Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen.

Von

Ida H. Hyde.

Mit Tafel XXXII-XXXVII und 4 Textfiguren.

Ein halbes Jahrhundert ist verflossen, seit die Entwicklung einer Scyphomeduse zuerst beschrieben wurde (SIEBOLD 1839), und seit dieser Zeit ist unsere Kenntnis der Entwicklung der ganzen Klasse durch werthvolle Beiträge fortwährend bereichert worden.

Manche der früheren Beobachtungen sind bestätigt und durch Hinzufügung neuer Thatsachen weitergeführt worden, während andere widerlegt wurden. Aber noch heute, wo fortgesetzt wichtige Resultate über die Entwicklung der Acraspedae veröffentlicht werden, weichen die Beobachtungen und Meinungen mehrfach von einander ab, und über die Wachsthumsvorgänge in gewissen Stadien der Entwicklung sind einige der hervorragendsten Forscher nicht einig. Solche Meinungsverschiedenheiten betreffen alle bisher beobachteten Arten, und viele Angaben harren noch der Bestätigung. Darum ist es wünschenswerth, die Ontogenie dieser und noch vieler anderen Formen einer sorgfältigen vergleichenden Untersuchung zu unterziehen.

Es bedarf neuer Thatsachen, um die Richtigkeit der einen oder der anderen Beobachtung zu beweisen, und so mögen einige Beiträge über die Entwicklung vom Ei bis zur Strobilation von Aurelia marginalis Agassiz, Aurelia flavidula Pér. und Les. und Cyanea arctica Pér. und Les. nicht unwillkommen sein.

Die Arbeit wurde 1892 im Bryn Mawr College begonnen; 1893 in der United States Fish Commission unter Leitung von Herrn Dr. T. H. MORGAN fortgesetzt und 1894 im Zoologischen Institut der Universität Straßburg unter Leitung des Herrn Professor Goetre beendet.

Herr Professor GOETTE war mit steter Freundlichkeit bereit, mich durch seinen Rath zu fördern. Herr Professor Morgan stellte mir Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LVIII. Bd. 35 gütigst einen großen Theil des Materials zur Verfügung, welches er in Jamaica in der Johns Hopkins-Station gesammelt und präparirt hatte, und gab mir werthvolle Anleitung und Hilfe. Herr Hofrath Bütschli gab mir hilfreiche Anweisungen.

Der Hon. MARSHALL McDONALD »U. S. Commissioner of Fish and Fisheries « hatte die Liberalität, mir das Laboratorium mit seinen so überaus reichen Arbeitsmitteln zu öffnen. Allen diesen Herren sage ich bei dieser Gelegenheit meinen herzlichsten Dank.

Eifurchung und Gastrulation von Aurelia marginalis Ag.

A. marginalis, deren Ontogenie noch nicht studirt worden ist, wurde in Jamaica gefunden.

Die reifen Eier von A. marginalis und den anderen beobachteten Formen wurden in den verschiedenen zur Konservirung gebräuchlichen Flüssigkeiten gehärtet und nach verschiedenen Methoden weiter präparirt.

Das reife Ei hat 0,42 bis 0,45 mm Durchmesser, ist gelblich, fast undurchsichtig und von einer zarten Membran umgeben (Fig. 4).

Ein Querschnitt des Eies zeigt, dass das Plasma von Dotterkörnchen verschiedener Größe durchsetzt ist, und dass der Kern um ein Drittel des Durchmessers von der Peripherie entfernt liegt.

Häufig wurden Embryonen mit vielen Kernen und einer vollkommen glatten Oberfläche gesehen. Die Schnitte zeigten in einigen Eiern zwanzig Kerne, umgeben von körnigem Protoplasma. Sie lagen zerstreut in verschiedenen Theilen des Eies, in fast gleichen Entfernungen von der Oberfläche.

Diese eigenthümliche Abweichung von der gewöhnlichen Eitheilung mag von der Beschaffenheit des Wassers herrühren; denn die gleiche Erscheinung trat bei Versuchen mit Echinodermen-Eiern auf, welche Dr. LOEB (18) im Seewasser von verschiedener Koncentration züchtete, und welche eine Theilung der Kerne aber nicht des Protoplasmas zeigten.

Die erste Furche theilt das Ei in zwei Zellen, welche gewöhnlich ungleich groß sind und an einem Punkte zusammenhängen. Manchmal werden sie durch einen Strang, an dem dem Beginne der Furche entgegengesetzten Pole verbunden (Fig. 2, 3, 4).

Hierauf folgt ein dreizelliges Stadium, welches eine große und zwei kleine Zellen zeigt (Fig. 6, 5), wie GOETTE es bei der Entwicklung von A. aurita und Cotylorhiza tuberculata beobachtet hat; oder ein vierzelliges Stadium mit Zellen von ungleicher Größe und in allen möglichen Lagen. Sie können in einer Ebene oder in verschiedenen Winkeln zu einander oder so eng verbunden liegen, wie die vier Quadranten einer Kugel (Fig. 7, 8). Nach der dritten Theilung kann man gewöhnlich zwei Pole, einen aus großen und einen aus kleinen Zellen bestehenden, unterscheiden (Fig. 9).

Die folgenden Theilungen führen zu der Bildung von zehn-, zwölf-, vierzehn und mehrzelligen Stadien (Fig. 40, 44), deren Zellen oft recht ungleich sind. Aber auch Unregelmäßigkeiten wie sieben und neunzellige Stadien sind nicht ungewöhnlich.

Wenn der Embryo aus ungefähr zweiunddreißig Zellen besteht, ist er sphärisch (Fig. 12), dann wird er ellipsoidisch und später fast eiförmig (Fig. 13, 14, 15).

Ein Vergleich der Beobachtungen der verschiedenen Forscher zeigt, dass sie übereinstimmend von einer regelmäßigen Furchung der Discomedusen berichten. Das reife Ei soll sich bei wiederholten Furchungen in zwei, vier, acht etc. Zellen von gleicher Größe theilen. GOETTE, CLAUS, HAECKEL und Andere haben jedoch bemerkt, dass die Zellen der früheren Stadien oft ziemlich ungleich sind, und dass die Größenunterschiede vor dem Abschluss der Furchung verschwinden. HAECKEL fügt hinzu, dass die Zellen in dem Morula-Stadium von A. aurita und Chrysaora gleich groß sind.

In A. marginalis existirt sowohl eine äquale, inäquale und regelmäßige wie eine unregelmäßige Furchung. Da stets eine Furchungshöhle vorhanden ist, so giebt es kein eigentliches Morulastadium und die Verschiedenheit in der Größe der Zellen bleibt während des ganzen Furchungsvorganges.

Um Missverständnisse zu vermeiden, wurde eine Serie von Embryonen vom achtzelligen Stadium bis zur Schwärmlarve ausgesucht und folgerichtig geordnet. Sie wurden theils zum Studium der Oberfläche präparirt und Skizzen davon gemacht; an den zu schneidenden Embryonen wurde ferner die ungefähre Zahl der Zellen jedes einzelnen vermerkt, bevor sie geschnitten wurden.

Ganz intakte zweiunddreißigzellige Eier ähneln den Morulazeichnungen verschiedener Autoren, nur sind die Zellen von ungleicher Größe (Fig. 12). Schnitte, die aus der Mitte der Serie genommen wurden, zeigten eine kleine Höhlung, welche von fünf bis sieben Zellen umgrenzt war. Diese waren gewöhnlich an einem Pole länger als am anderen (Fig. 25).

Dieses Stadium ist also dasjenige einer wirklichen Blastula. Aber auch jüngere Eier haben in der Regel eine von kleinen und grö-Beren Zellen umgebene Höhle, so dass es kein Stadium einer soliden Masse von Zellen ohne jede innere Höhlung giebt, folglich hat A. mar-

35*

ginalis, wie schon bemerkt, kein Morula-Stadium, wie es Lucernaria (Kowalevsky) und Chrysaora und A. aurita (HAECKEL) haben, sondern frühzeitig ein epithelartiges Blastoderm.

Im vierundsechzigzelligen Embryo hat sich die Höhlung vergrößert. Der Zellkern, von feinen Körnchen umgeben, liegt in einigen Zellen mehr nach der Mitte zu.

Die wichtigste Veränderung jedoch besteht darin, dass sich ein oder zwei Zellen von der Wandung der Keimblase nach innen abgeschnürt haben (Fig. 26). Dass dies nicht bloß die vorragenden inneren Enden der Keimschichtzellen sind, kann leicht durch Untersuchung der auf einander folgenden Schnitte bewiesen werden. Sie sind auch nicht einfach aus der Keimblasenwand herausgelöst; denn die verschiedenen Zustände einer solchen Einwanderung werden niemals angetroffen. Dagegen beobachtete ich, dass einige Blastodermzellen sich parallel zur Oberfläche theilen, und dass dann ihre inneren Hälften in die Höhle gelangen. Diese Theilung (Delamination) von zwei bis drei Zellen findet nicht an bestimmten Punkten statt (Fig. 27).

Wenn sich die Blastodermzellen bis auf hundertfünfundzwanzig vermehrt haben, ist der Embryo eiförmig, viele der Zellen sind im Begriff, sich in der angegebenen Weise zu theilen und innere Zellen abzuschnüren. Die Höhlung ist etwas größer als im vorhergehenden Stadium und enthält manchmal eine coagulirende Flüssigkeit (Fig. 28).

Spätere Stadien von ungefähr zweihundert Zellen zeigen eine äußere Schicht von Elementen verschiedener Größe, welche an ihren äußeren Enden zwei oder drei Kerne haben. Im Inneren finden sich unregelmäßig gelagerte, kugelförmige Zellen (Fig. 30). Weiter entwickelte Embryonen besitzen eine unregelmäßige Höhle, welche sich an einer Stelle der Peripherie öffnet. Diese Höhlung oder das Cölenteron wird von zwei Schichten umgeben, einer äußeren oder dem Ektoderm und einer inneren oder dem Entoderm, welches letztere aus unregelmäßigen Zellen besteht (Fig. 34).

Die Bildung der Gastrula beginnt mit der Abschnürung von Keimschichtzellen und ist vollendet nach dem Durchbruch des Prostoma (Fig. 34, 32).

Eine sorgfältige Untersuchung der vorhergehenden Stadien beweist, dass die Gastrula von A. marginalis sich auf eine Weise entwickelt, welche von der aller bisher untersuchten Scyphomedusen abweicht. Sie entwickelt sich weder durch Einstülpung, wie bei A. aurita (KOWALEVSKY, HAECKEL, CLAUS), bei A. flavidula (SMITH), bei Nausithoe marginata und Pelagia noctiluca (METSCHNIKOFF, GOETTE), noch wird das Entoderm durch Einwanderung von ganzen Blastoderm-Zellen gebildet wie bei C. arctica (MCMURRICH) oder bei A. aurita und Cotylorhiza tuberculata (GOETTE). Noch weniger entsteht das Entoderm durch ein Hineinwuchern von Zellen des einen Poles, wie es für Cyanea capillata (HAMANN) und Chrysaora (CLAUS) angegeben wird. Die Gastrulation gleicht am meisten der für Lucernaria (KOWALEVSKY) beschriebenen Wachsthumsweise, weicht jedoch darin ab, dass sich Zellen verschiedener Gegenden abschnüren, und dass keine Einwanderung ganzer Blastodermzellen stattfindet. Kurz die Gastrulation von A. marginalis ist das Ergebnis einer Delamination, d. h. die Blastula wird durch eine zur Oberfläche parallele Theilung einiger ihrer Zellen, die an verschiedenen Stellen liegen, zweischichtig.

Wenn die Gastrula ausgebildet ist, hat sie am breiten Pole ein kleines Prostoma, welches in ein schmales Cölenteron führt. Das Ektoderm besteht aus viermal so vielen säulenförmigen Zellen, wie die früher gebildete Gastrula. Die Entodermzellen, die sich an Zahl verdoppelt haben, schließen sich an das Ektoderm an und begrenzen das Cölenteron mit Ausnahme seiner Mündung, wo es von Ektodermzellen umgeben ist. Die Körner, welche die Zellen beider Schichten anfüllen, verändern jetzt ihr Aussehen. Sie sind größer und durchsichtiger geworden. Eine Umbildung in der Zellenstruktur scheint in diesem Stadium vor sich zu gehen (Fig. 32).

Erste Art der Gastrulation von Aurelia flavidula Pér. u. Les.

Es mag im Voraus gesagt werden, dass bei A. flavidula die bemerkenswerthe Thatsache festgestellt wurde, dass in ein und derselben Species zwei verschiedene Arten der Entwicklung der Keimblätter existiren, nämlich Einstülpung und mit Delamination verbundene Einwanderung.

Zwei Sendungen von Material wurden zur Vorbereitung dieser Untersuchungen benutzt. Die eine war von Eastport-Maine; die Eier wurden in Flaschen, die mit Seewasser angefüllt waren, des Morgens abgeschickt und kamen am Nachmittag desselben Tages in meinen Besitz (Oktober 1893). Die meisten derselben waren in vorgeschrittenem Theilungsprocess begriffen. Sie wurden sogleich in Aquarien gesetzt, welche beständig Zufluss von frischem Wasser hatten.

Die Eier, welche weiß und durchsichtig sind, wurden zuerst lebend unter dem Mikroskop untersucht. Darauf wurden die verschiedenen Stadien für die Schnittserien präparirt.

Ungefähr eine Stunde nachdem ich beobachtet hatte, wie alle Blastomeren sich zu einer Lage um die Höhlung, welche gewöhnlich sehr groß war, gruppirt hatten, wanderten Zellen von der Blastulawand in die Höhlung ein; in einigen Fällen nur wenige. Die Zellen sammelten sich an einem Pole des Embryo an; plötzlich flachte sich dieser Pol ein wenig ab, senkte sich trichterförmig ein, worauf dieser Trichter nach innen durchbrach. Von dieser Durchbruchstelle erstreckt sich die kurze Höhlung ein wenig in den inneren Haufen von Zellen, welcher sich um sie herum gruppirt hat. Mittlerweile fuhren die Zellen in vielen Fällen fort, aus verschiedenen Gegenden in die Höhlung zu wandern, und vereinigten sich mit den schon dort befindlichen.

Schließlich sah man zwei an einander liegende Schichten, welche die vorhin beschriebene ovale Höhle umschließen.

Hierauf wurden die auf einander folgenden Stadien, beginnend mit der Blastula, geschnitten und untersucht. Die Zellen der Blastula waren an dem einen Pole kürzer als am anderen (Fig. 36) und enthielten kleine kugelförmige Körperchen und Vacuolen. Der Zellkern lag nahe an der Oberfläche. In der großen Höhlung befand sich oft eine geronnene Flüssigkeit. In einigen Ausnahmefällen war die Höhlung sehr klein und die Blastulazellen waren sehr lang. Kurz darauf lagen bei einigen Embryonen an verschiedenen Punkten der Höhlung eine oder mehrere kleine, bei anderen eine oder mehrere sehr große, kugelförmige Zellen, deren Inhalt denjenigen der Wandzellen glich. Jetzt sind auch am inneren Ende von einer bis zwei Zellen des Blastoderms Kerne sichtbar (Fig. 37, 38).

Die kleinen in der Höhlung befindlichen Zellen, welche sich von der Blastulawand abgeschnürt hatten, waren mit Kügelchen angefüllt. Der Kern war etwas kleiner als derjenige der Zellen der Blastulawand.

Die großen inneren Zellen sind aus der Blastulawand eingewandert. Diejenigen ihrer Zellen, welche zur Einwanderung bereit waren, lagen in der Gegend der kurzen Zellen. Ihre inneren Enden waren angeschwollen und erstreckten sich bis in die Höhlung. Der Zellkern lag in dem ausgedehnten Theile.

Wenn die Zellen der Blastulawand sich vermehrt haben, enthalten viele Zellen auch am inneren Ende einen Kern, d. h. es sind ihre inneren Hälften zur Abschnürung bereit. In der Höhlung zerstreut liegen darauf gewöhnlich kleine abgeschnürte Zellen, manchmal auch nur große eingewanderte, oder sowohl kleine als einige große Zellen (Fig. 37).

Später haben sich die meisten Zellen dort angesammelt, wo die Zellen der Wand am kürzesten sind und wo eine Abplattung stattfand. Gelegentlich bleibt der große Zellkern der kleinen und großen eingewanderten Zellen unverändert, oder in den Zellen befinden sich kleine Theilchen von Chromatin, die sich dunkel färben. Aber in der Regel zerfällt der Kern in kleine chromatinähnliche Theile. Es wäre möglich, dass dies eine Theilung des Kernes ist ohne eine folgende Theilung des Protoplasmas (Fig. 39).

Bald darauf erscheint eine trichterförmige Öffnung in der Blastulawand. Die kleine oder große Menge von Zellen, welche sich dort angesammelt hat, besteht aus Zellen von verschiedener Größe, von denen die meisten dunkle Chromatintheilchen enthalten. Die großen eingewanderten Zellen sind verschwunden; augenscheinlich zerfielen sie in kleine Zellen (Fig. 40).

Um die trichterförmige Höhlung, den Anfang des Cölenterons und um die nur wenig eingebogene Blastulawand sammeln sich die Zellen an und bilden den Anfang des Entoderms. Aber das Einwandern der Zellen hört nicht auf; gelegentlich sieht man ein oder mehrere Zellen in der Richtung der vorangegangenen wandern (Fig. 41).

Mit der Ausdehnung des Gölenterons fängt die Entodermschicht an, eine bestimmte Form anzunehmen. Die Zellen gruppiren sich in einer Schicht um die Höhlung. Ihre Kerne haben die frühere Form wieder angenommen und liegen an der dem Gölenteron zugekehrten Seite.

In älteren Stadien bemerkt man, dass Entoderm und Ektoderm der Gastrula dicht an einander liegen und dass das kleine Prostoma in ein schmales Cölenteron mündet (Fig. 42).

Die Art der Entwicklung der Keimblätter, wie sie sich bei diesen Embryonen von A. flavidula darbot, gleicht derjenigen von A. aurita, wie sie Goerre beschrieben hat, doch weicht sie in einigen Punkten von derselben ab.

Man kann sagen, dass das Entoderm gebildet wird aus einem kleinen Theil der Wand selbst, welche sich am Prostoma einbiegt und deren Zellen sich weiter theilen, und ferner aus Zellen, welche an verschiedenen anderen Stellen entweder sich von der Blastulawand abschnüren oder als ganze Blastulazellen einwandern oder aus beiderlei Zellen zugleich.

Zweite Art der Gastrulation von Aurelia flavidula.

Bei den Untersuchungen über die Entwicklung der Embryonen von A. flavidula, welche ich aus Eastport erhielt, fand ich zu meinem Erstaunen, dass der Entwicklungsvorgang derselben sehr verschieden von dem war, welchen Smirf für die gleiche Species, die er in Annesquam gesammelt hatte, beschrieben hat (23).

Ich hielt seine Beobachtungen für wahrscheinlich und es daher für

meine Pflicht, obgleich ich die größte Sorgfalt in der ersten Präparation und Untersuchung des Materials angewendet hatte, meine Beobachtungen nach andern Methoden zu wiederholen, um festzustellen, ob ich mich nicht doch geirrt hätte. Das Resultat war, dass die zweiten Beobachtungen und meine Schlussfolgerungen mit den ersten, oben beschriebenen übereinstimmten.

Ich entschloss mich darauf, die Entwicklung derjenigen Eier von A. flavidula zu untersuchen, welche ich im Anfang des Sommers 4890 aus Annesquam erhalten hatte. Die Embryonen wurden dort in Aquarien entwickelt und gehärtet, so dass ich die lebenden Formen nicht untersuchen konnte und erst mit der Beobachtung der Schnitte früher Stadien anfing.

Im Voraus will ich bemerken, dass die Eier dieses Materials sich sehr verschieden von den oben beschriebenen entwickelten und dass meine Beobachtungen mit denen von Smirn größtentheils übereinstimmten.

Schnitte aus späteren Theilungsstadien enthielten Blastomeren von verschiedener Größe, welche sich um eine Höhlung gruppirt hatten. In der Mitte dieser Zellen lag ein großer Kern von körnigem Protoplasma umgeben. Die Blastula hatte in der Regel ein ziemlich großes Blastocöl, letzteres war jedoch bei einigen Exemplaren klein. Es wird von Zellen umgeben, welche an einem Pole kleiner sind als am anderen. Der große Kern liegt jetzt an der äußeren Seite der Zellen; Dotterkörner und Vacuolen füllen die Zellenleiber ganz aus. Bei der Hälfte der untersuchten Präparate änderte sich der Zustand der einfachen Goeloblastula sehr bald, indem gewöhnlich eine sehr große Zelle, ausnahmsweise eine sehr kleine in dem Blastocöl lag (Fig. 43).

Dies sind zwei Arten von Zellen, welche verschiedenen Ursprung haben. Die kleinen werden von der Wand abgeschnürt, während die großen aus der Gegend der kurzen Zellen ganz einwandern. Diese Zellen wurden oft in der Vorbereitung zur Einwanderung getroffen; gleichzeitig befanden sich am inneren Ende einiger Wandzellen zweite Kerne; kurz darauf waren große, manchmal auch noch kleine Zellen im Blastocöl (Fig. 45).

Ich bemerkte auch, dass einige große Zellen sich, wahrscheinlich gleich beim Eintritt in die Höhle, theilten. Sie waren in der Nähe der verlassenen Stelle durch Protoplasma mit der Nachbarzelle verbunden und im Theilungsprocess begriffen (Fig. 44). Gerinnsel, in welchem öfters Dotterkörner liegen, befindet sich manchmal im Blastocol, das entweder noch frei von Zellen oder schon mit eingewanderten versehen ist. Es muss noch hinzugefügt werden, dass sich die großen Zellen, von denen sich nie mehr als vier in der Höhle auf einmal befanden, von denjenigen der äußeren Schicht zuerst nur durch ihre kugelförmige Gestalt unterscheiden. Später verwandelt sich der Kern in viele kleine Chromatintheilchen, die in der Zelle zerstreut sind.

Die kleinen Zellen, von denen sich nur ein paar in der Höhle befinden, besitzen einige Dotterkörner und einen kleinen Kern, welcher derselben Veränderung unterliegt wie derjenige der großen Zellen.

Inzwischen haben sich die Zellen der kurzzelligen Blastulawand durch Theilung vermehrt, an ihren inneren Enden befinden sich jetzt häufig zweite Kerne. Am Blastulapol macht sich eine sehr geringe Abplattung bemerkbar.

Kurz darauf fängt die Keimschicht an, sich etwas einzubuchten, und an dieser Stelle theilen sich die Zellen schnell. Das Resultat ist, dass an der Stelle der Wand, wo die kleinen Zellen liegen, durch Einbuchtung eine kleine trichterförmige Höhlung entstanden ist. Diese Beobachtung stimmt völlig mit der von SMITH über A. flavidula veröffentlichten überein und ist der Beschreibung von CLAUS über A. aurita ähnlich.

Die eingestülpten Zellen sind noch nicht wie später zu einer kompakten Schicht um die Höhle herum fest verbunden. Folglich können sich einige kleine oder große isolirte Zellen, welche gerade zur Zeit der Einstülpung in der Höhle sind, mit den hineinwuchernden vereinigen, sich zwischen diese fügen oder auch durch dieselben in die Höhle gedrängt werden, sobald diese groß genug ist, um sie aufzunehmen. Diese Ansicht stützt sich auf zahlreiche Befunde (Fig. 46).

An Embryonen, in denen die Einstülpung nur wenig vorgeschritten war und in denen noch eine oder zwei Zellen in Abschnürung begriffen waren, sah man sowohl solche kleine wie die charakteristischen großen Zellen nicht nur bei den eingestülpten Zellen liegen (Fig. 46), dem Anschein nach bereit, sich mit ihnen zu vereinigen, sondern auch thatsächlich zwischen ihnen in dem sich bildenden Entoderm (Fig. 48, 51). Solche Schnitte hatte Smith nicht gesehen.

Mit dem weiteren Wachsthum des Entoderms verkleinert sich allmählich die Blastulahöhlung, während sich das Cölenteron erweitert. Bei wenigen Exemplaren wurden große und kleine Zellen in der Blastulahöhle gefunden, als diese noch groß genug war, um sie aufzunehmen (Fig. 49). Im Cölenteron befanden sich selten eine, höchst selten zwei große Zellen (Fig. 52).

In der Regel sind die Entodermzellen klein und kugelförmig, selbst dann, wenn Ektoderm und Entoderm an einander stoßen und die Gastrula schon entwickelt ist (Fig. 47, 50). Immerhin kommt es vor, dass das Entoderm auch in früher Zeit aus größeren Zellen besteht.

Nach Schließung des kleinen Prostoma ist die Planula mehr oder weniger oval. Ihre zweischichtige Körperwand schließt eine deutlich erkennbare Urdarmhöhle ein. Beide Zellschichten haben sich etwas verändert (Fig. 53); die Ektodermzellen sind lang und stabförmig und enthalten viele dunkle, mit einigen hellen untermischte Kügelchen. Die Kerne liegen bald an den äußeren, bald an den inneren Enden der Ektodermzellen und sind von körnigem Protoplasma umgeben. Im letzteren fängt die Bildung der Nesselorgane an, die später an die Außenseite des Ektoderms wandern.

Das Entoderm besteht aus kurzen körnerhaltigen Zellen, deren Kerne nach der Höhlung zu liegen. Da sich noch gut erhaltene große Zellen, wenn auch nur selten, im Cölenteron befinden, das sie nicht durch das kleine Prostoma verlassen können, so war ihr ferneres Schicksal von Interesse. Um dies zu eruiren, untersuchte ich die Planulae auf Durchschnitten. Unter zahlreichen Schnitten zeigten freilich nur wenige solche Zellen. In einigen Schnitten befand sich in der Höhlung eine große Zelle oder zwei bis drei kleinere oder auch Bruchstücke von solchen. In anderen Fällen lagen große Zellen im Entoderm selbst als Theile desselben (Fig. 53). Daher kann man sagen, dass wenigstens einige von den eingewanderten Zellen an der Bildung des Entoderms Antheil nehmen.

SMITH ist der Ansicht, dass die eine oder die zwei kleinen Zellen, welche in seltenen Fällen im Blastocöl vorkommen und von der Innenseite der Blastulawand herrühren, eine zufällige Erscheinung sind. Er hält sie für identisch mit den Zellen, welche CLAUS im Blastocöl von A. aurita sah und stimmt auch mit demselben Autor darin überein, dass diese kleinen Zellen sich auflösen und nicht zur Bildung des Entoderms beitragen. Die großen im Blastocöl befindlichen Zellen lässt SMITH lange vor dem Beginn der Einstülpung aus der Blastulawand ohne jede Theilung einwandern und sich entweder sehr bald oder nach dem Abschluss der Gastrulation auflösen. Niemals jedoch nähmen sie Antheil an der Bildung des Ento derms.

Das Gerinnsel und die im Blastocöl oft befindlichen Dotterkörner sind nach SMITH auf die Auflösung dieser Zellen zurückzuführen. Das Entoderm soll aus weniger eng zusammenhängenden Zellen als das Ektoderm bestehen, und durch den Druck des Entoderms werden die großen passiven Zellen in das Cölenteron gedrängt. Diese seien zu selten, um zur Bildung des Entoderms beitragen zu können und, da sie nicht nothwendig sind, so zeige ihr Dasein keine »Inherent tendency

540

derived from a more primitive method of gastrulation by ingression«; andererseits sei ihr Vorkommen zu häufig, um für zufällig gehalten zu werden. Ich weiche von der Schlussfolgerung Smirn's darin ab, dass ich annehme, dass die kleinen Zellen, welche ich nicht nur bei Beginn der Einstülpung, sondern schon vorher in dem Blastocöl fand, nicht zufällige Erscheinungen sind, weil sie, wenn überhaupt vorhanden, immer ungefähr zu derselben Zeit auftreten; ferner darin, dass die kleinen Zellen sich nicht auflösen, da wenigstens einige derselben, wie oben bereits gesagt wurde, an der Bildung des Entoderms Theil nehmen.

Die großen eingewanderten Zellen theilen sich manchmal, wie oben beschrieben wurde, sogleich beim Eintritt in die Höhlung; Gerinnsel mit Dotterkörnern findet sich gelegentlich im Blastocöl von A. marginalis, wo die Zellen sich nicht auflösen, und auch in C. arctica, wo keine eingewanderten Zellen sind. Das Gerinnsel im Blastocöl beider Arten muss desshalb aus einer anderen Ursache abgeleitet werden als aus der Auflösung von eingewanderten Zellen. Darum ist der Schluss gerechtfertigt, dass das Gerinnsel in dem Blastocöl von A. flavidula auch nicht nothwendigerweise durch die Auflösung von eingewanderten Zellen entsteht.

Die einzige Zeit, in der das Entoderm den großen Zellen Durchgang gewähren könnte, ist am Anfang der Einstülpung, da zu dieser Zeit die Zellen des Entoderms weniger eng zusammenhängen. Dies ist meiner Ansicht nach auch der Zeitpunkt, wann die großen Zellen in das Cölenteron gelangen. Das Prostoma ist zu klein, um ihnen Austritt zu gewähren, und da sie nicht nur im späteren Gastrulastadium, sondern auch noch im Entoderm der Planula vorhanden sein können, so ist es augenscheinlich, dass sich wenigstens einige von ihnen nicht auflösen und zur Bildung des Entoderms beitragen.

SMITH'S Ansicht, dass die großen Zellen niemals an der Entwicklung des Entoderms Theil nehmen, und dass ihr Vorhandensein »is not an inherent tendency derived from a more primitive method of gastrulation by ingression«, kann ich nicht zustimmen, selbst wenn kein anderer als der angeführte Beweis für meine entgegengesetzte Meinung vorhanden wäre. Aber wir haben einen besseren Beweis. Die Art der Einstülpung, wie sie A. flavidula zeigt (Material von Eastport) widerlegt vollkommen sowohl jene Ansicht SMITH's wie die andere, die er in folgenden Worten äußert: »It seems improbable that the Endoderm of A. flavidula develops even occasionally by ingression and at present therefore there seems to be no evidence that in this Genus Gastrulation occurs by both methods invagination and ingression.«

Die zwei Arten der Gastrulation durch Einstülpung und durch

Einwanderung abgeschnürter oder ganzer Zellen kommen nicht bloß in derselben Gattung vor, wie es die Entwicklung von A. flavidula (SMITH), A. aurita (GOETTE) und A. marginalis uns zeigt, sondern sogar in derselben Species, wie ich oben beschrieb.

Das Vorhandensein von eingewanderten Zellen in A. aurita (GOETTE) und A. marginalis (Delamination) und in meinen beiden Sendungen von A. flavidula deutet auf eine palingenetische Erscheinung, welche bei der Entwicklung einiger Exemplare deutlicher hervortritt wie bei anderen.

Die Verschiedenheit in der Gastrulation beider Sendungen von A. flavidula mag von biologischen Einflüssen herrühren. Koncentration und Temperatur des Wassers waren in Annesquam und Eastport verschieden, und die Eier wurden zu verschiedenen Jahreszeiten entwickelt; überdies übte der Transport von Eastport nach Woods Holl vermuthlich auch einen Einfluss aus.

Die Gastrulation von Cyanea arctica Pér. u. Les.

Über die Entwicklung von C. arctica haben AGASSIZ und MCMURRICH einige Beobachtungen gemacht, welche leider nicht vollständig genug sind, weil namentlich AGASSIZ nur lebende Embryonen untersuchte. Da ich im Besitz eines reichen, ausgezeichneten Materials von Entwicklungsstufen dieser Species war, habe ich dasselbe zum Zweck des Vergleiches untersucht. Ich fand die Entwicklungsart der Keimschichten völlig anders als sie McMURRICH beschrieben hat und ließ mir, um etwaigen Irrthümern zu begegnen, eine neue Sendung schicken. Beide Portionen wurden zuerst getrennt untersucht und darauf, ähnlich wie bei A. flavidula, verglichen.

Das erste Material wurde im Anfang des Sommes in Annesquam gesammelt, die Eier entwickelten sich im Aquarium, dessen Wasser nur gelegentlich gewechselt wurde. Die Eier der anderen Portion entwickelten sich am Ende des Sommers in Aquarien, in welchen ein beständiger Zufluss von Wasser stattfand. Es mag hier erwähnt werden, dass, obgleich ich einige Verschiedenheiten in der späteren Entwicklung beider Sendungen fand, sie dennoch in der Entwicklungsweise der Keimblätter völlig übereinstimmten. Da diese Sendungen genau denselben Bedingungen wie die von A. flavidula unterworfen waren, so scheint es, dass sie entweder weniger empfindlich waren, oder dass die äußeren Bedingungen, wie Temperatur, Koncentration des Wassers etc., keinen Einfluss auf die Entwicklung von A. flavidula übten.

McMURRICH'S Beobachtungen führten ihn zu dem Schluss, dass, wenn auch die ersten Theilungskugeln verschieden sein mögen, die

542

Furchung später dennoch völlig regelmäßig vor sich geht. Die Gastrulation erfolgte durch Einwanderung von Zellen aus verschiedenen Gegenden der Blastulawand. An einem Pole erscheint eine Öffnung, und es bildet sich, jedoch ohne Einstülpung, eine Form, welche der eingestülpten Gastrula gleicht. Ich fand dagegen, dass die Theilungskugeln während der ganzen Furchungsperiode verschiedenartig sind, und dass die Gastrula nicht einfach durch Einstülpung entsteht, wenngleich eine Einwanderung von Zellen zu keiner Zeit stattfindet.

Die lebenden Eier sind orangefarbig und fast undurchsichtig und von einer Membran umgeben, die in der einen Portion bis nach der Gastrulation erhalten blieb. Die Poren, welche HARTING in der Membran von Cyanea-Eiern bemerkte, habe ich nicht beobachtet.

Das Ergebnis der Furchung ist eine Blastula mit kleiner Höhlung, mit kleinen Zellen am einen, und größeren Zellen am entgegengesetzten Pole; der Kern liegt jetzt in der Mitte jeder Zelle ohne einen Protoplasmahof (Fig. 54). Wenn die Blastula aus ungefähr 200 Zellen besteht, liegt der Kern an der Oberfläche, während das Blastocöl sich erweitert hat (Fig. 55).

Die Gastrulation beginnt in einer sehr frühen Periode. Das erste Zeichen ihres Auftretens ist, dass der Kern einer oder zweier kurzer Zellen in die Mitte der Zellen rückt oder sich in zwei Theile theilt, von denen der eine nach innen zu wandert. Gleichzeitig flacht sich die benachbarte Blastulawand ab oder biegt sich leicht nach innen (Fig. 56), so dass die Blastula oft halbkugelig erscheint.

Die Zellen der eingebogenen Stelle theilen sich schneller als die anderen; zwei oder drei von ihnen schnüren sich ab und bleiben an dieser Stelle liegen, von hier aus wird dann das Entoderm gebildet. Das Blastocol ist breiter und flacher geworden, und die dem eingestülpten Pol gegenüber liegenden Zellen erscheinen sehr lang (Fig. 57). Wenn die Blastula nun etwas schräg geschnitten ist, kann man Schnitte erhalten, in welchen die inneren Enden einiger langen Zellen in der Höhle sind und den Eindruck machen, als seien sie in der Höhle gelagerte Zellen. Nur eine vergleichende Untersuchung vieler Schnitte kann die wahre Sachlage enthüllen.

Während der Vermehrung der Blastulazellen erscheint am inneren Ende einiger Zellen der Einbiegung ein Kern.

Die kurzen Zellen der Einbiegung drängen nach innen und vereinigen sich wieder mit den wenigen Zellen, die sich von ihnen abgeschnürt haben, zu einer epithelartigen Schicht. Gleichzeitig erweitert sich die grubenförmige Einbuchtung in der Höhe und in der Tiefe (Fig. 58). D'an Wanty and

Diese Vorgänge sind so eng mit einander verbunden, dass man das Stadium, in dem die abgeschnürten Zellen noch nicht in das übrige Entoderm eingezogen sind, leicht übersehen kann, wenn man die allmähliche Entwicklung nicht durch sehr dünne und zahlreiche Schnitte verfolgt.

Bisweilen zeigt sich noch an der entwickelten Blastula die Eihaut, unter der ein oder zwei Polbläschen lagen (Fig. 59).

Später zieht sich der Eingang der Einbuchtung oder das Prostoma stärker zusammen, während das letztere oder das Entoderm sich erweitert und sich der Außenschicht oder dem Ektoderm nähert (Fig. 60). Dies erfolgt unter fortdauernder Theilung der dem Prostoma zunächst liegenden Entodermzellen. Endlich schwindet das Blastocol vollständig in dem Maße, wie das Colenteron sich vergrößert.

Schnitte aus der Mitte einer entwickelten Gastrula haben hufeisenförmige Gestalt (Fig. 64).

Die Entodermzellen sind kugelförmig, aber in ihrem Inhalt ähnlich den Ektodermzellen, die sehr lang, prismatisch und mit Dotterkörnern ausgefüllt sind. Ein großer Kern befindet sich an der Außen- und an verschiedenen Stellen der Innenseite des Ektoderms.

Auf Grund dieses Befundes kann die Gastrulation von C. arctica eine modificirte Art von Einstülpung genannt werden. Sie weicht von der in den anderen Formen gesehenen Einstülpung darin ab, dass einige Zellen von dem Pol der kleinen Zellen abgeschnürt werden, während diese Wand sich einstülpt, um das Entoderm zu bilden.

Sorgfältige Untersuchungen an ungefähr tausend Präparaten zeigten keine Spur einer Zelleneinwanderung von verschiedenen Seiten her, wie es McMurrich beschrieben hat.

Vergleichung der Gastrulation von Aurelia marginalis, Aurelia flavidula und Cyanea arctica.

Ein Überblick über die Gastrulation der in dieser Abhandlung beschriebenen Arten, welche Glieder derselben Unterordnung sind, zeigt, dass in allen, abgesehen von den Abweichungen, welche außerdem existiren mögen, inäquale Furchung stattfindet, und dass der Größenunterschied der Blastomeren während des ganzen Furchungsvorganges bleibt.

Das Blastocol erscheint gewöhnlich in dem Stadium des acht- oder sechzehnzelligen Keimes.

Das Resultat der Furchung ist bei allen eine Blastula, die von einer zarten Membran umgeben wird und in Folge der ungleichen Furchung an einem Pole kürzere Zellen hat als am entgegengesetzten. Die Zellenstruktur ist scheinbar bei allen Species ziemlich gleich, obwohl das Ei von A. flavidula durchsichtig und C. arctica orangefarbig ist. Der Kern liegt in der jungen Blastula nahe der äußeren Peripherie der Zellen. Später finden sich auch einige Kerne an der inneren Fläche des Blastoderms. Die Höhlung enthält oft eine Flüssigkeit, in der Dotterkörner liegen können. Delamination tritt allein auf oder in Verbindung mit anderen Gastrulationsvorgängen.

In A. marginalis wird das Entoderm nur durch Abschnürung einiger Blastodermzellen von verschiedenen Stellen gebildet. Man kann kaum sagen, dass die Furchungshöhle direkt in das Cölenteron übergeht, weil die abgeschnürten Zellen mit den Blastulazellen nicht in engem Zusammenhang bleiben. Sie liegen durch das Blastocöl zerstreut, bis das Prostoma und das Cölenteron entstehen, worauf sie sich zu einer geschlossenen Schicht um das letztere gruppiren und das Ektoderm berühren.

Bei C. arctica ist die Delamination auf den Theil der Blastulawand beschränkt, der die kurzen Zellen enthält. Hier theilen sich die Zellen sowohl parallel wie senkrecht zur Oberfläche, und es entstehen kugelförmige Zellen, die sich zu einer Schicht zusammenschließen, welche durch Einstülpung grubenförmig wird. Die Art der Abschnürung scheint also keinen Unterschied in den Entodermzellen zu machen. Für A. flavidula müssen wir die Ergebnisse an beiden beschriebenen Portionen getrennt betrachten; denn sie stimmen mit einander nicht überein, obgleich in beiden Einwanderung und Abschnürung stattfand.

In der ersten Portion nahmen einige eingewanderte Zellen mit einer Anzahl abgeschnürter Zellen und einem unbedeutenden Theil der eingebogenen Blastodermwand an der Bildung des Entoderms Theil, während in der zweiten Portion (Annesquam) die größere Einstülpung nur bisweilen durch eingewanderte und abgeschnürte Zellen ergänzt wurde.

Welches ist nun die ursprüngliche und welches die modificirte Form der Bildung? und wodurch entstand die Modifikation? Wahrscheinlich waren die schon genannten äußeren Momente, Temperatur, Koncentration des Wassers etc. die Ursache für eine Abänderung von dem normalen Verlauf, den wir im Folgenden festzustellen versuchen wollen. Offenbar können wir aus der Häufigkeit einer Erscheinung bei verschiedenen Arten ihre Ursprünglichkeit erschließen und daraus dann die sekundären Abweichungen erkennen. Nun ist bei der Gastrulation der hier untersuchten Scyphomedusen die häufigste Erscheinung die Einwanderung und Abschnürung der Entodermzellen und daher muss sie auch als die ursprünglichste aufgefasst werden. Bei den meisten von Anderen beschriebenen Discomedusen, mit Ausnahme von Pelagia noctiluca und Nausithoe marginata, findet ebenfalls Einwanderung und Delamination, wenn auch manchmal in kaum merklichem Grade statt. Auch hier ergiebt die Vergleichung, dass dies der ursprüngliche Vorgang ist und dass andere Erscheinungen der Gastrulation erst hieraus abgeleitet sind.

Die Delamination kommt eigentlich auch auf Einwanderung heraus, wie Goerre schon behauptete; denn ob ein seitlicher oder ein innerer Theil der Blastulazelle sich abschnürt, einwandert und zur Bildung des Entoderms beiträgt, kann unmöglich von einer wesentlichen Bedeutung sein.

Nicht nur bei verschiedenen Gattungen der Discomedusen kommen Verschiedenheiten der Gastrulation vor, wie aus Beschreibungen hervorgeht, sondern sogar, wie A. flavidula zeigte, bei derselben Species.

Nach METSCHNIKOFF werden die niedrigsten Metazoa durch sogenannte gemischte Delamination gebildet, d. h. das Entoderm wird sowohl durch Einwanderung wie durch Delamination von Blastulazellen geformt; A. aurita (GOETTE) und Polyxenia (METSCHNIKOFF) sind hierfür gute Beispiele. Wenn dies die ursprüngliche Art ist, dann ist A. marginalis in derselben Richtung abgewichen wie Manicina (WILSON), bei welcher das ganze Entoderm durch multipolare Delamination gebildet wird; Chrysaora und Aquorea (CLAUS) hingegen zeigen bereits eine Beschränkung der Einwanderung auf einem Pol, sind nach einer anderen Richtung hin abgewichen. A. flavidula entwickelt sich wiederum abweichend; bei ihr findet noch Delamination und Einwanderung statt, welche jedoch allmählich abnimmt zu Gunsten der Einstülpung. Zwischen diesen und der größten Abweichung wie bei Pelagia, wo nur Einstülpung stattfindet, steht C. arctica als Übergangsform, da bei ihr eine geringe Einwanderung von einem Pol der Einstülpung vorangeht.

Die Entwicklung des Scyphostoma.

Die zweite Entwicklungsperiode der oben beschriebenen Arten umfasst die Bildung des Scyphostoma von der fertigen Gastrula bis zu der festsitzenden, mit vielen Tentakeln versehenen Larvenform. Ich werde diese Bildung hauptsächlich von A. marginalis beschreiben und von A. flavidula und C. arctica nur die Punkte hervorheben, worin sie von der ersteren abweichen.

Nach der Schließung des Prostoma ist die junge Planula eiförmig und ohne Nesselkapseln (Fig. 33). Sie wird dann elliptisch oder birnförmig, bedeckt sich mit dichten Wimpern und schwimmt unter Drehungen um ihre Längsachse (Fig. 24). Einige dieser Larven verbreiten sich an dem Ende, welches beim Schwimmen vorn liegt (Fig. 22). Sie haben eine große, vom epithelialen Entoderm umschlossene Höhle, und das Ektoderm ist am vorderen (Scheitel-) Pol dicker. Die wichtigste Veränderung besteht jedoch darin, dass sich an der Innenseite des Ektoderms (Fig. 34, 35), bei C. arctica (Fig. 62) auch im Entoderm, Nesselkapseln bilden. Mit dieser Zuthat erscheint die für die Cnidarier charakteristische Larvenform erreicht.

In älteren Planulae sind beide Flächen des Ektoderms mit Nesselkapseln besetzt, weil die entwickelten nach außen rücken. Ein Vergleich vieler Schnitte zeigt, dass in der Regel eine größere Anzahl derselben am schmäleren Pol, dem späteren oralen liegen (Fig. 80, 81, 82). Ausnahmsweise jedoch ist der breite Pol dichter mit Nesselkapseln besetzt (Fig. 62).

Von dieser Zeit an bis zur Bildung des Mundes machen sich bei A. marginalis einige Veränderungen bemerkbar, welche aus der Entwicklung anderer Discomedusen noch nicht beschrieben wurden. Das Ektoderm verdickt sich am hinteren (Scheitel-) Pol und springt konvex gegen den Urdarm vor (Fig. 80). Dann wird das Ende dieses Poles spitzer und in der Mitte des konvexen Vorsprunges des Entoderms entsteht gewöhnlich eine trichterförmige Einkerbung, die allmählich zu einer Röhre auswächst, welche beinahe die äußere Fläche erreicht (Fig. 81, 82). In der Einkerbung sammelt sich eine gallertartige Ausscheidung an, welche sich in sehr dünner Lage auch zwischen beiden Keimschichten befindet. Die meisten Autoren bemerkten eine Abplattung oder sogar eine als Saugnapf wirkende Grube am Scheitelpol, mit dem sich das Thier später anheftet. Wahrscheinlich aber ist, wie Einige annehmen, dass die Anheftung durch Sekretion aus drüsenartigen Ektodermzellen stattfindet, so fand ich es bei C. arctica; der helle Scheitelpol verjüngt sich gewöhnlich, plattet sich ab und scheidet eine zur Anheftung dienende Substanz aus. A. marginalis heftet sich dagegen durch Sekretion einer Kittsubstanz des konvex gebliebenen aboralen Poles fest (Fig. 83, 93). In den Fällen, wo eine Röhre am aboralen Pol vorhanden ist, erreicht sie zur Zeit der Befestigung die Peripherie. Ob die darin enthaltene Flüssigkeit irgendwie mit der Anheftung im Zusammenhang steht, ist nicht leicht zu entscheiden.

Die beiden Pole unterscheiden sich jetzt merklich von einander. Man könnte leicht zu der Annahme verleitet werden, dass das Thier sich an dem flachen (oralen) Pol anheften werde, und dass die trichterförmige Einkerbung am entgegengesetzten (aboralen) Pole die Stelle markire, wo der Mund durchbrechen werde (Fig. 83). Die Irrigkeit

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LVIII. Bd.

einer solchen Annahme ergiebt sich daraus, dass die Mitte des flachen Poles bereits anfängt sich einzustülpen, während die deltaförmige Einkerbung am entgegengesetzten Pol noch fortbesteht (Fig. 83, 85).

KOWALEVSKY hat an den Planulae von Lucernaria beobachtet, dass sie bei der Festsetzung eine gallertartige Substanz ausscheiden und sich einkapselten. Er konnte nicht entscheiden, ob der Vorgang ein normaler sei, oder ob er nur bei den in der Gefangenschaft lebenden Thieren aufträte.

Auch McMurrich sah, dass die Planula von C. arctica sich einkapselte und erst kurz vor der Bildung des Mundes ausschlüpfte. Obgleich sich während der Gastrulation meiner beiden Portionen von C. arctica kein Unterschied zeigte, trat ein solcher sogleich nach diesem Stadium hervor. In dem Material von Annesquam haben sich einige Gastrulae in Kapseln eingehüllt, in denen sie sich bis zur Mundbildung weiter entwickelten. Bei dem Material von Eastport dagegen kapselte sich keine einzige Planula ein. Die Kapseln haben ein hornartiges Aussehen, sind geschichtet und etwas durchsichtig. Die jüngsten dieser Formen sind sphärisch oder elliptisch, die älteren können kelch-, keulen- oder urnenartig gestaltet sein; sie sind mit einem Pol an der Kapsel angeheftet. Zwischen dieser und dem eingehüllten Embryo ist ein kleinerer oder größerer Zwischenraum. Schnitte jüngerer Stadien zeigen eine sphärische Masse, welche aus Dotter, Protoplasma und Ölkügelchen besteht und in der dunkle Chromatintheilchen zerstreut liegen (Fig. 94). Zellen lassen sich nicht unterscheiden. Bei älteren Formen erscheint im Inneren eine kleine Höhlung, von zwei schwach gesonderten Wandschichten umgeben (Fig. 95). Bei weiter entwickelten elliptischen oder kelchförmigen Formen ist die Höhlung von zwei Schichten umgeben; in der äußeren fängt die Zellenstruktur wieder an sichtbar zu werden. Aber die normalen Kerne sind noch nicht vorhanden. Später wird die Höhle der abgeplatteten urnenförmigen Larven von zwei Zellschichten eingeschlossen (Fig. 96); die Kerntheilchen sind verschwunden, und an ihre Stelle sind Kerne getreten, die nebst einigen Nesselkapseln und Dotterkügelchen die Zellen ausfüllen. Bei einigen noch später entwickelten Exemplaren löste sich das vordere Ende der Kapsel auf und ein Theil der Larve schlüpfte aus. Der gestreckte Stiel und die Fußscheibe schon ausgeschlüpfter Larven dieser Sendung waren ganz oder theilweise von einer hornartigen Schicht umgeben (Fig. 76). In den Larven der zweiten Sendung sammelte sich am Fuße Kittsubstanz in Form einer Platte an, welche die Befestigung bewirkte.

Mit Ausnahme von Kowalevsky und Goerre nehmen Alle, die die

Entwicklung des Scyphostoma beobachtet haben, an, dass der Mund ein Durchbruch beider Keimschichten in der Mitte des freien Endes sei. Viele Beobachter stimmen mit HAFCKFL darin überein, dass dabei eine Wiedereröffnung des Prostoma stattfinde. Es ist bereits bewiesen worden, dass der Urmund der Gastrula und der Mund des Scyphostoma sich an demselben Pole bilden. Bei den Arten aber, welche ich beobachtete, ist der Mund weder ein Durchbruch, bei welchem Ektoderm und Entoderm zusammentreffen, noch eine Wiedereröffnung des Urmundes, sondern, wie GOETTE zuerst zeigte, eine neue Bildung.

Bevor sich das Thier mit dem drüsigen Körperende anheftet, was zu keiner ganz bestimmten Zeit geschieht, hat es an Umfang zugenommen, und sein Gewebe hat sich merklich verändert. Im äußeren Theile der schmalen stäbchenförmigen Ektodermzellen liegen Nesselkapseln von Protoplasma umgeben, während das innere Ende kleine dunkle, von Öltröpfchen und Dotterkörnchen umhüllte Kerne enthält. Diese unterscheiden sich merklich von den großen, in körnigem Protoplasma eingebetteten Entodermkernen. Bei C. arctica und A. flavidula sind die Kerne beider Schichten gleich; zwischen beiden Keimblättern erscheint ein Raum, in dem Gallertfasern liegen können. Dies Alles ist in den Larven von A. marginalis besser zu erkennen als in jenen von A. flavidula und C. arctica, so dass nicht nur überhaupt ein Unterschied der Zellen des Ektoderms und Entoderms sichtbar ist, sondern dass auch die Grenzen dieser beiden Schichten an den Stellen ihres Zusammenhanges leicht festzustellen sind.

Die birn- und keulenförmigen Larven flachen sich so ab, dass ihr, bei der Ansicht von vorn etwas viereckiges freies Ende zwei breite und zwei schmale Seiten besitzt; erstere sind parallel der Hauptebene, letztere parallel der Querebene (Fig. 88, 23). Im Centrum des freien Endes zeigt sich alsdann eine Einstülpung (Fig. 83), welche sich später in längerer oder kürzerer Ausdehnung röhrenförmig nach innen erstreckt. Gleichzeitig stößt das eingestülpte Ektoderm den Urdarm so herunter, dass an den schmalen Seiten zwischen dem äußeren und eingefalteten Ektoderm zwei nach aufwärts strebende Vorsprünge des Urdarmes entstehen (Hauptmagentaschen) (Fig. 83, 64), während an den breiten Seiten das äußere und innere Ektoderm zusammenstoßen (Fig. 87, 84, 63).

Wo das blinde Ende der eingestülpten Röhre die Decke des Urdarmes berührt, findet ein Durchbruch statt (Fig. 84, 64, 86), der in der Hauptebene liegt und sich bis auf beide Magentaschen erstrecken kann; gewöhnlich tritt er im Centrum ein bei C. arctica (Fig. 84, 64), wo die Einstülpung tief ist, gelegentlich auch seitwärts, wie bei Manicina (25) und Cotylorhiza (10). Nach dem Durchbruch des Schlundes und der Entstehung der beiden Magentaschen der Hauptebene bilden die beiden Seiten der Querebene des Schlundes in Verbindung mit dem Darm zwei gerade Flächen (Fig. 84, 87), welche nur auf kurze Dauer gerade sind; da alsbald der Schlund sich in der Querebene erweitert und sich ausbuchtet, und zwar so, dass dadurch jederseits eine kleine blindsackartige Falte, der Anfang der zweiten Magentaschen, entsteht (Fig. 90, 68 mq, Fig. B mq p. 354). Ihre Taschenostien münden also in den Schlund (Fig. 98, 90, 68 o), und nicht nur über dem Niveau der Schlundpforte (Fig. 98, 99, 66 o), sondern auch über dem der Taschenostien der ersten Magentaschen.

Bei den Formen, die ich untersuchte, entstehen die zweiten Magentaschenpaare weder so tief noch so taschenartig als die ersten. Sie treten als Ausbuchtungen des Schlundes auf und entwickeln sich später zu großen Taschen, welche dann wie das andere Taschenpaar gebaut sind (Fig. 403, 67, 93 *mt*, Fig. *D mt* p. 554). Nur dass ihre Decken von ektodermalem Ursprung sind.

Taschenvorhänge, wie sie sich in der Hauptebene vorfinden, existiren nicht. Die ektodermalen Falten oder Umbiegungen des Schlundes könnten als solche aufgefasst werden (Fig. 68, 90 v) und würden mit denen der Hauptebenen aber ganz von ektodermaler Beschaffenheit übereinstimmen, wenn sie etwas tiefer herunterhängen würden.

Die wichtigsten Merkmale der Larvenform, welche GOETTE Scyphula genannt hat und als Grundform der Scyphomedusen, Anthozoen und Ctenophoren bezeichnet, sind das ektodermale Schlundrohr, und die vier es umgebenden blindsackartigen Magentaschen. Die Röhre, welche durch Einstülpung der freien Außenseite gebildet wurde und desshalb vom Ektoderm begrenzt ist, heißt Schlundrohr oder Stomadaeum. Ihre äußere Öffnung ist der Mund, die innere die Schlundpforte, welche direkt in die Darmhöhle einmündet; in diese münden außerdem die beiden Urdarmvorsprünge oder Hauptmagentaschen durch die Taschenostien; die zusammenstoßenden Blätter des Schlundes und der beiden Magentaschen bilden die Taschenvorhänge GOETTE's (Fig. 65, 86 v, o, u, m).

Aus der vorstehenden Beschreibung ergiebt sich, dass die Schlundpforte an der Stelle liegt, wo früher das Prostoma war, während der Mund eine vollständige Neubildung ist (Fig. 68, 65, 66, 67, 86 m, u). Wenn die Schlundpforte seitlich liegt, sind die Magentaschen und in Folge dessen auch die Taschenvorhänge von ungleicher Größe (Fig. 64, 84). Da man nicht genau bestimmen kann, wann die Bildung des zweiten Magentaschenpaares anfängt, so würde ich vorschlagen, die Larvenform

Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen.





Fig. A - D.

Fig. A. Schematischer Querschnitt durch die Magentaschen (a-a Fig. B) einer Scyphula. a-a, Haupt-, b-b, Querebene; mq, mh, Magentaschen der Quer- und Hauptebene; s, Schlund über den Taschen; v. Taschenvorhang und x, Spalte desselben; die Entstehung der ektodermalen Leisten (w), welche später die Septen (sp) der Taschen verbinden.

Fig. B. Schematischer Längsschnitt einer Scyphula durch die Hauptebene (a-a Fig. A). cm, Centralmagen; mh, Taschen der Hauptebene; o, ihre Ostien und v, ihre Vorhänge, bestehend aus der Hauptebene des Schlundes und den anliegenden Seiten der Taschen; s. der Schlund über der Stelle, wo er, um die Taschen der Querebene mq zu bilden, sich ausbuchtet; O', Mündung oder Ostien der Taschen der Querebene; w. Schlundpforte.

Fig. C. Schematischer Längsschnitt einer Scyphula durch die Querebene (b-b Fig. A). mq, Magentaschen der Querebene, die unten in Rinnen (r) auslaufen; o, ihre Ostien; s, Schlund; v, Vorhang der Hauptebene, die nach Spaltung die Seitenreste, welche als Leisten (w) bestehen, zeigen; u, Schlundpforte.

Fig. D. Schematischer Längsschnitt einer älteren Scyphula, nach Bildung des Peristoms pe, Peristomrandes pr, Proboscis pb und Leisten w; cm, Centralmagen; stc, Stielkanal; s, der Schlund: mt, Magentaschen, die in offenen Rinnen (r) auslaufen. schon von Beginn des eingestülpten Schlundes und des ersten Magentaschenpaares an bis zur Bildung der ersten Tentakel Scyphula zu nennen.

Das erste Taschenpaar (Hauptebene) ist also aus einem Vorsprung des entodermalen Urdarmes hervorgegangen, während sich das zweite Paar (Querebene) aus einer Ausbuchtung des Schlundes (Fig. B, mq p. 554), und folglich aus dem Ektoderm entwickelt. Diese Bildung stimmt mit der von GOETTE bei Cotylorhiza und Pelagia beobachteten überein.

Den histologischen Unterschied kann man in diesem Stadium durch Längs- und Querschnitte deutlich erkennen (Fig. 98, 99, 65). Mittlerweile hat sich der Schlund sehr verändert; bis zu den Taschenostien der Querebene ist er noch röhrenförmig (Fig. 97, 66, 67), dann dehnt er sich in diesen Taschen aus und bildet zwischen den vier Taschen vier Wülste (Fig. 99, 98 w), durch welche die Seiten der an einander grenzenden Taschen verbunden werden (Fig. A, w). Durch die Anlagen des zweiten Magentaschenpaares wird auch das Äußere der Larve in der Querebene dicker; dennoch ist die Querachse des Thieres noch immer kürzer als die Hauptachse. Nachdem sich jedoch die zweiten Magentaschen ausgebildet haben, findet eine entsprechende Verbreiterung der ganzen Larve in der Querebene statt. Hierdurch werden gleichzeitig die Schmalseiten beeinflusst (Fig. 98). Sie dehnen sich so aus, dass die unteren Ränder der Taschenvorhänge (Fig. A[x, v], Fig. C[v]) der ersten Magentaschen gestreckt und kürzer werden, wobei die Verkürzung in der Mitte am stärksten ist und daher einen bogenförmigen Verlauf des Randes zur Folge hat; die Magenostien (Fig. A, B, C, o, mq, v) werden denen des zweiten Paares näher gerückt, dadurch kommen die vier Ostien in ein Niveau zu liegen (Fig. 67, 93; Fig. A, x, Fig. C, o p. 551).

Die Seitentheile der Vorhänge erstrecken sich leistenartig nach unten als letzte Überreste (Fig. A, C, D, w) der Vorhänge. Die an einander stoßenden Wände der Taschen bilden mit den anliegenden Leisten vier senkrechte Septen (Fig. 98, 99, 66, 403 w, sp), die sich bis zum Centralmagen ausdehnen. Aus diesen Septen entwickeln sich später die interradialen Falten. Sie bestehen aus Ektoderm und Entoderm, während die Leisten und Alles, was sich aus ihnen bildet, ektodermalen Ursprungs ist (Fig. 98, 99, Fig. A [p. 551] sp, w).

Die Schlundpforte vereinigt sich mit den vier Taschenostien und bildet einen Hohlraum, der an den Centralmagen stößt; seine untere Grenze wird von [°]den Leisten bestimmt (Fig. 99, 68, 66 u, w, Fig. C, D, u, w).

Um das nun verkürzte Schlundrohr liegen die vier blinden Enden der radialen Magentaschen, die allmählich seitwärts gezogen wurden (Fig. 93, 67 mt) und unten in flache Rinnen (Fig. D, C, r) auslaufen,

552

wobei sie durch die interradialen Magenfalten und Septen getrennt werden (Fig. 104 sp, 100 mf). Später setzen sich diese Rinnen und Falten in den Centralmagen fort (Fig. 77 mf, r).

Bis zu dieser Zeit kann man den histologischen Unterschied zwischen Ektoderm und Entoderm noch erkennen. Kurz vor der Entwicklung der Tentakel verschwindet derselbe im unteren Theil der Taschen. Nur im Schlundrohr und am Rande der Septen kann man ihn sogar nach der Entwicklung der achten Tentakel noch wahrnehmen.

Die Veränderungen, die allmählich im Inneren der Larve stattgefunden haben, sind nicht ohne Einfluss auf ihre äußere Gestalt geblieben. Aus dem abgeflachten Thier mit zwei Taschen hat sich durch die Entstehung des zweiten Taschenpaares eine becherartige Form entwickelt, deren orale Hälfte mit konvexem Pol vierkantig ist; einige können auch birnförmig aussehen und die Anheftung kann schon in dieser Zeit erfolgen (Fig. 66, 67).

Über die oben beschriebene Entwicklungsperiode der Scyphomedusen sind CLAUS und GOETTE Verschiedener Ansicht. CLAUS sagt: »Während ich die im Grunde der Einstülpung entstandene Öffnung als Mund betrachtete, welcher durch Wiederaufrichtung jener wieder an die Spitze des Aufsatzes kommt und demnach die innere Bekleidung desselben als entodermal ansehe, wird jene von GOETTE als eine vom Munde zu unterscheidende Schlundspalte aufgefasst, welche in der Tiefe verbleibt. Die innere Bekleidung des Mundaufsatzes ist demnach für ihn ektodermaler Natur und bildet die Bekleidung eines Schlundrohres, während die Öffnung an der Spitze des durch sekundäre Faltung des Ektoderms erhobenen Aufsatzes den neugebildeten Mund vorstellt.«

Da gerade diese Entwicklungsphasen des Scyphostoma, nämlich die Bildung des Schlundes und der damit zusammenhängenden Theile sehr wichtig erscheinen, schenkte ich diesen Punkten eine besondere Aufmerksamkeit. Ich kann nur versichern, dass alle meine an zahlreichen Präparaten gemachten Beobachtungen in dieser Periode lediglich Goerre's Angaben bestätigen.

Das Vorhandensein der ektodermalen Taschen beweist schon allein, dass der Schlund sich nicht wieder ganz ausgestülpt haben kann, weder in der Querebene die der ektodermalen Taschen, noch in der Hauptebene, da aus dem unteren Theil dieser die beschriebenen vier vertikalen Leisten gebildet wurden, die nach unten zu in die konvexen Theile der Magenfalten übergehen, und dabei noch nach der Bildung von acht Tentakeln als Ektoderm zu erkennen sind. Zum weiteren Beweise, dass der ektodermale Schlund sich nicht wieder ausstülpt, um die Proboscis zu bilden (CLAUS), führe ich schon hier an, dass ich einige lebende abgeflachte Larven mit einer langen Proboscis und zwei Tentakeln gesehen habe. Durchschnitte derselben zeigten in der Querebene die kaum begonnene Bildung des zweiten Taschenpaares und ließen das Ektoderm des Schlundrohrs noch deutlich erkennen (Fig. 71, 72, 73 pb, A, s, an). Obgleich diese frühzeitige Tentakelbildung abnormal sein kann, beweist sie doch die Unabhängigkeit der Entwicklung des Schlundes und der Proboscis.

Die beschriebene Metamorphose der ursprünglichen Anlagen setzt sich in der einmal eingeschlagenen Richtung fort. Die Fläche zwischen dem Mund und dem konvexen Rande des oralen Poles wird breiter und flacher, und wird zu dem sogenannten Peristom (Fig. 93 pr, pe) oder Mundscheibe. Letztere entsteht dadurch, dass die blinden Enden der Taschen an Umfang zunehmen, und indem sie sich ausdehnen aufwärts erstrecken, wodurch die äußere Körperform (Fig. 24 pe, pr) bedingt wird. Sie haben sich jetzt zu einem offenen, schirmartigen Dach mit vier durch Septen getrennten Ausbuchtungen unter dem Peristom entwickelt (Fig. D, mt). Die Ostien haben sich in die Mündungen der offenen Rinnen verwandelt, während die Reste der Vorhänge nur noch als ektodermale Leisten bestehen (Fig. D, w, Fig. 63). Unter dem schirmartigen Dach liegt der Centralmagen mit den rinnenförmigen Fortsetzungen der Taschen; dieser von Goerre als Hauptdarm bezeichnete Theil setzt sich abwärts in den einfachen und engeren Stielkanal fort (Fig. $68 \ stc$).

Das Schlundrohr hat sich bedeutend verkürzt und wird immer mehr in jenes Dach des Hauptdarmes hineingezogen; zuletzt ist es ein ektodermaler, mehr oder weniger horizontaler Ring nach innen vom Munde; an ihn schließen sich dann die Reste der vier Taschen und Septen an.

Der in der Mitte des Peristoms liegende Mund erscheint gewöhnlich unregelmäßig vierkantig oder rund; ausnahmsweise tritt er viereckig, wie in älteren Larven auf, wobei die Ecken aber interradial liegen können. Später rücken sie wahrscheinlich in ihre normale Stelle über die Magentaschen. Der Scheitelpol der Taschen dehnt sich bis zur äußeren Seitenwand des Peristoms aus, an dem durch Erhebung der Tentakeln ein Rand erzeugt wird, während die um den Mund liegenden Theile der Taschen und des Peristoms sich dem Schlundrohr zuneigen (Fig. 93). Die Lage der Taschen und Septen wird durch leichte Einsenkungen und Erhebungen des Peristoms (Fig. 24) angedeutet. Das Ektoderm des letzteren ist dünner geworden (Fig. 93, 68) und vertieft durch Hineinwachsen die Einsenkungen, so dass an dem Mund zwischen den Septen vier trichterförmige Einstülpungen (Septaltrichter) (Fig. 104 Si) entstehen, an deren Peripherie sich Muskelfibrillen bilden (Fig. 403, 404, 74 st, 405, 78, 74, 75 l), die sich später zu einem Längsmuskel verbinden. Dieser erstreckt sich in schräger Richtung nach der seitlichen Körperwand und läuft, sobald sich die Magenfalten gebildet haben, längs ihrem inneren oder äußeren Rande (Fig. 412, 75, 77, 78 l). In Längsschnitten sieht man, dass er aus Gallerte besteht, in der Fasern mit Kernen liegen. Querschnitte in der Höhe der Basis der Tentakeln vierarmiger Larven zeigen die Mündungen der Septaltrichter als halbmondförmige Öffnungen in der Nähe des Mundes (Fig. 403, 408, 70 st). Diese Öffnungen erweitern sich später derart, dass sie nur durch schmale Peristomstreifen von einander getrennt sind.

Aus Querschnitten des Stielkanals erkennt man die Durchschnitte der vier Längsmuskeln, welche, von Gallerte umgeben, zwischen den beiden Körperschichten liegen (Fig. 405, 407, 77 *l*).

Die Septaltrichter und die damit verbundenen Längsmuskeln sind bisher verschieden beschrieben worden. Die ersten Beobachter hielten die Längsmuskeln für Nährgefäße, die sich von der Mundscheibe bis zum Fuß in die Urdarmfalten erstrecken. CLAUS, HAECKEL und KOWA-LEVSKY sahen sie als Längsmuskelstränge an. KOWALEVSKY glaubte, dass sie von zwei Magentaschen gebildet würden. HAECKEL leitet sie von dem Ektoderm der Körperwand des Thieres her. CLAUS betrachtet sie in seinen früheren Arbeiten als Gebilde der entodermalen Magenfalten, später jedoch ließ er sie aus Ektodermzellen hervorgehen. GOETTE endlich behauptet, dass das ektodermale Trichterepithel Muskelepithel ist und dass die Muskelfasern sich intracellulär entwickeln. Meine Beobachtungen stimmen also mit dieser Aussage überein.

Nach KOWALEVSKY (ich citire nach 8) soll der eingestülpte Mundrand, indem er sich wieder zur Proboscis erhebt, eine Falte am Mund bilden, von welcher ein aufrechtstehender Rand ausgeht.

CLAUS ist der Meinung, dass das zur Schlundbildung eingestülpte Ektoderm, sich wiedererhebend, zur Bildung der Proboscis beiträgt. Nach GOETTE entsteht die Proboscis aus der Innenzone der Subumbrella, die den Mund umgiebt.

Aus den vorangehenden Beschreibungen wird die Unmöglichkeit der Entwicklung der Proboscis aus einer Wideraufhebung des Schlundrohres ersichtlich. Die Mundscheibe besteht jetzt aus]kurzen, der Schlund dagegen aus langen Zellen (Fig. 68).

Gewöhnlich bildet sich schon vor der Entstehung der Septaltrichter am Munde eine kleine Ringfalte, die allmählich zur Proboscis auswächst. Die äußere Seite derselben besteht Anfangs aus kleinen Peristomzellen, während die innere aus langen Schlundrohrzellen gebildet wird (Fig. 402 *pb*).

Während der Entwicklung der oben erwähnten Organe bilden sich über zwei oder allen vier Taschen warzenartige Auswüchse des Peristomrandes, die Anlagen der vier primären Tentakeln, welche das Scyphostoma erst vollständig machen. Sie entstehen als Auswüchse beider Keimschichten.

CLAUS, AGASSIZ und HAECKEL sind der Ansicht, dass die Tentakel gewöhnlich paarweise auftreten.

In C. arctica wachsen zuerst gewöhnlich zwei Tentakel und zwar über den Taschen der Hauptebene. In A. marginalis erscheinen alle vier ziemlich gleichzeitig, obgleich man auch manchmal die zwei der Hauptebene zugehörigen Paare zuerst bemerkt. Im Übrigen kommen gelegentlich auch Larven mit ein und drei Tentakeln vor.

Wenn man in diesem Stadium mit der Beobachtung des Scyphostoma beginnt, könnte man leicht, wie HAECKEL, zu dem Schluss kommen, dass es ein Hydropolyp sei; denn in der That trifft man jetzt unter dem Peristom nur ein flaches Dach des Hauptdarmes mit den Septen oder Magenfalten an. In Wirklichkeit ist dies aber, wie ich beschrieb, das Ergebnis einer tiefer greifenden Metamorphose der ganz abweichenden Bildung der Scyphula, von der allenfalls die ektodermale Gewebebildung am Rande der Magenfalten und des Schlundrohrs kenntlich zurückbleibt, die aber für sich allein über ihren Ursprung nichts vermuthen lässt.

Die Vernachlässigung des Baues der Scyphula täuscht aber nicht nur einen hydropolypenartigen Habitus des Scyphostoma vor, sondern verbirgt uns auch die Übereinstimmung jenes ursprünglichen Baues mit der Organisation der Anthozoenlarven, welche in dem ektodermalen Schlunde und den ektodermalen Theilen der Magentaschen liegt (25). Der Schlüssel zum Verständnis der Scyphostomen, und damit der Scyphomedusen überhaupt, liegt in dem Jcharakteristischen Bau der Scyphula und in ihrer Entwicklung.

Da man früher die strahlige Gliederung der Scyphostomen nur von den Tentakeln ableitete, so wurde auf ihre Vermehrung ein großes Gewicht gelegt. Sie erscheinen meist zu zweien oder vieren, ohne dass jedoch eine bestimmte Regel festgestellt werden konnte. Goerre bewies aber, dass die eigentliche Strahlgliederung schon vor der Tentakelbildung in den Magentaschen und ihren Septen angelegt ist und sich auch später nur nach ihnen richtet. Denn die Tentakel entstehen immer interseptal über der Mitte der Taschen und vermehren sich nur

nach vorhergegangener Theilung der Taschen. Um dies zu prüfen, zerlegte ich Larven mit zwei, drei etc. bis sechzehn Tentakeln in Schnitte. Überall fand ich ihre axialen Zellenstränge als Fortsetzungen der darunter liegenden Magentaschen. Das erste Paar der Tentakel erscheint über dem ersten Taschenpaar; bei Anwesenheit von drei Tentakeln fanden sich gewöhnlich vier, ausnahmsweise nur drei Taschen vor Fig. 69). Letzteres muss als abnorm betrachtet werden. Nach dem Erscheinen des vierten Tentakels (Fig. 103. 70) ist die Achse der Hauptebene noch immer länger als die Querachse, während die Taschen jetzt von ungefähr gleicher Größe sind. Im Stadium von fünf Tentakeln sind auch fünf Taschen entstanden (Fig. 106), die dadurch gebildet wurden, dass sich eine Tasche des zweiten Paares theilte. Vor dem Erscheinen des sechsten Tentakels theilt sich auch die andere Tasche der Querebene (Fig. 108), und bevor der siebente und achte Tentakel zum Vorschein kommen, theilen sich beide noch einmal, wodurch zwei weitere sekundäre Taschen entstehen, während die beiden primären der Hauptebene noch immer ungetheilt sind (Fig. 440, 444 pm). Dies wird durch die Lage der septalen Trichtermündungen und durch die verschiedene Länge der Achsen bewiesen (Fig. 140, 111).

In Querschnittserien sieht man, dass die sekundären Taschen und Septen weniger tief hinabreichen als die primären, innen also immer untergeordnet bleiben; dass die vier sekundären Tentakel von den sekundären Taschen der Querebene entstehen, und dass sie über die Septen rücken. Die Tentakel also nicht von Septen herrühren. Bei der achtarmigen Larve von C. arctica und der zwanzigarmigen von A. marginalis fangen die Magenfalten an sich zu kräuseln und füllen später den größten Theil des Centralmagens aus (Fig. 77, 78 mf). Die Basis ihrer Zellen enthält Protoplasma und einen gallertähnlichen Stoff. In der kernhaltigen nach der freien Fläche gelegenen Zellenhälfte liegen verschiedene Arten von Nesselkapseln. Die Magenfalten werden vor der Strobilation zurückgebildet. Bei C. arctica verwandeln sich die Theile, welche von den primären Taschenvorhängen herrühren, die Leisten, schon im Stadium mit sechzehn Tentakeln in vier interradiale Ausbuchtungen, die im Schlundrohr weit hervorragen (Fig. 74, 79 f) und später als vier Filamente am Schlundrohr auftreten. Sie bezeichnen die Grenze zwischen dem entodermalen Darm und dem ektodermalen Schlundrohr und sind, wie aus Lage und Gewebe ersichtlich ist, ektodermalen Ursprungs.

Bei der vierarmigen Larve finden Gallertausscheidungen zwischen den beiden Körperschichten, besonders in der Fußgegend statt, welche sich später allmählich überallhin verbreiten. Zwischen den Magenfalten und in dem Stiel erreicht diese Gallerte die stärkste Ausbildung (Fig. 105, 109 g).

Wenn acht Tentakel vorhanden sind, sieht man in der Gallerte Kerne und Fibrillen, die sich allmählich vermehren. Diese wie die Gallerte scheinen von dem Entoderm herzurühren, da sich im inneren Ende des Entoderms ähnliche Kerne und Gallerte vorfinden (Fig. 77, 78 me).

Obgleich man nicht sagen kann, dass diese intermediale Schicht aus zelligem Gewebe besteht, dient sie doch als Bindesubstanz oder Stützlamelle und kann als dritte Schicht oder primitive mesodermale Bindesubstanz betrachtet werden.

Das muskulöse Gewebe der jungen Scyphostoma prägt sich am auffallendsten in den Längsmuskeln zwischen den beiden Blättern der Tentakel, der Proboscis und des Schlundes aus. Wo es auftritt, ist $\overline{e}s$ mit Gallerte umgeben und ein Produkt der Ektodermzellen (Fig. 444, 442, 443, 78 mu, l). Dies erkennt man auch daraus, dass es in der Proboscis, die aus zwei an einander liegenden ektodermalen Schichten gebildet wird, reichlich vorhanden ist (Fig. 407, 444, 442 mu). Die Innenseiten der Ektodermzellen, die mit flüssigem und körnigem Protoplasma angefüllt sind, scheiden sich ab und es entstehen an ihrer Stelle Fibrillen und Kerne, die eine muskulöse Schicht bilden.

Im Querschnitt eines Tentakels kann man beobachten, wie die Muskelfibrillen in verdichteter Gallertschicht koncentrisch um die axialen Zellen gelagert sind (Fig. 113). Die muskulösen Gewebe der verschiedenen Organe stehen in gewisser Verbindung unter einander, wie aus Längsschnitten ersichtlich ist (Fig. 112).

Schlussfolgerungen.

Seit jeher war es schwierig, die Scyphomedusen in richtige Beziehung zu anderen Coelenteraten zu bringen. Man nahm früher an, dass die Scyphomedusen von den Hydropolypen abstammten, indem ihre Larven nur durch die Anwesenheit von Magenfalten von eigentlichen Hydropolypen unterschieden wären. Als man darauf gastrale Falten auch in einigen Tubulariden etc. fand, wurde der Unterschied geringer und sie wurden von einigen Autoren sogar als wesentlich gleich angesehen.

In Folge dessen war man geneigt, die Scyphomedusen mit den Hydrozoen zu einer gemeinsamen Gruppe zu vereinigen. Beide Formen sollten sich daher gemeinsam durch den Mangel des ektodermalen Schlundrohres, der radialen Taschen und interradialen Septen von den Anthozoen unterscheiden. Man nahm also an, dass die Scyphomedusen dem Ursprung nach zu derselben Gruppe wie die Hydromedusen gehörten und dass ihre diphyletische Abstammung eine verfehlte Theorie sei.

Andererseits glaubte man die Scyphomedusen und Scyphostomen durch den Besitz der Magenfalten den Anthozoen näher verwandt als irgend eine andere Klasse der Gölenteraten. Wegen der Ähnlichkeit ihres Baues betrachtete man die Scyphostomen und die Anthozoen nicht nur als nahe Verwandte, sondern nahm eine gemeinsame Ausgangsform mit vier Magenfalten und Taschen für beide an. Die genetische Zusammengehörigkeit dieser Ordnungen war aber nicht genügend bewiesen, um sie in eine Gruppe, die Scyphozoen, zu vereinigen, und die Hydromedusen, Hydropolypen und Siphonophoren in eine andere Gruppe, die Hydrozoen, zu ordnen. Verwandtschaft von Scyphostomen und Anthozoen ist durch Magenfalten nicht zu beweisen, weil solche auch bei (Tubularia) Hydropolypen vorkommen. Weiter war der Unterschied der Scyphostomen und Anthozoen, nämlich der Besitz von Septaltrichtern und ihren Muskeln bei den Scyphostomen unbekannt.

Die Frage nach der systematischen Stellung der Scyphomedusen kann freilich nur durch die Entwicklungsgeschichte entschieden werden. Diese lehrt aber gerade das Gegentheil von den genannten Ansichten. Denn in der Entwicklung der Scyphomedusen kommt die angebliche hydropolypenähnliche Form nicht vor und damit fällt auch der daraus gezogene Schluss.

Dagegen wies GOETTE nach, dass sich die Scyphostomen einerseits durch zahlreiche Merkmale von den Hydropolypen unterscheiden, andererseits aber mit den Anthozoen übereinstimmten.

Die Ergebnisse meiner Beobachtungen an den Scyphomedusen, A. marginalis, A. flavidula und C. arctica tragen dazu bei, das Gewicht der von Goette aufgestellten Thatsachen zu verstärken.

Während die Gastrulation von A. marginalis, A. flavidula und C. arctica, wie ich oben beschrieben habe, nicht nur bei allen drei Species, sondern auch bei den Embryonen einer und derselben Species verschieden war, zeigte sich die Entwicklung der Scyphostomen bei allen in den wesentlichen Punkten gleich. Die junge Planula ändert sich allmählich histologisch und morphologisch und entwickelt sich zu einer Scyphula, deren Merkmale ein eingestülpter, ektodermaler Schlund und radiale Magentaschen sind. Der frühere Irrthum rührt aber daher, dass diese Bildung der Scyphula übersehen wurde; denn das Scyphostoma, welches aus einer eingreifenden Metamorphose der Scyphula hervorgeht, lässt allerdings von den vorausgehenden Bildungen kaum etwas erkennen und gestattete daher jene Annahme, dass es aus einem hydropolypenähnlichen Zustand hervorging. Ich habe gezeigt, dass während der Entstehung der Scyphostoma niemals ein Hydropolyp vorkommt und dass der Organismus, sobald die Taschen und Septen vorhanden sind, der Anthozoe gleicht, und dies um so mehr, als auch in einigen Anthozoen nachgewiesen wurde, dass die Septen theilweis ektodermalen Ursprungs sind und dass die Magenfilamente der Scyphostoma vom Ektoderm gebildet werden (24, 25).

Zum Schluss betone ich wiederholt, dass die wichtigste, hierauf bezügliche Beobachtung ist, dass der ektodermale Schlund sich nicht wieder ausstülpt, was ich mit aller Deutlichkeit gesehen habe.

Würde das Prostoma direkt in den Mund übergehen oder die Wiedereröffnung des geschlossenen Prostoma im Grunde des Schlundes (Schlundpforte) zur Mundbildung führen, so würde die erörterte Bildung der Scyphomedusenlarven nicht stattfinden, und sie wären allerdings den Hydropolypen gleich. Thatsächlich geht ein Theil des Schlundes in die Magenfalten, Septen und Taschenvorhänge und später in die gastralen Filamente, ein anderer in das Schlundrohr und das zweite Paar der primären Taschen über. Desshalb ist der ganze orale Apparat ektodermal, während der Hauptdarm, mit Ausnahme des ektodermalen Theils, und die mesodermale Bindesubstanz entodermal sind.

Die Tentakel sind ihrem Ursprung nach sämmtlich interseptal. Die Grundzahl der Gliederung, die bei den Scyphomedusen vier ist, wird durch die Taschen, Septen, septalen Trichter und die Längsmuskeln angegeben. Die Stammform der Scyphomedusen und Anthozoen war demnach von scyphulaähnlicher Gestalt mit vierstrahligem radialen Bau.

Straßburg, im April 1894.

Litteraturverzeichnis.

- L. AGASSIZ, Contributions to the Natural History of the U.S. of A. Vol. III & IV. 4862.
- 2. A. AGASSIZ, North American Acalephae. 4865. Museum of Comp. Zool. Harvard College.
- 3. F. M. BALFOUR, Comparative Embryology. 1881.
- C. CLAUS, Studien über Polypen und Quallen der Adria. 4877. Wien. Denkschr. Akad. d. Wiss.
- 5. Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. 4883. Leipzig.
- 6. Die Ephyren von Cotylorhiza und Rhizostoma und ihre Entwicklung. Arb. Zool. Inst. Wien, 4884.

560

- C. CLAUS, Über die Entwicklung der Scyphostoma und Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora. Arb. Zool. Inst. Wien. 4890.
- 8. A. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der A. aurita und Cotylorhiza tuberculata. Leipzig 4887.
- 9. ---- CLAUS und die Entwicklung der Scyphomedusen. Leipzig 1891.
- Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Pelagia noctiluca. Diese Zeitschrift. Bd. LV. 4893.
- 14. E. HAECKEL, Metagenesis und Hypogenesis von Aurelia aurita. Jena 1881.
- 12. Das System der Medusen. 1 u. 2. 1879 u. 1880.
- 13. A. C. HADDON, Introduction to the Study of Embryology.
- 14. O. HAMANN, Über die Entstehung der Keimblätter. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. VII. 4890.
- 15. P. HARTING, Notices Zoologique. Niederländisches Archiv f. Zool. 1874-1875.
- 16. O. u. R. HERTWIG, Der Organismus der Medusen. 1878.
- A. KOWALEVSKY, Entwicklungsgeschichte der Lucernaria. Zool. Anz. Vol. VII. 1884.
- J. LOEB, Investigations in physiological Morphology. Journ. of Morph'. Nov. 1892.
- 19. E. METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Medusen. Wien 4886.
- 20. J. P. MCMURRICH, Contributions on the Morphology of the Actinozoa. Journ. of Morph. Vol. IV. 4894.
- 21. The Development of Cyanea arctica. American Naturalist. March 1891.
- 22. A. SCHNEIDER, Zur Entwicklungsgeschichte der A. aurita. Archiv f. mikr. Anat. Bd. VI. 4870.
- 23. F. Smith, Gastrulation of Aurelia flavidula. Bullet. of the Museum of Comp. Zool. Harvard. 4894.
- 24. E. B. WILSON, The mesenterial filaments of the Alcyonaria. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. 1884.
- H. V. WILSON, Development of Manicina areolata. Journal of Morphology. Vol. II. 4889.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparat angefertigt und verschieden vergrößert.

Allgemeine Bezeichnungen:

a, abgeschnürte Zelle;	ei, Eimembran;
ab, aboraler (Scheitel-) Pol ;	en, Entoderm;
an, Anfang der Taschen;	f, Gastralfilament;
b, Blastocöl;	g, Gallerte;
c, Cölenteron;	h, Hauptebene;
cm, Centralmagen;	hd, Hauptdarm ;
d, Dotterkügelchen;	i, Einkerbung; Einstülpung; ;
e, eingewanderte Zelle ;	k, Kern;
ec, Ektoderm;	kł, Kerntheilchen;

l, Längsmuskel; m, Mund; me, mesodermale Bindesubstanz; mf, Magenfalten; mh, Magentasche der Hauptebene; mq, Magentasche der Querebene; mt, Magentasche ; mu, Muskelfibrillen; n, Nesselorgane; o, Taschenostien; p, Prostoma; pb, Proboscis; pe, Peristom; pm, primäre Magentaschen;

pr, Peristomrand; q, Querebene; r, Rinne; s, Schlund; sm, sekundäre Magentascheu; sp, Septa; St, Septaltrichter; st, Stiel; stc, Stielkanal; u, Schlundpforte; ur, Urdarm; v, Taschenvorhang; w, Leisten von Ektoderm; x, hornartige Kapsel; y, oraler Pol.

Tafel XXXII.

Fig. 4-45 von Aurelia marginalis. 25-35×450.

Fig. 4. Reifes E.

Fig. 2-4. Zweizellige Stadien.

Fig. 5-6. Dreizellige Stadien.

Fig. 7-8. Vierzellige Stadien.

Fig. 9. Achtzelliges Stadium.

Fig. 40. Zwölfzelliges Stadium.

Fig. 11. 14zelliges Stadium.

Fig. 42. 32zelliges Stadium.

Fig. 43. 450zelliges Stadium.

Fig. 44. Ungefähr 300zelliges Stadium.

Fig. 45. Frühes Planulastadium.

Tafel XXXIII.

Fig. 24-35 Aurelia marginalis. 25-35×450.

Fig. 21-22. Planulae.

Fig. 23. Frühe Scyphula mit zwei Magentaschen (Hauptebene).

Fig. 24. Scyphula mit vier Magentaschen. Anfang der Proboscis.

Fig. 25. Längsschnitt einer 32zelligen Blastula.

Fig. 26. Längsschnitt einer 64zelligen Blastula mit abgeschnürten Zellen.

Fig. 27. Längsschnitt einer 90zelligen Blastula mit abgeschnürten Zellen.

Fig. 28. Querschnitt einer 425zelligen Blastula mit abgeschnürten Zellen.

Fig. 30. Längsschnitt einer 175zelligen Blastula.

Fig. 34. Längsschnitt einer Gastrula.

Fig. 32. Längsschnitt einer älteren Gastrula.

Fig. 33. Längsschnitt einer frühen Planula.

Fig. 34. Längsschnitt einer älteren Planula.

Fig. 35. Querschnitt einer älteren Planula.

Tafel XXXIV.

Fig. 36—42 × 300 von Aurelia flavidula (Eastport).

Fig. 36, 37, 38. Längsschnitte von Blastulae mit eingewanderten und abgeschnürten Zellen. Fig. 39. Längsschnitt einer Blastula mit Zellen am abgeflachten Pol versammelt.

Fig. 40. Längsschnitt einer frühen Gastrula.

Fig. 41. Längsschnitt einer weiter entwickelten Gastrula.

Fig. 42. Längsschnitt einer entwickelten Gastrula.

Fig. 43—53. × 300. Von Aurelia flavidula (Annesquam).

Fig. 43, 44, 45. Längsschnitte von Blastulae mit eingewanderten und abgeschnürten Zellen.

Fig. 46. Längsschnitt einer frühen Gastrula.

Fig. 47. Längsschnitt einer weiter entwickelten Gastrula.

Fig. 48. Querschnitt einer Gastrula mit eingewanderter Zelle im Entoderm.

Fig. 49. Querschnitt einer Gastrula mit eingewanderten und abgeschnürten Zellen im Blastocöl.

Fig. 50. Längsschnitt einer entwickelten Gastrula.

Fig. 51. Querschnitt einer entwickelten Gastrula mit eingewanderter Zelle im Entoderm.

Fig. 52. Querschnitt einer entwickelten Gastrula mit eingewanderter Zelle im Cölenteron.

Fig. 53. Längsschnitt einer Planula mit eingewanderter Zelle im Entoderm.

Fig. 54—62. ×250. Von Cyanea arctica.

Fig. 54. Längsschnitt einer Blastula.

Fig. 55. Längsschnitt einer späteren Blastula.

Fig. 56. Längsschnitt einer späteren Blastula.

Fig. 57. Längsschnitt einer noch späteren Blastula mit abgeschnürten Zellen.

Fig. 58. Längsschnitt einer Blastula, Anfang der Einstülpung.

Fig. 59. Schräger Schnitt einer Gastrula, mit Polbläschen.

Fig. 60. Längsschnitt einer weiter entwickelten Gastrula.

Fig. 61. Längsschnitt einer entwickelten Gastrula.

Fig. 62. Längsschnitt einer Planula mit Nesselkapseln im Entoderm.

Tafel XXXV.

Fig. 63-73 × 250; 74-76 + 79 × 425; 77-78 × 62. Cyanea arctica.

Fig. 63. Längsschnitt der Querebene, eingestülpter Schlund.

Fig. 64. Längsschnitt der Hauptebene, mit seitlichem Durchbruch des Schlundes.

Fig. 65. Längsschnitt der Hauptebene einer Scyphula mit vier Taschen.

Fig. 66. Schräg durch Septa und Magentasche der Querebene.

Fig. 67, 68. Längsschnitte durch die Querebene älterer Scyphulae.

Fig. 69. Querschnitt durch den Schlund und Taschen eines dreiarmigen Scyphostoma.

Fig. 70. Querschnitt, etwas schräg durch den Mund eines vierarmigen Scyphostoma.

Fig. 71, 72, 73. Querschnitte verschiedener Gegenden des Schlundes eines zweiarmigen Thieres.

Fig. 71. Querschnitt durch die Proboscis und die Tentakeln.

Fig. 72. Querschnitt weiter unten durch Schlund und Magentaschen, in der Querebene Ausbuchtung des Schlundes der Anfang des zweiten Magentaschenpaares. Fig. 73. Querschnitt weiter unten durch die Schlundpforte.

Fig. 74. Längsschnitt eines 16armigen Scyphostoma, mit dem Anfang eines Gastralfilamentes.

Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LVIII. Bd.

Fig. 75, 76. Längsschnitte nahe der Mitte und dem Ende einer Serie eines achtarmigen Scyphostoma. Der Stiel von einer hornartigen Schicht umgeben.

Fig. 77. Querschnitt eines 20armigen Scyphostoma, die Magenfalten und Rinnen zeigend.

Fig. 78. Längsschnitt von einem 20armigen Scyphostoma, den Längsmuskel zwischen den Magenfalten zeigend.

Fig. 79. Längsschnitt von einem Theil eines 20armigen Scyphostoma mit Anfang eines Gastralfilamentes.

Tafel XXXVI.

Fig. 80-93 × 300. Aurelia marginalis.

Fig. 80. Längsschnitt späterer Planula mit verdicktem Ektoderm am Scheitelpol.

Fig. 84. Längsschnitt noch späterer Planula mit verdicktem Ektoderm am Scheitelpol.

Fig. 82. Längsschnitt noch späterer Planula und trichterförmiger Einkerbung

Fig. 83. Längsschnitt, Hauptebene mit Schlundeinstülpung und Anfang der ersten Magentaschen.

Fig. 84. Längsschnitt der Querebene mit Schlundeinstülpung und seitlicher Durchbruch des Schlundes.

Fig. 85. Längsschnitt der Hauptebene mit Schlundeinstülpung.

Fig. 86. Längsschnitt der Hauptebene einer Scyphula mit den zwei ersten Magentaschen, Mund, Schlundpforte, Vorhänge etc.

Fig. 87. Längsschnitt durch die Querebene, Anfang des Durchbruches des Schlundes.

Fig. 88, 89. Querschnitte durch den Schlund einer Scyphula mit den zwei ersten Magentaschen.

Fig. 88. Querschnitt nahe dem Munde.

Fig. 89. Querschnitt nahe der Schlundpforte.

Fig. 90. Längsschnitt durch die Querebene einer Scyphula, die Ausbuchtung des Schlundes, den Anfang der zweiten (ektodermalen) Magentaschen zeigend.

Fig. 91, 92. Längsschnitte durch die Hauptebene einer Scyphula mit vier Magentaschen.

Fig. 94. Längsschnitt nahe der Mitte der Serie.

Fig. 92. Längsschnitt weiter entfernt von der Mitte und durch die ektodermale Magentasche.

Fig. 93. Längsschnitt einer älteren Scyphula mit Peristom und Proboscis.

Fig. 94, 95, 96 × 300. Encystirte Cyanea arctica.

Fig. 94. Schnitt einer eingekapselten Gastrula.

Fig. 95. Längsschnitt einer eingekapselten Planula.

Fig. 96. Längsschnitt einer älteren Form.

Tafel XXXVII.

Aurelia marginalis.

Fig. 97, 98, 99, 400. Querschnitte einer Scyphula mit vier Magentaschen.

Fig. 97. Querschnitt nahe dem Munde.

Fig. 98. Querschnitt durch die ektodermalen Magentaschen (mq) der Querebene und (o) ihren Ostien, und (mh) die entodermalen Magentaschen der Hauptebene und (v) ihrer Vorhänge, sp die Septen.

Fig. 99. Querschnitt an der Schlundpforte, die vier ektodermalen Leisten zeigend.

Fig. 400. Querschnitt unter der Schlundpforte, durch (r) Rinnen und (mf) Magenfalten. Fortsetzungen der Ein- und Ausbuchtungen der Taschen und Septen im Centralmagen.

Fig. 404. Schräger Längsschnitt radial durch eine Magentasche und interradial durch einen Septaltrichter.

Fig. 402. Längsschnitt, Radialebene durch zwei Tentakel eines vierarmigen Scyphostoma.

Fig. 103, 104, 105. Querschnitte verschiedener Gegenden einer vierarmigen Scyphostoma.

Fig. 403. Querschnitt etwas schräg, nahe dem Munde. Auf einer Seite die zwei Magentaschen, zwischen ihren Septen die Längsmuskeln, am Rande der Septen die ektodermalen Leisten, auf der anderen Seite die Mündungen der Septaltrichter und zwei Tentakel zeigend.

Fig. 404. Querschnitt weiter unten als Fig. 403 durch die vier Magentaschen, Septen und Leisten.

Fig. 105. Querschnitt durch den Stielkanal.

Fig. 406. Querschnitt am Mund eines fünfarmigen Scyphostoma, sowohl die primären als sekundären Magentaschen zeigend.

Fig. 107, 108, 109. Querschnitte verschiedener Gegenden eines sechsarmigen Scyphostoma.

Fig. 407. Querschnitt durch die Basen der sechs Tentakel und durch die Proboscis.

Fig. 108. Querschnitt durch den Mund und Magentaschen; zeigend, dass die Taschen der Querebene sich getheilt haben.

Fig. 409. Querschnitt durch den Stiel, Gallerte, Kerne und Durchschnitte der Längsmuskeln zeigend.

Fig. 410, 441. Querschnitte über und unter dem Schlundrohr eines achtarmigen Scyphostoma, zeigend, dass die Taschen der Hauptebene ungetheilt sind, während die der Querebene je zwei sekundäre Taschen, die über die Septen gerückt sind oder geschoben wurden, abgeschnürt haben.

· Fig. 414. Querschnitt unter dem Schlunde durch die vier primären Magentaschen.

Fig. 112. Längsschnitt nahe der Mitte einer Serie eines achtarmigen Scyphostoma.

Fig. 443. Querschnitt eines Tentakels × 1425. Die muskulöse Schicht zeigend.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at Taf. $\Box \Box M$ -



1

.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.Taf.XXXIII.



Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. LVIII.

Taf.AAAIII. Fig.21. m. Fig.23. Fig.22. Fig.23. pcCc 11 Fig.32 0 1 0 en 0 Fig 27. st × Fig.31. Fiq33. Fig 30. en Fig.25. 6 a. 9 0 to Fig 28. Fig 26. Fig 34. cnFig.35. 4 Carterian Terrate delliner 1 11 20 - 10 100 3. Willh.Engelmann

-



*

.

Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.a







Trala - Wilh Engelmann - 11.



In and CENFAL & wait



Taf. XXVII.



lorin & row LA For Invitupity

~



With Engelmann