daß das Endresultat in beiden Fällen ein ganz verschiedenes ist. Die weiteren Konsequenzen der

GOETTESchen Darstellung, die ja GOETTE selbst gezogen hat, machen dieselbe, abgesehen davon, daß sie sich von jener, die HEIN und ich für *Aurelia*, *Cotylorhiza* und *Chrysaora* gegeben haben, wesentlich und nicht graduell unterscheidet, sehr unwahrscheinlich. Es müßten nämlich die Gonaden der Scyphomeduse teils entodermalen, teils ektodermalen Ursprungs sein; weiterhin hätte nur die erste Ephyra

Fig. 5.

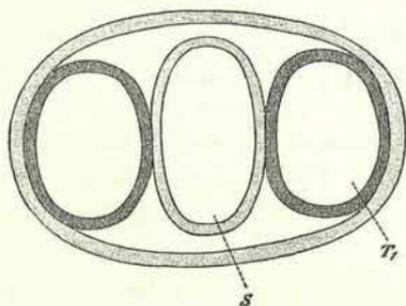


Fig. 6.

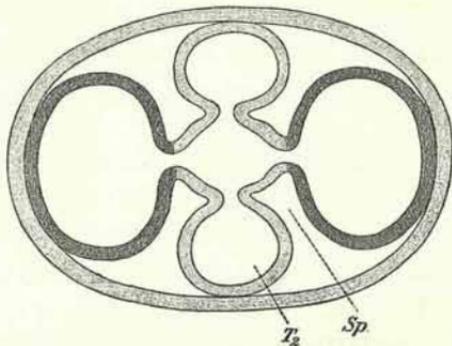


Fig. 7.

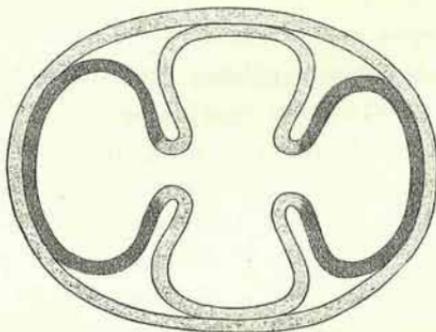


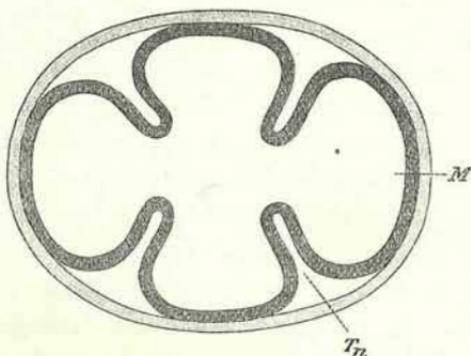
Fig. 5—7. Schematische Querschnitte durch die orale Region des *Scyphostoma*. Drei Stadien der Taschen- und Septenbildung nach der GOETTESchen Darstellung. Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton angedeutet. *S* Schlund, *T*<sub>1</sub> primäre (entod.) Magentasche, *T*<sub>2</sub> durch Schlundausstülpung entstandene Magentasche, *Sp* Septum, durch Aufspaltung des Schlundes entstanden. Alles nach GOETTE (7).

einer Strobila einen ektodermalen Schlund<sup>1)</sup>, die übrigen einen entodermalen etc. Wenn über die Entwicklungsgeschichte von *Pelagia* auch keine neuere Untersuchung als jene von GOETTE (7) vorliegt, so werden wir doch in Anbetracht der neueren Untersuchungen

<sup>1)</sup> Eine neuerdings von HERIC unternommene Untersuchung hat gezeigt, daß die Ephyren von *Chrysaora* ihre innere Proboscisaukleidung vom Entoderm aus regenerieren.

an *Aurelia*, *Cotylorhiza* und *Chrysaora* einerseits und jener oben angedeuteten Konsequenzen der GOETTESchen Darstellung andererseits die letztere auch für *Pelagia*, wenn sie auch eine gekürzte Entwicklung aufweist, nicht gelten lassen. Um so weniger, als GOETTE selbst gelegentlich eines Vergleiches der Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* (bevor er noch die Entwicklung selbst beschrieben hat) mit jener anderer Discomedusen folgendes sagt (GOETTE [8] Seite 660)<sup>1)</sup>: „Daß dies“ (nämlich: daß durch die Abkürzung der Entwicklung bei *Pelagia* die wesentlich gleichen Teile genetisch ungleichwertig werden) „aber schon unter so nahen Verwandten, wie den verschiedenen Discomedusen stattfindet, ist von vornherein um so weniger wahrscheinlich, als eine Abkürzung der Entwicklung unter den Hydromedusen, nämlich bei den Tracho-

Fig. 8.



Schematischer Querschnitt durch die orale Region des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton angedeutet. Tn Taeniolen, durch Faltung der Darmwand entstanden, M Magenrinne.

medusen, die genetische Homologie aller einzelnen Teile unberührt läßt.“ Wenn dem so ist, dann ist es zum mindesten ebenso unwahrscheinlich, daß die ungleichwertige Anlage wesentlicher Teile unter Formen eintreten soll (z. B. *Cotylorhiza* und *Chrysaora*), welche nicht einmal eine Abkürzung der Entwicklung in diesem Sinne aufweisen, oder daß sie sogar bei ein und derselben Spezies, z. B. bei *Aurelia* vorkommen sollte, eine Möglichkeit, die GOETTE jedoch in seiner Erwiderung an HEIN teilweise zugibt. Das Facit des Vergleiches der hier dargestellten Entwicklungsweise von *Chrysaora* (nach HEIN auch jener von *Aurelia* und *Cotylorhiza*) mit der Dar-

<sup>1)</sup> Zum besseren Verständnis des Zitates habe ich in den Klammern, wo es nötig ist, eine Erläuterung eingeschoben.

stellung GOETTES wäre, daß diese wohl geeignet ist, den Angaben von GOETTE Abbruch zu tun, um mich der Worte GOETTES zu bedienen.

Das *Scyphostoma* von *Chrysaora* ähnelt von diesem Entwicklungsstadium an vor dem Auftreten der Peristomtrichter und der Taeniolenmuskel dem *Scyphostoma* GOETTES nur äußerlich. Sie unterscheiden sich beide tatsächlich nicht nur dadurch, daß sie auf ganz verschiedenen Wegen entstanden sind; es besteht vielmehr jetzt und weiterhin immer ein durchgreifender Unterschied darin, daß die gesamte innere Auskleidung des *Scyphostoma* von *Chrysaora* bis zu dem Proboscisrande entodermal ist; das *Scyphostoma* nach GOETTE hat aber einen bedeutenden Teil der inneren Auskleidung (besonders die orale Region) ektodermalen Ursprungs.

Nachdem die Taeniolen in der Entwicklung vorgeschritten sind (gewöhnlich auch bevor die weiteren vier Tentakel gebildet werden), treten vier interradiale Peristomtrichter und ebenso viele Taeniolenmuskeln am *Scyphostoma* als sehr charakteristische Gebilde auf. Die richtige Darstellung der Entstehung dieser Gebilde verdanken wir GOETTE. Die von ihm eingeführten Ausdrücke Septaltrichter und Septalmuskel vermeide ich aus dem schon früher angeführten Grunde. Auch FRIEDEMANN (5) hat statt Septaltrichter Peristomtrichter geschrieben, aber aus ganz anderen Gründen als ich, weil er die von GOETTE beschriebenen Septaltrichter mit seinen Peristomtrichtern nicht für homolog hält.

Schon früher habe ich bemerkt, daß das Peristom zwischen dem Rande und der Proboscis rinnenförmig eingesenkt ist. Oberhalb der vier Taeniolen vertieft sich das Peristomektoderm merklich, so daß das eingestülpte Ektoderm unter lebhafter Zellvermehrung in das Taeniolenlumen hineinragt (Taf. I, Fig. 12). Das Lumen des eingestülpten Ektoderm ist trichterförmig und reicht verschieden tief (sogar bei ein und demselben Tier); es ist der Peristomtrichter (Taf. I, Fig. 9). Das will ich betonen, weil FRIEDEMANN (5) unlängst das Vorhandensein eines Lumens bei der Peristomeinstülpung GOETTE gegenüber bestritten hat. Nach FRIEDEMANN gibt es zunächst nur eine solide Wucherung des Peristomektoderms in das Taeniolenlumen, erst sekundär und ganz unabhängig von dieser Wucherung entsteht neben der Wucherungsstelle eine Einsenkung des Ektoderms, das ist nach ihm der Peristomtrichter. Bei *Chrysaora* ist es, nach alledem, was ich beob-

achtet habe, nicht so, sondern so, wie es schon GOETTE beschrieben hat. Es ist jedoch zu bemerken, daß der Peristomtrichter bei *Chrysaora* nicht sehr tief reicht (Taf. I, Fig. 11 und 9). Das eingestülpte Ektoderm wächst immer tiefer in die Taeniole herab, bis es ganz an das Stielende gelangt. Der anfangs breite Peristomtrichter wird allmählich enger (d. h. das Lumen schwindet) und die Zellen setzen sich in einen soliden Strang fort. Die Zellen der Peristomtrichter bewahren ihren epithelialen Charakter vollständig, je tiefer sie aber zu liegen kommen, desto platter und länglicher werden sie; zuletzt sind die Zellgrenzen nicht mehr zu unterscheiden.

Inzwischen haben die Ektodermepithelzellen der Tentakel, des Peristoms und der Proboscis basal Muskelfasern ausgebildet. Dasselbe tun auch die Peristomtrichterzellen während ihrer Einsenkung. Die Muskelfasern ziehen in der Richtung von den Tentakeln zum Peristom hin und setzen sich auch in den soliden Strang fort, natürlich in der Längsrichtung, wo sie besonders reichlich zur Ausbildung kommen, daher der Name Taeniolenmuskel. Weil die Muskelfasern an der Basis der Zelle ausgeschieden werden, so findet man sie im Querschnitt rings herum an der ganzen Oberfläche des Stranges. Oft sind die Muskelfasern in den der Körperwand zugewandten Zellen reichlicher ausgebildet (Taf. I, Fig. 11). Soweit die Taeniole reicht, verläuft der Muskelstrang im Taeniolenwulste, weiter basalwärts zieht er zwischen Ekto- und Entodermepithel zum Fuß (Stiel) hin. Durch die Kontraktion des Taeniolenmuskels werden der Kelch des *Scyphostoma* stark verkürzt und die Mundränder weit auseinandergezogen. Was für eine physiologische Bedeutung die durch Kontraktion der Taeniolenmuskeln verursachte Verkürzung für das *Scyphostoma* hat (ob sie z. B. zum Entleeren der unverdaubaren Nahrungsreste dient?), ist nicht mit Sicherheit zu ersehen. In morphologischer Hinsicht sind die Taeniolenmuskeln sehr interessant, weil sie als ektodermale Muskeln tief in die entodermalen Taeniolen, welche wieder in den Gastralraum ragen, eingesenkt sind.

Ungefähr zur gleichen Zeit mit dem Auftreten der Taeniolenmuskeln werden abermals vier Tentakeln gebildet. Es sind dies die interradianalen Tentakel zweiter Ordnung. Mit diesem Stadium erreicht das *Scyphostoma* die Höhe seiner Entwicklung (es treten von nun an nur noch weitere Tentakel auf). Bis zu diesem Stadium habe ich die Entwicklung von *Chrysaora* verfolgt. Im folgenden will ich einiges über den Bau des achttentakligen *Scyphostoma* angeben.

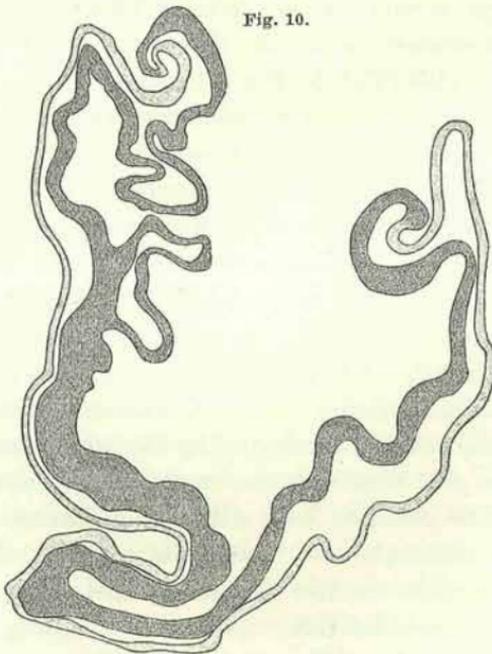
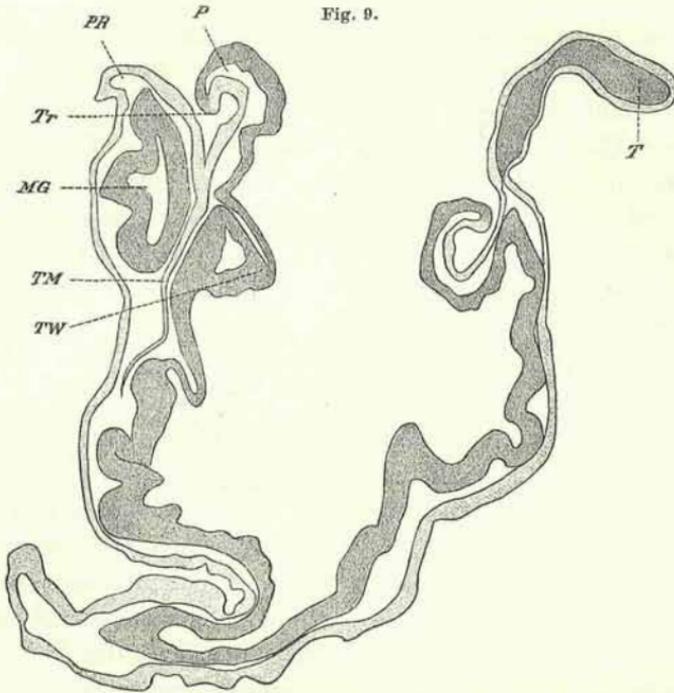
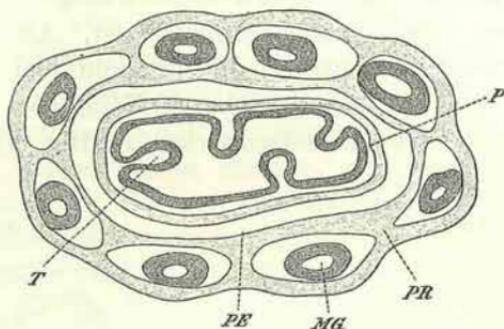


Fig. 9—10. Längsschnitte durch das achtentacklige *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Das Entoderm ist durch dunkleren Ton angedeutet. In der Fig. 9 ist der Peristommuskel getroffen (links). P Proboscis, T Tentakel, Tr Peristomtrichter, TM Taeniolenmuskel, MG Magen-divertikel, TW Taeniolenwulst, PR Peristomrand.

Die Körperform des ausgebildeten *Scyphostoma* ist eine typisch becherförmige. Gegen unten hin setzt sich an den Becher ziemlich unmittelbar der Stiel an (Textfig. 9 und 10). Am Becherrande

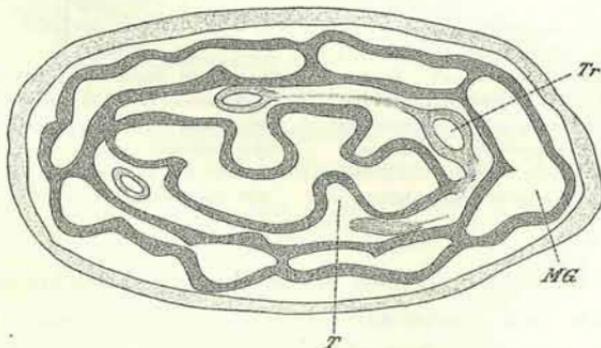
Fig. 11.



Querschnitt durch die orale Region des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Das Entoderm ist durch einen dunkleren Ton angedeutet. An der Peripherie sieht man acht Querschnitte kegelförmiger Entodermzipfel. Zwischen dem Peristomrand und der Proboscis befindet sich ein Hohlraum, d. h. das eingesenkte Peristom. *P* Proboscis, *T* Taeniole, *PE* Peristomeinsenkung, *MG* Magendivertikel. *PR* Peristomrand.

sitzen die Tentakel. Der Peristomrand ist etwas erhoben. Diese Erhebung macht auch das Entoderm mit; daher sieht man am Quer-

Fig. 12.

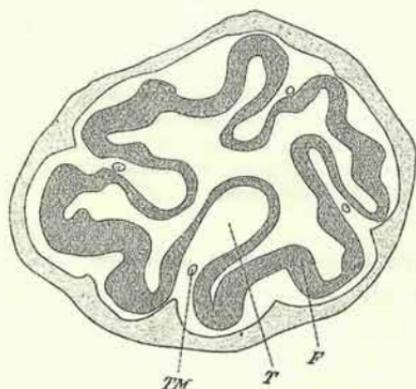


Querschnitt durch die suborale Region des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) An der Peripherie statt der entodermalen Zipfel ein beinahe einheitlicher scheinbarer Ringkanal; nach unten folgt unmittelbar der Zentralmagen. Zwischen dem peripheren und zentralen Teil des Magens liegen die vier Peristomtrichter. *T* Taeniole, *MG* Magendivertikel, *Tr* Peristomtrichter.

schnitte dieser Region (Textfig. 12) einen peripheren, entodermalen Ringkanal, der nach unten mit dem Zentralmagen frei kommuniziert und sich nach oben in acht Röhren teilt (Textfig. 11), welche

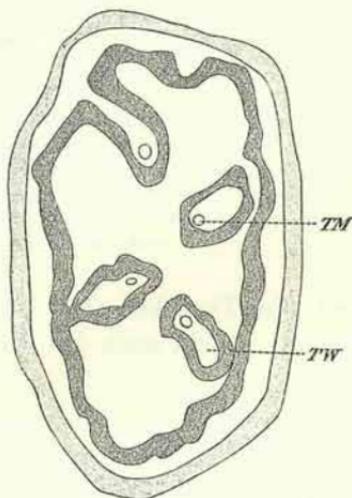
zu oberst solid werden und die entodermalen Tentakelachsen ausmachen. Wenn man die im Text befindlichen halbschematischen Abbildungen miteinander vergleicht, so wird man leicht alle diese Verhältnisse erkennen. Die Epithelien liegen nicht mehr dicht aneinander; es befindet sich dazwischen reichlich ausgeschiedene Gallerte, welche in diesem Stadium noch zellenfrei ist. An den interradianal geführten Längsschnitten (durch die Taeniole und den Taeniolenmuskel) sieht man in dem peripheren Teile der oralen Region scheinbar abgekammerte Entodermsäcke (Textfig. 9), welche aber

Fig. 13.



Querschnitt durch die untere Hälfte des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Es sind vier Querschnitte der Taeniole mit dem Muskelstrang im Inneren zu sehen. Dazwischen findet man die vier sekundären, schwach ausgebildeten Magenfaszias. *T* Taeniole, *TM* Taeniolenmuskel, *F* sekundäre Magenfaszias.

Fig. 14.



Querschnitt durch die mittlere Region des *Scyphostoma* von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 2 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Zwei Taeniolenwülste sind in diesem Schnitt von der Darmwand ganz getrennt. *TW* Taeniolenwulst, *TM* Taeniolenmuskel.

in Wirklichkeit an den beiden Seiten mit der Darmhöhle kommunizieren, gegen den Peristomrand hin in Zipfel ausgezogen sind (Textfig. 10), wie das schon oben erwähnt wurde. Außerdem kann sich der Taeniolenwulst tiefer unten von der Darmwand sozusagen abschnüren, d. h. derjenige Teil der Taeniole, der zwischen dem Wulst und der Darmwand liegt (der periphere) obliteriert stellenweise, wodurch zwischen den benachbarten Magenrinnen eine direkte Kommunikation (Ostie) hergestellt wird (Textfig. 14); am Längsschnitt macht dies den Eindruck einer Entodermkammer. Die Taeniole sind sehr mächtig geworden, ragen weit in den Gastralraum

hinein (Textfig. 13) und sind im Längsschnitt vielfach gefaltet (Textfig. 9). Es kann auch die Magenrinnenwand sanfte Falten anlegen (Textfig. 13). Die Proboscis hat sich nach außen umgeschlagen, wobei der umgeschlagene Teil vom Entoderm bekleidet ist (Textfig. 10). Über die Histologie des *Scyphostoma* in diesem Stadium ist dem früheren gegenüber nichts besonderes zu bemerken. Ich möchte nur einiges über die Topographie der Muskeln angeben.

Für das *Scyphostoma* und die *Scyphomedusen* überhaupt ist es überaus charakteristisch, daß die Muskelfasern ausschließlich von Ektodermzellen ausgeschieden werden, was bereits HATSCHKE in seinem Lehrbuche der Zoologie (1888) betont hat. Die Muskeln sind in der oralen Region konzentriert, und die Taeniolenmuskel, welche ohnehin nur Derivate des Peristoms sind, durchziehen den ganzen *Scyphostoma*-Körper bis zum Stielende. Da die beweglichsten Organe die Tentakel und die Proboscis sind, so ist auch die Muskulatur hier am besten entwickelt. Die ziemlich dicken Fasern der Tentakelmuskulatur verlaufen in der Längsrichtung der Tentakel und sind nicht quer gestreift (wenigstens ist von einer Querstreifung auch an bestdifferenzierten mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten nichts zu sehen). FRIEDEMANN hat für das *Scyphostoma* von *Aurelia* angegeben, daß die Muskelfasern desselben quergestreift sind und außerdem, daß auch die Achsenzellen der Tentakeln (ebenfalls quergestreifte) Muskelfasern ausscheiden, welche aber rings um die Tentakelachse verlaufen. Ich habe bei dem *Chrysaora-Scyphostoma* nach diesen entodermalen Ringmuskelfasern eifrig gesucht, konnte aber keine geringste Andeutung davon konstatieren. Man findet an den Längsschnitten der Tentakeln bloß querverlaufende Plasmafäden, welche von Zellscheidewänden herrühren; diese könnten aber nur bei oberflächlichen Betrachtungen mit Muskelfasern verwechselt werden. Nachdem die *Scyphostomen* von *Chrysaora* und *Aurelia* in ihrem Bau in so hohem Grade übereinstimmen, ist es sehr unwahrscheinlich, daß sie sich in einem so wesentlichen Punkte voneinander abweichend verhalten werden.

Von den Tentakeln ziehen die Muskelfasern einerseits ein Stück lang dem Kelch entlang (Taf. II, Fig. 1), andererseits nach innen zum Peristom. An vier Stellen, wo sich die Peristomtrichter befinden, setzen sich die vom Tentakel kommenden Muskelfasern direkt in den Taeniolenmuskel fort (Taf. II, Fig. 2). Von der Basis der Proboscis an verlaufen Muskelfasern rings um dieselbe, einen Sphinkter bildend (Taf. II, Fig. 1). Es ist wichtig, um an der Proboscis die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm leicht konstatieren zu können,

hervorzuheben, daß die Muskelfasern an der Proboscis nur bis zu der Stelle ausgebildet sind, soweit das Ektoderm reicht. Andere Kriterien zur Erkennung der Grenze habe ich bereits früher angeführt. Überall befinden sich die Muskelfasern als basale Bildungen der ektodermalen Epithelzellen in deren Plasma eingebettet; nur in den Taeniolenmuskeln haben wir selbständiger gewordene Muskelfasern, welche aber in der Ontogenie doch als basale Bildungen der Epithelzellen entstehen. FRIEDEMANN hat noch eine Art von akzessorischen Muskelfibrillen in den Nesselzellen beschrieben. Um das Knidarium herum sollen nämlich feine muskulöse Ringsfibrillen in mehreren Reihen angeordnet sein, deren Kontraktion bei der Explosion der Nesselzellen wesentlich beizutragen hätte. Abgesehen davon, daß wir in der Nesselzellforschung so weit gekommen sind, im Knidarium selbst die zur Explosion notwendige Energie gefunden zu haben (vergleiche die Arbeiten von IWANZOFF und SCHNEIDER), so daß weder Muskel- noch Gewebedruck dazu notwendig ist, also von vornherein die Angabe FRIEDEMANN'S unwahrscheinlich erscheinen muß, habe ich mich durch Untersuchung überzeugt, daß es an den Kniden in der Tat keine Muskelfibrillen gibt. Die großen Nesselzellen von *Chrysaora* und *Aurelia* (wie ich an den Zeichnungen von FRIEDEMANN gesehen habe, sind sie ganz gleich gebaut) haben die Eigentümlichkeit (wie auch die Nesselzellen mancher anderer Knidarien), daß der Faden spiralig eingerollt ist, der Intima der Kapsel dicht anliegt und sich mit Anilinfarbstoffen färbt; dadurch werden die Muskelfibrillen vortäuscht. Dies geschieht um so leichter, als man (wegen der Dünnhheit und Durchsichtigkeit der Kapsel) nicht ohne weiteres entscheiden kann, ob die dunklen Konturen an der Kapsel oder in derselben gelegen sind. Wenn man sich aber doch durch genauere Betrachtung überzeugen kann, daß die scheinbaren Fibrillen in der Kapsel liegen und nur den eingerollten Faden vorstellen, kann man dies mit voller Sicherheit tun, wenn man eine explodierte, aber noch von der ihr zugehörigen Zelle umgebene Knide betrachtet, da ist von Ringsfibrillen keine Spur. FRIEDEMANN hat selbst eine solche Knidozote abgebildet — ohne Muskelfibrillen. Es sind des öfteren in der Nesselzellliteratur Angaben über Vorkommen von Muskelfasern an Nesselzellen gemacht worden, und alle diese haben sich stets als irrtümlich erwiesen.

Ich will meine Beobachtungen über die Knospung des *Scyphostoma* von *Chrysaora* nicht unerwähnt lassen, weil nicht nur über Knospung von *Chrysaora*, sondern von den Discomedusenlarven überhaupt

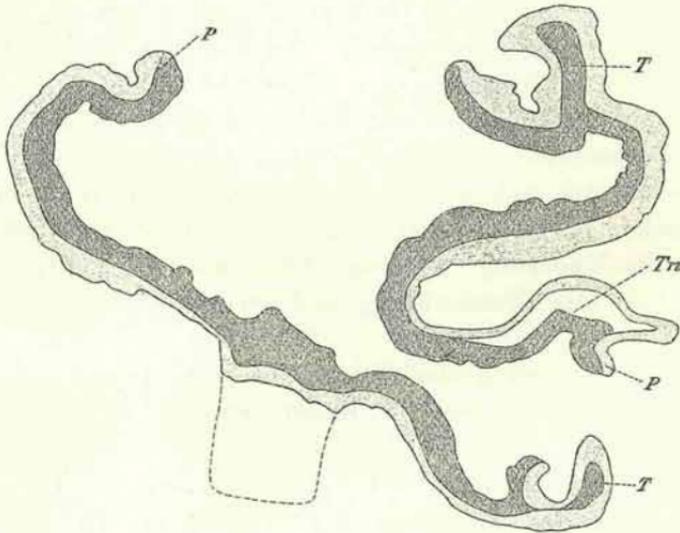
nur sehr dürftige Angaben bestehen. Von der ältesten diesbezüglichen Literatur (SARS, DALYELL, AGASSIZ) können wir wohl absehen, weil die Knospung darin rein äußerlich beschrieben worden ist. Für uns ist aber gerade die Kenntnis der inneren Vorgänge interessant, speziell die Mundbildungsart, um diese mit der Mundbildungsweise der auf geschlechtlichem Wege entstandenen Individuen vergleichen zu können. Gleich jetzt will ich erwähnen, daß es bis jetzt keine einzige Angabe gibt, wonach an dem durch Knospung entstandenen Tochterindividuum der Mund (und somit die weitere Entwicklung) nach der GOETTESchen Art geschehen soll, obwohl GOETTE selbst die Knospung bei dem *Scyphostoma* von *Cotylorhiza* beschrieben hat. Nach GOETTE verläuft die Knospung bei *Cotylorhiza* ganz eigentümlich. An dem vom Muttertier abgewendeten Pole des Tochtertieres soll der Stiel entstehen. Die Knospe löst sich vom Muttertier ab und schwimmt mittels Wimpern davon. Bei der Besprechung der Mundbildung an der Knospe erwähnt GOETTE von der Schlundbildung nichts. Wenn GOETTE etwas davon gesehen hätte, so hätte er es gewiß erwähnt. Auch CLAUS bespricht die Knospung bei *Cotylorhiza*, aber ganz allgemein, so daß wir über die Mundbildung und weitere Entwicklung nichts erfahren.

Bei der Knospung des *Scyphostoma* von *Chrysaora* herrschen ganz typische Verhältnisse. Die Knospe entsteht an der Grenzzone zwischen dem Kelch und Stiel, u. zw. aus beiden Blättern, als ein ovoider Auswuchs, in deren Mitte schon frühzeitig die Gastralhöhle auftritt. (Taf. I, Fig. 13.) Eine Bewimperung des Ektoderms habe ich nicht beobachtet. Die Knospe löst sich nicht in diesem Stadium los, sondern sie entwickelt sich weiter am Muttertiere verbleibend. (Textfig. 15.) Die Gastralhöhle der Knospe kommuniziert mit der des Muttertieres. Das Entwicklungsstadium, an welchem der Mund eben gebildet wird, habe ich nicht zur Beobachtung bekommen; das stört aber nicht besonders, da man aus einem etwas vorgeschrittenen Stadium auch durch den Vergleich mit dem entsprechenden Stadium der geschlechtlich entstandenen Individuen, ohne den geringsten Zweifel aufkommen zu lassen, schließen kann, daß die Mundbildung und die weitere Entwicklung ebenso vor sich geht, wie es bei dem Muttertier der Fall ist. Das ist übrigens auch zu erwarten. Auf Taf. I, Fig. 14 ist die Mundpartie eines Längsschnittes durch die Knospe abgebildet. Hier finden wir auch die innere Proboscisaukleidung (den Wulst) vom übrigen Entoderm histologisch abweichend ausgebildet, gerade bis zu dem Proboscisrande,

an welchem das Ektoderm beginnt. Auch die Muskelfasern des Proboscissphinkters sind nur bis zu dieser Grenze ausgebildet (und zwar nur von Ektodermzellen ausgeschieden). Wir finden also ganz dieselben Verhältnisse an der Knospe wieder, wie bei dem Muttertier.

Das älteste Knospenstadium, das zur Beobachtung kam, war, ein viertentakliges, mit Taeniolen und Taeniolenmuskeln, von typischer Becherform, mit weit geöffneter Mundöffnung. Die Knospe gibt ganz dasselbe Bild wie das Muttertier (Textfig. 15); sie ist nur viel kleiner. Diese viertentaklige Knospe enthält kein Zeichen

Fig. 15.



Längsschnitt durch ein knospendes Scyphostoma von *Chrysaora*. Leitz, Ok. 2, Obj. 3 mit Zeichenapp. (Halbschematisch.) Der Stiel des Scyphostoma, der an den weiteren Schnitten vorhanden ist, ist durch Punkte angedeutet. P Proboscis, T Tentakel, Ta Taeniolo.

einer etwaigen baldigen Abschnürung. Ob und wann die Abschnürung erfolgt, kann ich nicht angeben. Die Stolonenbildung wurde nicht beobachtet.

### Schlußbetrachtungen.

Der Zweck dieser Untersuchung soll sich nicht in der einfachen Feststellung der Entwicklungsweise des *Scyphostoma* von *Chrysaora* erschöpfen, sondern ich will auf Grund des Vorgefundenen, und im Anschluß an die Ergebnisse der Untersuchungen über die Discomedusenentwicklung anderer Autoren, weiter gehen und einiges über die Stellung der Discomedusen und der ihnen verwandten Formen inner-

halb des Tierkreises der Knidarien sagen. Das ist um so mehr angezeigt, als GOETTE, sich auf die von ihm behauptete Schlundbildung in der Ontogenie der Discomedusen stützend, in der Systematik der Knidarien Veränderungen durchgeführt hat, in der Richtung, daß er die Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren in eine Klasse, die *Scyphozoa* vereinigt hat, dabei natürlich auf eine nähere phylogenetische Verwandtschaft aller dieser Gruppen schließend. Als die allen *Scyphozoen* gemeinschaftliche Larvenform wird die *Scyphula* hingestellt. Die Ctenophoren kann ich gleich von diesen Betrachtungen ausschließen, da sie allgemein und mit vollem Rechte als selbständige Gruppe vom Kreise der Knidarien getrennt werden. Die Zusammenfassung der Scyphomedusen mit den Anthozoen zu *Scyphozoen* hat sich trotz Einwendung von CLAUS ziemlich allgemein erhalten. In der neuesten Zeit hat sich HEIN gegen die Aufstellung des Begriffes *Scyphozoa* im Sinne GOETTES ausgesprochen, hat zwar seine eigene Anschauung nicht formuliert, wohl aber darauf hingewiesen, daß die Discomedusen in ihrer Ontogenie ein den Hydrozoen ähnliches Stadium durchlaufen. HYDE, die Schülerin GOETTES, hebt als die wichtigste ihrer Beobachtungen hervor, „daß der ektodermale Schlund sich nicht wieder ausstülpt“, würde die Schlundpforte zur Mundbildung führen, so wären die Scyphomedusenlarven den Hydropolyphen gleich.

Da bei *Chrysaora* und nach HEIN bei *Aurelia* und *Cotylorhiza* in der Ontogenie das *Scyphula*-Stadium, worauf GOETTE seine Beurteilung der Scyphomedusennatur gegründet hat, nicht vorkommt, so fällt konsequenterweise auch die von GOETTE gemachte Schlußfolgerung weg. Nur bis zum Planulastadium verläuft die Ontogenie der Scyphomedusen jener der Anthozoen ähnlich, andererseits auch jener der Hydrozoen; dann treten Entwicklungsvorgänge auf, welche durchaus nur den Scyphomedusen eigentümlich sind, so daß uns die Ontogenie keine positiven Kriterien in die Hand gibt, wonach wir auf eine engere Verwandtschaft der Scyphomedusen zu den Anthozoen oder den Hydrozoen schließen dürften.

Wir sehen, daß manche Forscher (z. B. R. HERTWIG, W. KÜENTHAL) bloß auf Grund der Bauplanverschiedenheiten der ausgewachsenen Tiere, ohne Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte, die Scyphomedusen als selbständige Klassen neben Hydrozoen und Anthozoen hingestellt haben. Wenn man aber auch die Entwicklungsgeschichte in Betracht zieht und sieht, daß sich die Scyphomedusen auch darin selbständig verhalten, so wird man um so mehr die Selbständigkeit der Scyphomedusen zugeben, was man

im System am besten dadurch zum Ausdruck bringen kann, daß man eben die Scyphomedusen als eine Klasse für sich im Kreise der Knidarien aufstellt. Auf die Unterschiede zwischen Scyphomedusen, Anthozoen und Hydrozoen im Bau der ausgewachsenen Tiere brauche ich hier nicht einzugehen, da sie allgemein bekannt sind.

Unter den Hydrozoen gibt es zwei Formtypen: Polypen und Medusen, beide sind aufeinander zurückführbar und sind von ungefähr gleich häufig. Unter den Scyphomedusen finden wir auch Polypen und Medusen, es tritt jedoch die Polypenform stark zurück. Unter den Anthozoen herrscht ausschließlich die Polypenform. Es wäre nach dem Dargelegten unangebracht, die Scyphomedusen als Medusenformen anthozoenähnlicher Polypen anzusehen (also ein Verhältnis, wie etwa zwischen Medusen und Polypen innerhalb der Hydrozoa). Die Scyphomedusen haben vielmehr ihre eigene Polypenform. Was die stammesgeschichtlichen Beziehungen aller drei Polypenformen untereinander anbelangt, z. B. ob sich der Scyphopolyp schon sehr frühzeitig selbständig gemacht hat, oder ob er doch näher dem Anthopolyp als dem Hydropolyp steht (wie es z. B. HAECKEL in seiner „Systematischen Phylogenie“ II, 1896, annimmt), kann man nur Vermutungen äußern; derzeit gibt es keinen zwingenden Grund, an eine nähere Verwandtschaft zwischen den Scyphopolypen und Anthopolypen zu denken.

In rein systematischer Hinsicht wären die drei Polypenformen (welche allgemein und mit Recht als ursprüngliche der Medusenform gegenüber gehalten werden) folgendermaßen zu charakterisieren (die allen Polypen gemeinschaftlichen oder nur unwesentlichen Charaktere sind nicht berücksichtigt):

1. Hydropolyp: Ohne ektodermales Schlundrohr; ohne echte Taeniolen; die Muskelfasern werden als basale Anhänge von Zellen des Ekto- und Entoderms gebildet; die Gastralhöhle ist einheitlich; im Falle der Geschlechtsreife ektokarp; Zwischensubstanz zellenfrei; die Medusen entstehen am Polypen durch Knospung.

2. Scyphopolyp: ohne ektodermales Schlundrohr; vier echte, rein entodermale Taeniolen mit ektodermalem Muskelstrang; die Muskelfasern nur vom Ektoderm geliefert; die Gastralhöhle geteilt; im Falle der Geschlechtsreife entokarp; Zwischenschicht zellenhaltig; die Medusen entstehen am Polypen durch Strobilisation.

3. Anthopolyp: mit ektodermalem Schlundrohr, echte Septen mit entodermaler Muskulatur; der der Gastralhöhle zugekehrte Teil des Septums ektodermal (WILSON); Muskeln ekto- und entodermal;

Gastralhöhle vielfach geteilt; entokarp; Zwischensubstanz zellenhaltig; es werden keine Medusen gebildet.

Wie wir sehen, gibt es Charaktere, die dem Scyphopolyp und Hydropolyp gleichartig zukommen, andererseits solche, die dem Scypho- und Anthopolyp gemeinschaftlich sind und zuletzt auch solche, die nur dem Scyphopolyp eigen sind. In histologischer Hinsicht steht der Scyphopolyp viel näher dem Hydropolyp als dem Anthopolyp.

Es wäre zuletzt noch notwendig, den Scyphomedusen (Acalephen) einen, der Klassenbezeichnung der zwei übrigen Knidariengruppen (Hydro-zoa, Antho-zoa) entsprechenden Namen zu geben. Dazu wäre wohl in erster Linie der Ausdruck Scyphozoa geeignet, welchen R. HERTWIG in seinem „Lehrbuch der Zoologie“ in diesem Sinne auch gebraucht. Obwohl der Ausdruck Scyphozoa schon früher von GOETTE in anderem Sinne (für die Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren zusammen) gebraucht worden ist, möchte ich ihn doch, weil er sehr geläufig und bezeichnend ist, anstatt einen neuen Ausdruck zu schaffen, beibehalten. Es würden somit unter Scyphozoa die Scyphomedusen (Acalephen) zu verstehen sein. Der Name Scyphozoa kommt ja von jenem des Scyphostoma her, womit das jugendliche polypoide Stadium der Discomedusen bezeichnet wird. Um eine Verwechslung der Bedeutung des Ausdrucks Scyphozoa zu vermeiden, weil damit einerseits die Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren zusammen (GOETTE), andererseits die Scyphomedusen und Anthozoen (allgemein verbreitet) bezeichnet wurden, kann man, wenigstens in der ersten Zeit, solange sich diese Bezeichnung in meinem Sinne noch nicht eingebürgert hat, mit der besonderen Bezeichnung: *sensu strictiori* (s. str.) gebrauchen. Somit hätten wir folgende drei Klassen der Knidarien: 1. Hydrozoa, 2. Scyphozoa (s. str.), 3. Anthozoa.

## Literaturverzeichnis.

Die älteren Arbeiten findet man bei CLAUS und HAECKEL verzeichnet.

1. C. CLAUS: Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen (Discomedusen) mit 11 Taf. Wien 1877.
2. C. CLAUS: Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag, Leipzig 1883.
3. C. CLAUS: Über die Entwicklung des *Scyphostoma* von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora*, etc. I. Arb. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Station in Triest, Bd. IX, 1891.
4. C. CLAUS: Über die Entwicklung des *Scyphostoma* von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora* etc. II. Arb. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Station in Triest, Bd. X, 1893.
5. O. FRIEDEMANN: Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von *Aurelia aurita*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71, 1902.
6. A. GOETTE: Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata*. Hamburg und Leipzig 1887.
7. A. GOETTE: Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* Pér. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 55, 1893.
8. A. GOETTE: Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 63, 1898.
9. A. GOETTE: Wie man Entwicklungsgeschichte schreibt. Zool. Anzeiger, Bd. 33, 1900.
10. E. HAECKEL: Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita*. Jena 1881.
11. W. HEIN: Untersuchungen über die Entwicklung von *Aurelia aurita*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 67, 1900.
12. W. HEIN: Untersuchungen über die Entwicklung von *Cotylorhiza tuberculata*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 73, 1903.
13. J. HYDE: Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 58. 1894.
14. A. KOWALEWSKY: Beobachtungen über die Entwicklung der *Coelenteraten*. Mitt. d. k. Gesellsch. d. Liebhaber d. Nat. etc., Bd. X, 1874 (russisch).

## Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind mit Hilfe des ZEISS'schen (ABBES'schen) Zeichenapparates angefertigt. Beobachtet wurde am Mikroskop der Firma E. LEITZ, Wetzlar. Sämtliche Figuren beziehen sich auf Larven von *Chrysaora*.

## Taf. I.

- Fig. 1. Längsschnitt durch eine junge Larve von *Chrysaora*, die sich an der Ulva festgesetzt hat. Der Stiel ist schon gebildet; der Mund ist noch nicht durchbrochen. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5. Arbeitstischhöhe.
- Fig. 2—4. Längsschnitte durch eine Larve, welche eben den Mund gebildet hat. Es sind drei nacheinander liegende Schnitte. Gezeichnet nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 5. Längsschnitt durch eine Larve mit bereits gebildetem Mund. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 6. Querschnitt durch die obere Hälfte der Larve. Im Entoderm noch keine Falten. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 7. Längsschnitt durch eine viertentaklige Larve. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 8. Querschnitt durch eine viertentaklige Larve. Die Taeniolen sind schon angelegt. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Ob. 5.
- Fig. 9. Teil eines Längsschnittes einer achttentakligen Larve, die Taeniole, den Muskel und den Peristomtrichter zeigend. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 3.
- Fig. 10. Querschnitt durch den Taeniolenwulst. Im Inneren der Taeniolenmuskul. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 11. Querschnitt durch den Taeniolenwulst. Im Taeniolenmuskul ist das Lumen deutlich sichtbar. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 12. Längsschnitt. Anfangsstadium der Peristomtrichterbildung an einer viertentakligen Larve. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 13. Längsschnitt durch eine junge Knosphe. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 14. Ein Teil des Längsschnittes einer viertentakligen Knosphe. Die Proboscis mit den ektodermalen Muskelfasern. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.

## Tafel II.

- Fig. 1. Längsschnitt durch eine achttentaklige Larve im Kontraktionszustande. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.
- Fig. 2. Längsschnitt durch eine achttentaklige Larve die Richtung der Muskelfasern zeigend. Gez. nach LEITZ Okul. 4, Obj. 5.

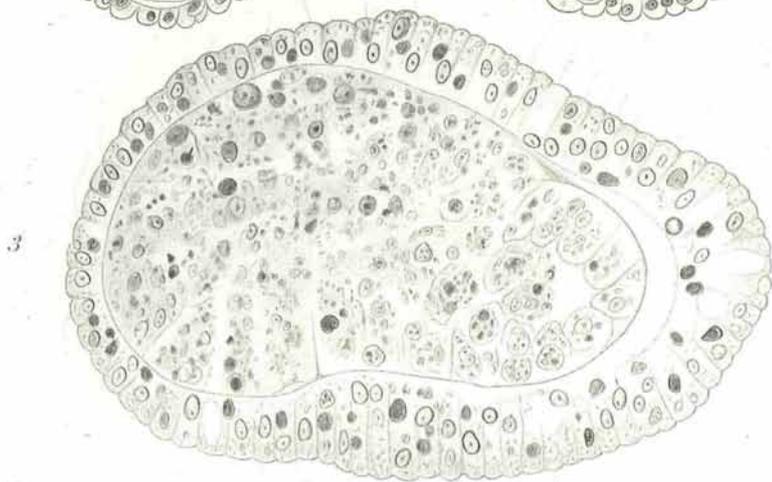
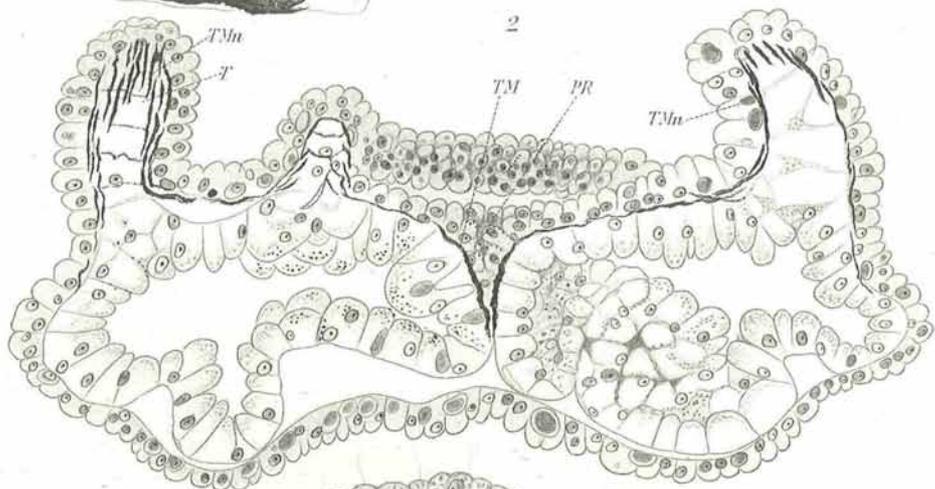
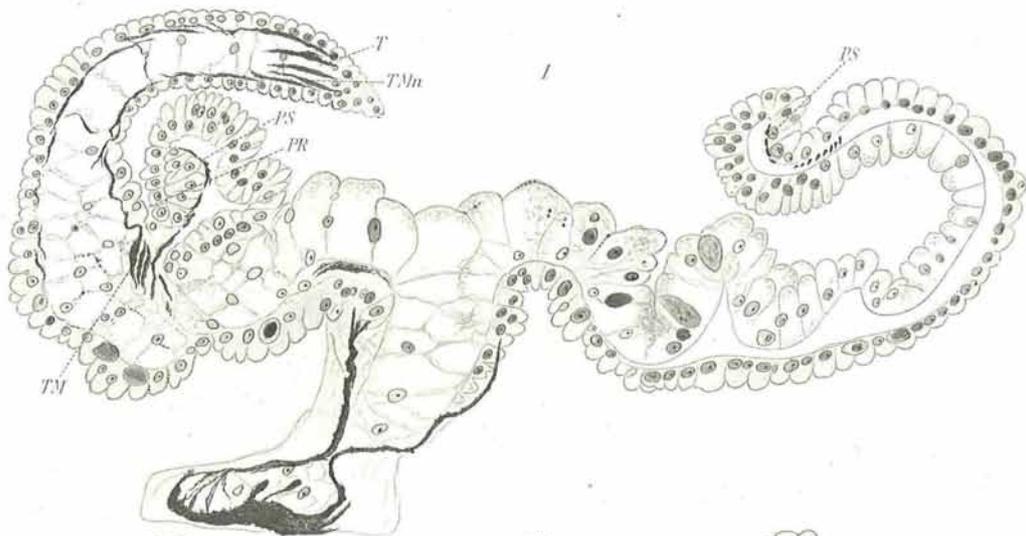
Fig. 3. Längsschnitt durch die Planula. Das Entoderm fängt sich an zu differenzieren.  
Gez. nach LERTZ Okul. 4, Obj. 7.

---

### Allgemein gültige Bezeichnungen.

- P*, Proboscis.  
*PR*, Peristomtrichter.  
*PS*, Sphinkter der Proboscis.  
*T*, Tentakel.  
*TN*, Taenirole.  
*TM*, Taeniolenmuskel.  
*TM<sub>n</sub>*, Tentakelmuskel.
-





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Hadži Jovan [Johann]

Artikel/Article: [Einige Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte von Chrysaora. 17-44](#)