

Insectenmetamorphose.

norfosi e dei costumi della
arato sericiparo della larva,

thropologie und Ethnologie.

l. Jahrb. Vol. 22 Syst. 1905.
einläufer, Lithobiiden, und
l. 8. Festschr. Möbius. 1905.

Published in advance of
ist. 1877.

ogastres Dipterengenus aus
l. 70. 1901.

fication of Insects. Vol 1.

Die Scyphomedusen.

Von

Otto Maas

(München).

Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorbemerkung	190
I. Systematische Einteilung innerhalb der Gruppe auf Grund neuer Formen	191
A. Einteilung in Ordnungen.	
B. Speziellere Einteilung.	
II. Die Entwicklungsgeschichte und die Stellung der Gruppe im System der Cnidarier	201
A. Scyphostoma und Meduse.	
B. Die frühen Entwicklungsstadien.	
III. Anatomie	210
A. Kanalsystem und Gonaden.	
B. Gallerte.	
C. Muskulatur.	
D. Nervensystem.	
E. Sinnesorgane.	
IV. Physiologie	221
A. des Nervensystems,	
a) für anatomische Ermittlungen,	
b) für physiologische Fragen (Leitung, Rhythmus),	
c) für die Rolle der Sinnesorgane.	
B. Vegetative Physiologie.	
a) Verdauung, Excretion, Atmung,	
b) Chemische Zusammensetzung des Körpers.	
V. Allgemeine Biologie	228
A. Äußere Einflüsse.	
B. Lebensgewohnheiten.	
Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. I.	13

- C. Regeneration.
 D. Variationsstatistik, „Mutation“.
 E. Faunistik.
 a) Horizontale Verbreitung,
 b) Vertikale Verbreitung.

Literaturverzeichnis 235

Vorbemerkung.

Die Medusen sind als Zweig der Cölenteraten trotz sekundärer Anpassungen doch von verhältnismäßig einfachem Körperbau; sie sind in der Blüteperiode der Morphologie von Forschern ersten Ranges studiert worden und haben als Ausgangsmaterial für die Betrachtung der Organsysteme der höheren Tiere gedient. Es ist darum begreiflich, daß bei einer solchen Tiergruppe in der nachfolgenden Zeit keine fundamentalen Entdeckungen, namentlich nicht anatomischer Art, zu verzeichnen sind, sondern daß der Fortschritt unserer Kenntnis mehr eine Verbreiterung als eine Vertiefung scheint. Er gründet sich auf das Studium eigenartiger, sog. „primitiver“ oder „aberranter“ Formen, die früher wenig oder gar nicht bekannt, durch die neueren Expeditionen in größerer Zahl erhalten wurden, sodann auf Fortschritte der mikroskopischen Technik und endlich auf neue Betrachtungsweisen. So ist durch Übertragung der bei höheren Tieren erprobten Imprägnationen und Färbungen eine eingehendere Kenntnis des Nervensystems erreicht worden, ferner durch Beobachtung und Experiment bei dem Wiedererstarken der biologischen Anschauungsweise unser Wissen von den Lebensäußerungen dieser Tiere in ein neues Stadium getreten. Die greifbarsten Fortschritte knüpfen sich aber doch an die Funde der neueren marinen Expeditionen, und von diesen soll das vorliegende Referat, das zunächst nur die Scyphomedusen berücksichtigt, ausgehen. Es greift darum zeitlich zurück bis zur Bearbeitung des Acraspedenmaterials der Planktonexpedition durch VANHÖFFEN (1892), die den Anstoß zur Neuordnung des Systems gegeben hat.

I. Systematische Einteilung innerhalb der Gruppe auf Grund neuer Formen.

Die Stellung der gesamten Gruppe der Scyphomedusen und ihre Besonderheit gegenüber den craspedoten Medusen ist bereits sehr früh erkannt worden; man hat versucht, sie zu einem höher differenzierten Polypen, dem Scyphopolypen, und eventuell zu den Anthozoen, als angepaßte Schwimmform in ähnliche Beziehungen zu bringen wie die craspedoten Medusen zu den Hydroidpolypen. Über den Grad dieser Verwandtschaft herrschen verschiedene Ansichten auf Grund der Entwicklungsgeschichte oder vielmehr deren Interpretation, die dabei noch zu erörtern sein werden (s. u. S. 201); über die Gesamtabgrenzung aber derjenigen Formen, die Scyphomedusen zu nennen sind, herrscht Übereinstimmung. Es sind allerdings recht verschiedenartige „Medusen“ darunter, sogar zeitlebens festsitzende, und unter den freischwimmenden zeigen sich verschiedene „Baupläne“. Darunter bestand denn auch über die systematische Gruppierung innerhalb der Ordnung die größte Meinungsverschiedenheit, und man muß dieser Frage Aufmerksamkeit schenken, wenn man im System überhaupt den Ausdruck der natürlichen Verwandtschaft sucht.

HAECKEL hatte, von einer recht problematischen Stammform *Tessera* ausgehend, die 4 Hauptordnungen Stauromedusen, Peromedusen, Cubomedusen und Discomedusen unterschieden, die 3 ersten als Tesseroniae mit 4 teiligem Schirmkranz zusammengefaßt und die letzteren, die mit 8 teiligem Schirmkranz, in die Unterordnungen Cannostomen, Semaestomen und Rhizostomen (dies nach altem Vorbild) eingeteilt.

Auch CLAUS hatte schon auf die 4- resp. 8 Teiligkeit Wert gelegt, hatte aber als wirklich 4 teilig nur die Calycozoa (= Stauromedusen) und Marsupialidae (= Cubomedusen) aufgefaßt, die Periphylliden (= Peromedusen) als näher verwandt mit einigen Discomedusen, speziell *Nausithoe*, unter die 8 teiligen Formen gerechnet, trotz der Vierzahl ihrer Randkörper. Diesen Gedanken einer näheren Verwandtschaft von *Periphylla* und *Nausithoe* hat dann mit großem Glück VANHÖFFEN (1891/92) aufgenommen auf Grund der Untersuchung tatsächlichen Materials, nämlich der *Periphylla*-Exemplare der Planktonexpedition, wo ihn anatomische Einzelheiten, speziell bei Tentakeln (s. u. S. 212), gegen HAECKEL von Verwandtschaft dieser „aberranten“ Tiefenform mit einer der häufigsten Oberflächenmedusen belehrten. Er gründete darum die Gruppe der Coronaten, Scyphomedusen mit Ringfurche und Lappenkranz, in der die Periphylliden mit den HAECKEL'schen Cannostomen vereinigt sind, weil auch bei letzteren die bedeutungsvolle Ringfurche nachzuweisen

ist. Zum Kriterium der Haupteinteilung macht er aber das Vorhandensein von Septalknoten und unterscheidet danach

- I. Cathammata, mit Verwachsungsknoten, soliden Tentakeln, ohne Mundarme.
 - A. Inconornata, ohne Kranzfurche.
 - 1. Charybdeidae.
 - 2. Lucernaridae.
 - 3. Depastridae.
 - 4. Tesseridae.
 - B. Coronata mit Ringfurche und Lappenkranz.
 - 1. Periphyllidae.
 - 2. Ephyropsidae.
- II. Acathammata, ohne Septalknoten, mit Mundarmen und ev. hohlen Tentakeln.
 - A. Semaestomen.
 - B. Rhizostomen.

CLAUS (1892) hat in mehr allgemeinen Bemerkungen auf die Schwierigkeit aufmerksam gemacht, die in der Vereinigung „Cathammata“ liege, weil die Septalknoten der Coronata, Periphylliden und Ephyropsiden eine ganz andere Bildung seien als die langen Septalleisten der Inconornata, Beutelquallen und Becherquallen. Die Schwierigkeit, das Verhältnis der tetrameralen Medusen (dies wären nach HAECKEL ja die Inconornata und von den Coronata noch Gruppe 1. Periphyllidae) richtig zu beurteilen, „wird noch gesteigert durch die Unsicherheit in der Zurückführung der 4 Septalknoten und Septalleisten auf die ursprünglichen Taeniolen und Septen“ in der Scyphostomaentwicklung. Aber auch innerhalb der Coronata stehen die Gruppen sehr ungleich. CLAUS betont, daß er die Tesseriden und Depastriden nicht aus eigener Anschauung kenne (die Tesseriden hat überhaupt weder vor noch nach HAECKEL jemand gesehen). Diese Tesseriden sind jedenfalls von den Calycozoen (Lucernarien) ganz zu trennen; ob sie Ausgangsformen sind und besonders, ob die festsitzenden Lucernariden auf sie zurückgeführt werden können, ist fraglich; es müßte ja sonst auf ein ursprünglich festsitzendes ein freilebendes Stadium und dann wieder ein Festsitzen erfolgt sein; dafür ist aber in der Ontogenie kein Anhaltspunkt zu finden. Die Charybdeiden stehen jedenfalls in viel weiterem Abstände und sind gegen HAECKEL nicht ein gleichberechtigter Seitenzweig der Stauromedusen wie die Peromedusen. Letztere aber führen (und das spricht nicht nur gegen HAECKEL'S, sondern auch gegen VANHÖFFEN'S Einteilung) von den Stauromedusen zu den Discomedusen hinüber.

Auf Grund eigener Untersuchungen (Material der Albatross-Expedition) hat sich MAAS (1897) für die VANHÖFFEN'Sche Vereinigung

der Periphylliden mit den HAECKEL'Schen Cannostomen ausgesprochen. Die von HAECKEL abweichend dargestellten Teile des peripheren Kanalsystems der Periphylliden lassen sich durchaus auf bekannte Verhältnisse zurückführen; ihre Sinnesorgane haben nichts mit den komplizierten Kolben der Charybdeiden zu tun, sondern gleichen eher denen von *Nausithoe*; noch mehr ist dies bei der später entdeckten Form *Paraphyllina* (Siboga-Expedition) der Fall (s. u. S. 220). Die Achtzähligkeit des Schirmrandes ist kein genügendes Merkmal, um mit CLAUS die Coronaten mit Semaestomen und Rhizostomen zu vereinen. Dagegen kann MAAS, namentlich wegen des so ganz abweichenden Baus der Charybdeiden, einer Zusammenfassung „Inconornata“ nicht zustimmen und glaubt ferner, daß die Coronaten, nach seiner Auffassung des entodermalen Systems, nach der Untersuchung der Gonaden (s. u. S. 213) doch auch Beziehungen zu den Discomedusen zeigen, jedenfalls nicht mit einer negativ charakterisierten Gruppe, den Inconornaten, zu einer gemeinsamen Abteilung vereinigt werden sollen. Es sind daher:

- A. Charybdeida, eine ganz aberrante, schon von der Wurzel an getrennte Gruppe.
- B. Die übrigen lassen sich in drei, quantitativ sehr ungleiche Abteilungen bringen, die eine phyletische Reihe bilden:
 - 1. Stauromedusen (Lucernarida), Tesserida auszuschließen s. u.
 - 2. Coronata (Periphylliden + Ephyropsiden).
 - 3. Discophora (Semaestomata + Rhizostomata).

Im Band *Cœlentérés* seiner umfangreichen Zoologie concrète hat DELAGE (1901) zu dieser Einteilungsfrage eine unentschiedene Stellung eingenommen; er erkennt wohl an, daß man die Cannostomen von den anderen Discomedusen trennen muß, findet es aber „stark übertrieben“, sie mit den Peromedusen zu vereinigen, und hilft sich dafür mit dem nicht ganz neuen Ausweg, für sie eine besondere Ordnung anzunehmen; die grundsätzliche Verschiedenheit der Charybdeiden (Cubomedusen) erkennt er nach MAAS an, bringt aber Stauromedusen und Peromedusen näher zusammen als alle übrigen Autoren, sodaß er wie HAECKEL der Zahl nach 4, aber anders abgeteilte Ordnungen erhält, für die noch zudem lauter neue Namen gegeben werden. Sein System unterscheidet danach:

- 1. ord. Phragmida (Cubomedusae aut.) mit ausgedehnten Inter-radialsepten.
U.ord. Charybdeidae.
- 2. ord. Taeniolida (Stauromedusae + Peromedusae aut.) wegen der Persistenz der Taeniolen.
U.ord. a) Lucernaridae.

U.ord. b) Tesseridae.

„ c) Periphyllidae.

3. ord. Discostylida (Cannostomae HAECKEL), weil sie zu gleicher Zeit eine persistierende Columella wie die vorhergehenden Taenioliden und doch die Scheibenform der nächsten Ordnung haben.

U.ord. Ephyropsidae.

4. ord. Cheilida (Discomedusae aut., HAECKEL partim) wegen der Entwicklung der Mundlippen.
a) Semaestomidae.
b) Rhizostomidae.

DELAGÉ erkennt aber selbst an, daß diese seine Einteilung etwas künstlich sei und daß sich die morphologische Charakterisierung besser von den Untergruppen aus geben lasse.

Auf Grund eigener Untersuchungen, gewonnen am Nervensystem der Lucernariden, hat zu gleicher Zeit KASSIANOW (1901) eine Einteilung resp. eine genetische Beziehung der Scyphomedusengruppen zu geben versucht. Die Lucernariden sind morphologisch als geschlechtsreif gewordene Scyphostomen aufzufassen und haben ihre festsitzende Lebensweise direkt von diesen ererbt. Ihr Nervensystem ist höher organisiert durch Konzentration an den Spitzen der 8 Arme, aber diese 8 Konzentrationen entsprechen nicht ohne weiteres den 8 mit den Rhopalien in Zusammenhang stehenden Nervencentren der höheren Scyphomedusen. Diese 8 Rhopalien sind viel Neu- resp. Umbildungen, die aus ursprünglich an dieser Stelle stehenden Tentakeln hervorgegangen sind, und zwar haben sich zuerst 4 interradiale (Peromedusen) und dann noch 4 perradiale Sinnesorgane (Discomedusen) gebildet, bis die 8-Zahl wie bei den Ephyratypen erreicht war. KASSIANOW's Beweisführung geht nun darauf hinaus, die 4zähligen und 8zähligen Formen dadurch zu scheiden, daß er ihre Randlappen als nicht homolog ansieht. Wirklich adradiale Lappung besteht nur bei den niederen Formen, den Lucernariden, Tesseriden, auch bei den Cubomedusen und noch bei Pericolpiden; bei den höheren Formen aber treten dafür per- und interradiale Lappen auf, sog. Sinneslappen, die je zweigeteilt sind, und verdrängen dadurch die ursprünglichen Lappen vollständig; so sind also die 16 (8×2) Randlappen der Ephyratypen nicht durch Verdoppelung der ursprünglichen 8 Lappen oder durch Addition von 8 Lappen zu erklären, sondern sind völlige Neubildungen, während die ursprünglichen Lappen verschwinden, um nur bei einigen höheren Formen (Aureliden, Rhizostomiden) neben den Sinneslappen wieder aufzutreten, was mit der bedeutenden Größe dieser Acalephen zusammenhänge. Das Auftreten der neuen Lappen ist in der Familie der Periphylliden zu sehen und nach KASSIANOW

ursächlich bedingt durch die Umwandlung ursprünglicher Tentakel in Sinnesorgane.

Eine große Schwierigkeit für diese Ableitung und insbesondere für ihre praktische Anwendung auf die Systematik erscheint darin gelegen, daß die Neubildung innerhalb der so einheitlichen Gruppe Peromedusen zu denken wäre, daß also die bekannte *Periphylla* bereits ganz andere Lappen hätte (nämlich die der Ephyra und der Discomedusen) als die so ähnliche und ebenfalls 4 Rhopalien tragende *Pericolpa*. Zudem darf vom moderneren Standpunkt aus geltend gemacht werden, daß auch die theoretischen Voraussetzungen für solche spitzfindige phylogenetische Ableitungen keineswegs genügend gesichert erscheinen, sondern daß sprunghafte Veränderungen und Vermehrungen solcher adventiven Randgebilde auch auf anderer Basis, nach Gesetzen der Variation und Mutation möglich sind (s. u.). Tatsächlich haben uns auch die neueren Expeditionen mit einer ganzen Reihe von Formen bekannt gemacht, die nach Zahl und Anordnung der Randgebilde wenig in dieses phylogenetisch ausgearbeitete Schema passen. So existiert von der Valdiviafahrt (s. VANHÖFFEN 1902) eine Gattung *Periphyllopsis*, die bei 4 Rhopalien 20 Tentakel und darum im ganzen 24 trennende Lappen anstatt 16 aufweist. Die Annahme, die man im Sinne KASSIANOW's hier etwa machen könnte, daß die 8 alten *Pericolpa*-Lappen hier neben den neuen 8 Doppellappen der *Periphylla* und Ephyra erhalten geblieben seien, erscheint doch sehr gezwungen und auch unmöglich deshalb, weil ja KASSIANOW die Tentakel anstatt der alten Lappen eintreten läßt, hier aber außerdem Tentakel in Überzahl vorhanden sind. Ferner nennt A. G. MAYER (1900) als wahrscheinliche Tiefenform eine *Bathyluca*, die ebenfalls 24 Randlappen, aber dabei 8 Rhopalien und 16 Tentakel besitzt. Noch schwieriger in das KASSIANOW'sche Ableitungsprinzip fügt sich die von der Siboga-Expedition gefundene *Paraphyllina* (MAAS 1903), bei der 4 Rhopalien, 12 Tentakel und 16 Lappen am Schirmrand stehen wie bei *Periphylla*, wo aber die 4 Rhopalien in die Perradien fallen und nicht wie bei *Pericolpa*, *Periphylla* usw. in die Interradien und wo eine noch größere Ähnlichkeit mit der 8 Rhopalien tragenden *Nausithoe* zu erkennen ist. Vor allem aber zeigt die von der Valdiviafahrt entdeckte und bei der Siboga-Expedition wieder gefundene neue Gattung *Atorella* mit 6 Rhopalien, 6 Tentakeln und 12 Lappen, die nach dem wiederholten Fund unmöglich als Anomalie gedeutet werden kann, daß sich die Umbildung des Schirmrands anders vollziehen kann als nach solchen phyletischen Konstruktionen.

Es bleibt von der KASSIANOW'schen Arbeit doch die sehr wichtige negative Feststellung, daß die Lappung, Arme und andere Differenzierungen des Schirmrands bei „niederen“ und „höheren“ Medusenformen nicht die von HAECKEL postulierten Homologien aufweisen

und darum den Stauromedusen, Cubomedusen und Peromedusen eine andere Stellung zugewiesen werden muß. Auch in der Ansicht von der vermittelnden Stellung der Periphylliden begegnet sich KASSIANOW, wenn er auch die Scheidelinie etwas anders legt, mit den anderen neueren Autoren.

Wenn so von allen, die selbst über den Gegenstand gearbeitet haben, die Notwendigkeit einer Reform des Systems anerkannt wird und auch über gewisse Umänderungen Übereinstimmung besteht, so ist es um so bedauerlicher, wenn von diesen Bestrebungen so wenig in die Lehrbücher und in faunistische Zusammenstellungen eingedrungen ist. Es werden z. B. in FOWLER'S Bearbeitung der Coelenteraten (RAY LANKESTER'S Treatise on Zoology 1900) oder in CH. W. HARGITT, Medusae of the Wood's Hole Region (1904) die HAECKEL'schen Gruppen, Namen und Diagnosen so gut wie wörtlich übernommen, und auch in deutschen Lehrbüchern scheint man sich gegen eine Umarbeitung zu sträuben. Die Einteilung der Scyphomedusen in GROBBEN'S so ausgezeichnete Neuherausgabe des CLAUS'schen Buchs ist fast eine getreue Nachführung der HAECKEL'schen Linien, während CLAUS selbst schon früher hier mehr analytisch vorgegangen war. Wenn auch über die Art mancher Abgrenzungen noch Meinungsverschiedenheiten bestehen, so ist doch in manchen Hauptpunkten, so der Seitabstellung der Cubomedusen, der Vereinigung der Cnostonomen mit den Peromedusen, kein Zweifel mehr. Letztere grundlegende Änderung VANHÖFFEN'S wird auch neuerdings durch einen fossilen Fund „erhärtet“, den MAAS (1906) beschrieben hat, wonach eine Solenhofer Gattung die sog. Achteckigkeit der cnostonomen Discomedusen mit der Viereckigkeit und anderen Merkmalen der Peromedusen vereinigt zeigt. Auch über frühere Differenzpunkte ist Annäherung erzielt worden; so erkennt es VANHÖFFEN neuerdings „nach dem Vorschlage von MAAS als berechtigt an, die Incononata aufzulösen“, die ja eine heterogene Vereinigung darstellen; die Lucernarien und Depastriden sollen nach VANHÖFFEN'S letzter Äußerung überhaupt nicht mehr als acraspede Medusen aufgefaßt werden, da sie „geschlechtsreif werdende Scyphopolypen“ darstellen. „Wie weit die Tesseriden als Zwischenformen zwischen ihnen und Medusen gelten können, muß erst genauer geprüft werden“, besonders auch, ob sie wirklich der Sinnesorgane entbehren. HICKSON (1906) bringt in seinem Lehrbuch diese so viel erörterte Gruppe einstweilen bei den Lucernariden unter, da *Tessera* vielleicht nur ein freies Stadium sei in der Lebensgeschichte eines sonst gestielten Genus. Auch MAAS nennt sie in seiner Systemrevision gelegentlich der Fauna arctica 1906 „(vorzeitig oder künstlich) losgelöste Scyphopolypen, die (vorzeitig) Gonaden entwickelt haben. Vielleicht sind sie darum nicht alle selbständige Formen, sondern ordnen sich in den Zeugungskreis anderer Arten ein.“ Gerade die so viel genannte

Tessera princeps aus Challengermaterial wird nur in der Medusenmonographie HAECKEL'S beschrieben, im Challengerwerk selbst aber nicht mehr erwähnt, nicht einmal in der Liste. Es würde jedenfalls die Scyphomedusen-Systematik sehr vereinfachen, wenn man hierin dem HAECKEL'schen Beispiel folgen und diese seither nie mehr gesehene Form überhaupt fallen lassen würde, anstatt ihre Beschreibung und Abbildung von einem Lehrbuch ins andere hinüberzunehmen.

Wenn VANHÖFFEN weiter sagt, daß trotz der Auflösung der Incononaten und trotz der ev. Ausscheidung der Lucernarien und Depastriden an seiner systematischen Gruppierung wenig geändert sei, weil ja doch die betreffenden Formen (s. o. S. 193) den Coronaten stets vorangehen müssen, so ist dagegen zu bemerken, daß mit „vorangehen“ noch keine innerliche Gruppierung ausgedrückt ist, und es verbleibt der Einwand (s. o. l. c.), daß VANHÖFFEN die Coronaten von den Acatammata, den eigentlichen Discomedusen, zu weit weggestellt und als Cathammata mit den Incononaten, einer negativ zusammengehaltenen Gruppe, welche die Charybdeida usw. enthält, näher vereinigt habe als mit den wirklich verwandten Discomedusen. Es sind eben nicht nur die Incononata, sondern auch die „Cathammata“ Gruppen von sehr heterogener Zusammensetzung, wie es ja gerade aus den eben angeführten Bemerkungen über Lucernariden hervorgeht, ganz abgesehen von der strittigen Homologie der sog. Cathammata.

Ob hier die bis jetzt unbekanntes Entwicklungsgeschichte zu einem besseren Urteil verhelfen würde, erscheint fraglich bei den großen Meinungsverschiedenheiten, die für die Auslegung der so gründlich und oft untersuchten Embryologie der Discomedusen bestehen (s. u. S. 202). Von den der Tiefsee angehörigen Periphylliden werden so leicht keine embryologischen Daten zu erlangen sein; was von Lucernarien und Charybdeiden bekannt ist, sind nur einige Stadien, die wie die Erwachsenen für die gänzliche Abtrennung dieser Gruppen sprechen. Es ist daher wohl nur ein Notausweg, der allenfalls in Lehrbüchern eingeschlagen werden kann, die Charybdeiden als Formen mit vereinfachten Lappen nach den feststehenden Lucernarien einzuschieben (s. GOETTE 1902); der Stand unserer Kenntnis erlaubt keine nähere Zusammenfassung. Es sollen daher die Gruppen in der vom Ref. früher vorgeschlagenen Weise gestellt (s. o. S. 193), und in dieser Reihenfolge Einzelverbesserungen im System und neue Formen, so weit sie von allgemeinerem Interesse sind, noch kurz besprochen werden.

Die Charybdeida im weiteren Sinn (Cubomedusae) zeigen eine so eigenartige und gefestigte Organisation, daß sich hier keine abweichenden Formen erwarten lassen. Die HAECKEL'sche Einteilung in Familien erscheint bei untereinander so nahe verwandten Formen künstlich. Die Chirodropidae stellen nur eine in einzelnen Merkmalen quantitativ gesteigerte Ausprägung der Charybdeiden i. e. S.

dar; sie zeigen anstatt 4 einfachen Radiärtentakeln 4 Tentakelbündel, anstatt 8 Marginaltaschen deren 16, einen besser gelappten Schirmrand und eine komplizierte Ausbildung der Filamente, auf Trägern. Diese Scheidung wird aber überbrückt durch die von CONANT (1898) beschriebene Gattung *Tripedalia*, die 3 Tentakel pro „Bündel“, 16 Taschen bei einem ungelappten Schirmrand und einfachere Gastralfilamente ohne Stiel aufweist. Man müßte also für diese Form wieder eine neue „Familie“ aufstellen, wie er selbst und DELAGE (1897) es getan haben. (Auch eine von MAAS beschriebene *Charybdea* zeigt die Filamente auf besonderen Stielen.) Es wird in solchem Fall höchstens Gattungsabgrenzung nötig sein; man hat ferner bei Medusen stets zu bedenken, ob nicht Exemplare, die in ihren Merkmalen die quantitativ mögliche Ausbildung noch nicht erreicht haben, doch geschlechtsreif werden können. So wäre diese *Tripedalia*, trotzdem Planulae in ihr beobachtet sind (s. u.), eventuell nur eine Jugendform, und auch die von HAECKEL mit der Vorsilbe „Pro“ versehenen Formen, *Procharybdis* u. a., die seitdem nicht wieder gesehen sind, bedürfen hierin wie in anderen Punkten einer Nachprüfung.

Die Lucernarida im weiteren Sinn (Stauromedusae) sind nach Ausschluß der freischwimmenden sog. Tesseriden (s. o.) noch mit den festsitzenden Depastriden in einer Gruppe vereinigt; die typischen Formen, Lucernariden i. a. S. mit mehr oder minder tief 8teiligem Schirmrand und einer Gruppierung der Tentakel in 8 Bündel und 8 Gonadenbändern, die einfacheren Depastriden mit fast einheitlichem, in ganzer Ausdehnung von Tentakeln besetztem Schirmrand, mit 4 Gonaden. Auch hier ist die Trennungslinie HAECKEL'S zu scharf, und die morphologischen Unterschiede der Depastriden genügen nicht, um sie in eine besondere Gruppe zu bringen (s. MAAS 1906 a). Die Teilung der 4 interradialen Gonaden in 8 adradiale oder die Vereinigung von 8 adradialen Gonaden zu je zweien ist ein bei nahe verwandten Acraspeden auch sonst wechselndes Merkmal, und ebenso sind die Unterschiede im Schirmrand und in der Tentakelgruppierung nur relativ (s. MAAS l. c. p. 501). Zudem ist auch hier der Unterschied der beiden Familien durch eine neu aufgefundene Form überbrückt worden, *Stenoscyphus*, für die dann der Autor ebenfalls wieder eine neue „Familie“ gründen mußte (KISHINOUE 1902). Bemerkenswert ist bei letzterer Form die gelegentliche freie Ortsbewegung (nach Art eines „Blutegels“), was auf die frei gefundenen „Tesseriden“-gattungen ein bedeutsames Licht wirft. Hier wäre neben der *Lipkea* CARL VOGT'S auch die reduzierte Gattung *Capria* (ANTIPA) zu nennen, die zwar einen 8teiligen Schirmrand, aber überhaupt keine Tentakel besitzt, alle als Anhang zu den typischen Lucernariden, ohne die Notwendigkeit, besondere Abteilungen dafür zu gründen. Bei den typischen Lucernariden treffen wir, was Scyphomedusen angeht, zum ersten Mal

auf das von HAECKEL so häufig angewandte Einteilungsprinzip, eine Reihe von Möglichkeiten bei verschiedenen Merkmalen mathematisch miteinander zu kombinieren: so viel Möglichkeiten, so viel Genera; hier zum Beispiel, mit Gastrogenitaltaschen, ohne solche; mit Randankern, ohne solche: also 4 Genera. Daß trotzdem von der Natur nicht für alle Kombinationsmöglichkeiten auch Gattungen gegeben sind, ist ja vielfach, z. B. bei Kalkschwämmen, gegenüber HAECKEL erörtert worden, ebenso daß natürliche Genera außerhalb der Kombinationsmöglichkeiten liegen können, überhaupt daß man die ganze Systematik nicht besser ad absurdum führen könne, wenn man dies bezwecke, als mit dieser von oben, anstatt von den einzelnen Artindividuen ausgehenden Methode. Es brauchte darum hier nicht noch einmal ausgesprochen zu werden, wenn sich nicht dies falsche Prinzip auch bei allen folgenden Gruppen wiederholte und wenn nicht, trotz aller Einwände, seitens mancher Autoren in ihren Kompilationen die HAECKEL'Sche Systematik immer wieder angewandt worden wäre.

Für die folgende Gruppe, die Coronaten, hat VANHÖFFEN neuerdings eine eigene Einteilung in Familien gegeben, indem er sie nach der Zahl der Sinneskörper nebeneinanderreihet. Die Zahl der Randlappen, die bei gleichbleibender Rhopalienzahl zugleich mit den Tentakeln steigen kann, ist dabei teilweise als Gattungsmerkmal innerhalb der Familie benutzt worden. Man kann dieser Einteilung wohl zum Vorwurf machen, daß sie nicht die ganze Konfiguration des Schirmrands berücksichtigt, sondern nur ein Merkmal zur Trennung der Familien; dadurch werden z. B. *Pericolpa* und *Periphylla* näher miteinander zusammengebracht als erstere mit *Atorella*, (der sie so sehr zu gleichen scheint, wie z. B. die 4zählige *Liriope* der 6zähligen *Geryonia*), für die später von der Siboga gefundene *Paraphyllina* wäre bei den vierhopaligen Formen nicht der richtige Platz (s. o.); ferner haben die Linergiden doch wohl zu große Besonderheiten, um sie mit den Nausithoiden in eine Familie zu vereinigen, und bilden vielleicht eine besondere Brücke zu den Discomedusen. Aber dies sind untergeordnete Einwände gegenüber der praktischen Brauchbarkeit des Systems, die es ermöglicht, die beschriebenen Formen übersichtlich einzureihen, und die spätere Abänderungen leicht gestattet. So können bei der ersten Familie, Periphyllidae mit 4 Randkörpern, die Pericolpiden als Unterfamilie abgetrennt werden. Es bleiben *Periphylla* mit 4×3 Tentakeln und *Periphyllopsis* mit 4×5 Tentakeln. Ob *Nauphantopsis* (FEWKES) wirklich 4×7 Tentakel und nur 4 Rhopalien hat und darum in diese Reihe gehört, trotzdem FEWKES der Form 24 Tentakel und 8 Rhopalien zugeschrieben hat, erscheint noch fraglich. Es gibt bei den Formen mit 8 Rhopalien, den Ephyropsiden, spez. Nausithoiden VANHÖFFEN'S außer den von ihm aufgezählten Gattungen mit 8 Sinnesorganen und 8 Tentakeln, also 16lappigen, neuerdings eine *Bathyluca*

mit 8 Rhopalien und 2×8 Tentakeln, also 24 Lappen, und *Nauphantopsis* würde sich nach der FEWKES'schen Beschreibung als mit 3×8 Tentakel und 32 Lappen mindestens ebensogut in diese Reihe fügen. Dazu wird noch eine *Zonephyra* mit zwar nur 8 Rhopalien und 1×8 Tentakeln, aber 32 Lappen beschrieben. Wenn man daneben noch von den Atorelliden mit 6 Rhopalien und 6 Tentakeln, also 12 lappigen Formen, und den Collaspiden mit zahlreichen Tentakeln und Rhopalien und Lappen in der entsprechenden Doppelzahl hört, so könnte dies wie eine Zahlenspielerei erscheinen; doch zeigt gerade diese nach arithmetischen Gesetzen erfolgende Veränderlichkeit des Schirmands die Schwierigkeit oder Unmöglichkeit, hieran phylogenetische Spekulationen zu knüpfen, um so nachdrücklicher, als auch in den folgenden Medusengruppen ähnliches zu verzeichnen ist.

Es folgen die typischen Discomedusen mit den alten Unterordnungen Semaestomen und Rhizostomen. Schon bei der ersten Familie der Semaestomen, den Pelagiden, finden wir ähnliche Zahlenverhältnisse wieder. Die Stammgattung

Pelagia hat 8 Rhopalien, 8 Tentakel, also 16 Randlappen; *Chrysaora* besitzt 8 Rhopalien, 3×8 Tentakel, also 32 Randlappen; *Dactylometra* bei 8 Rhopalien 5×8 Tentakel, also 40 Randlappen; dazu kommt eine neue japanische *Kuragea* mit 8 Rhopalien und 7×8 Tentakeln, also 64 Randlappen. Ferner existiert noch eine von GOETTE benannte, von VANHÖFFEN berichtete Gattung *Sanderia*, die zwar 32 Lappen wie *Chrysaora*, aber 16 Rhopalien und 16 Tentakel zeigt. In den übrigen 3 Familien der Semaestomen sehen wir ebenfalls die meisten dieser Zahlenverhältnisse vertreten. Wenn wir nun bedenken, daß diese 4 Familien in ihrer Abgrenzung relativ und nach dem oben erwähnten HAECKEL'schen Schema gemacht sind (1. Taschen breit und unverästelt, 2. Taschen breit, verästelt, 3. Taschen (Kanäle) schmal und unverästelt, 4. Kanäle schmal, verästelt) und daß das weiter hinzugenommene Merkmal des Vorhandenseins oder Fehlens eines Ringkanals teils noch nachzuweisen ist, so ergeben sich für das Verhältnis solch analoger Gattungen in verschiedenen Familien und für den „phylogenetischen“ Wert naheliegende Schlüsse.

Am extremsten ist mit dem Prinzip der mehrfachen Kombination verschiedener Merkmale HAECKEL bei den formenreichen Rhizostomen vorgegangen. Demgegenüber hat schon früher VANHÖFFEN ein natürliches System einzuführen gesucht. Gegenüber den Bemühungen von L. S. SCHULTZE (1898), trotzdem das HAECKEL'sche System zu halten, erscheinen die neuen Einwendungen VANHÖFFEN'S (1902) als stärker. Auf Grund von neuem und sehr umfangreichem Rhizostomeenmaterial (Siboga-Expedition) hat sodann MAAS (1903) eine neue analytische Einteilung versucht, die in ihren Endverzweigungen zum Teil mit der VANHÖFFEN'schen Gruppierung parallel

läuft. Um nicht in systematische Einzelheiten zu verfallen, seien nur die Grundzüge der MAAS'schen Gruppierung angegeben.

I. *Arcadomyaria*. Muskulatur in Fiederarkaden angeordnet; Mundarme unregelmäßig gefiedert. Rhopalien mit Auge und äußerer Sinnesgrube. Besonderheiten des Kanalsystems.

Fam. Cassiopeidae.

[In diese Gruppe ist auch von den fossilen Formen *Myogramma speciosum* zu rechnen, ohne dafür ebensowenig wie bei anderen Solenhofermedusen eine besondere Abteilung altertümlicher Formen zu machen.]

II. *Radiomyaria*. Muskulatur in starken Radiärzügen angeordnet. Mundarme zweigabelig. Rhopalien ohne Auge und ohne äußere Sinnesgrube. Kanalsystem charakteristisch.

Fam. Cepheidae.

III. *Cyclomyaria*. Muskulatur ringförmig angeordnet. Mundarme dreiflügelig oder aus Dreiflügelform ableitbar. Hier nach Besonderheiten des Kanalsystems 3 Hauptgruppen, in denen nach weiteren Merkmalen der Armform die Familien Rhizostomidae, Lychnorhizidae, Leptobrachidae, Catostylidae unterschieden werden.

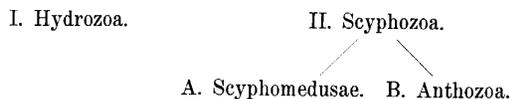
[Hierher wahrscheinlich von den fossilen die länger bekannte *Rhizostomites*.]

Auf einzelne Gattungen und Species soll hier natürlich nicht eingegangen werden. Allgemeinere Fragen über Speciessrennung werden noch später beim Kapitel Faunistik sowie bei der Variationsstatistik und anderen biologischen Erörterungen kurz zu berühren sein.

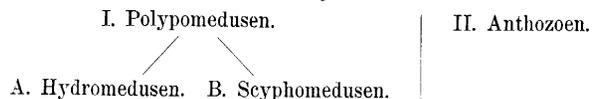
II. Die Entwicklungsgeschichte und die Stellung der Gruppe im System der Cnidarier.

Auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen hat GOETTE den Scyphomedusen eine bedeutend nähere Verwandtschaft mit den Anthozoen zugeschrieben, als bis dahin trotz ihrer Abtrennung von Hydromedusen angenommen war. Früh auftretende und allerdings schnell vorübergehende Organisationsverhältnisse des Scyphopolypen (ein ectodermales Schlundrohr, Magentaschen mit trennenden Scheidewänden) entsprechen nach seiner Ansicht den bekannten Bildungen der Anthozoen, und es wird darum von ihm eine Stammform der

höheren Cnidarier, die Scyphula, angenommen, von der sich Scyphomedusen, Anthozoen und sogar Ctenophoren ableiten sollen. Die letzteren können hier füglich außer acht bleiben; die Annäherung der beiden anderen Gruppen ist aber von vielen Seiten angenommen worden, so von HATSCHKE, LANG u. a., sodaß sich folgendes Einteilungsschema der Cnidarier ergäbe:



Von anderer Seite, von CLAUS und von CHUN, wurde, gerade in der Zeit, auf die dieses Referat zurückgreift (1892), eine ältere Anschauung verfochten, die sich in folgendem Schema ausdrücken läßt:



Zwar haben diese Forscher einige minder bedeutsame Punkte von GOETTE'S Darstellung zugegeben; CLAUS räumt ein, daß die Rüsselauskleidung im Scyphostoma teilweise ectodermal ist, hebt aber gleich darauf hervor, daß die Ephyrascheiben an der entsprechenden Stelle einen durchaus entodermalen Belag haben; CHUN erkennt an, daß bereits früh 4 Taschen angelegt werden, beharrt aber im Kernpunkt, daß kein ectodermales Schlundrohr mit entsprechenden Komplikationen angelegt werde und daß sich manche der GOETTE'Schen Bilder als Kunstprodukte (durch Kontraktion) erklären, auf seiner Ansicht.

Zum Teil beruht die Differenz in den Anschauungen wohl auf GOETTE'S allgemeiner Auffassung der Entwicklungsgeschichte, die jedem Stadium eine absolute Wertigkeit, eine Beziehung als frühere Ahnenform zuerkennt, zum Teil jedoch auch in den tatsächlichen Beobachtungen. Es ist darum von CHUN auf die Notwendigkeit erneuter Untersuchungen hingewiesen worden, und solche sind in der Tat aus beiden Lagern nicht ausgeblieben.

GOETTE hat an *Cotylorhiza* und *Pelagia* weiteres Material gesammelt (das frühere stammte hauptsächlich von *Aurelia*) und bestätigt (1893) aufs nachdrücklichste seine Darstellung vom ectodermalen Schlundrohr, ja er geht in der Auffassung der Rolle des Ectoderms noch weiter. Nur die beiden ersten Magenfallen sind entodermal, das zweite Paar ist ectodermal, ebenso die vier späteren interradianalen Magenfallen oder -taschen, indem sie sich nicht von der Magenhöhle, sondern vom Grund des Schlundrohrs aus bilden. Dadurch sind, wie GOETTE selbst hervorhebt, die Magentaschen verschiedenen Ursprungs; die auf

ihnen entspringenden Gonaden wären also genetisch verschieden; doch gleicht sich vorher die Entwicklung und die histologische Struktur dieser „heterogenen“ Bildungen aus.

IDA HYDE hat (1894) als Schülerin GOETTE'S Arten von *Aurelia* und *Cyanea* untersucht. Mit fast noch größerer Schärfe als GOETTE selbst betont sie das Auftreten der ectodermalen MundEinstülpung mit ihren Folgen nach dem Festsetzen der Planula, wodurch also das Scyphulastadium erreicht wird. Dieses wurde von früheren Beobachtern darum so leicht übersehen, weil das darauf folgende Scyphostomastadium „von diesen vorausgehenden Bildungen kaum etwas erkennen läßt“, infolge der schnellen Metamorphose. HYDE hebt auch ausdrücklich hervor, daß der ectodermale Schlund sich nicht wieder ausstülpt. Die sich anschließenden Bildungen müssen also von ihm, nicht vom Magenentoderm ausgehen. In der Tat bildet ein Teil des Schfundes (außer dem Rohr selbst und dem zweiten Taschenpaar) noch die Magenfallen, Septen und sogar noch einen Anteil für die Gastralfilamente. Es wird also damit in noch weiterem Maße als bei GOETTE selber für die scheinbar einheitlichen gastralen Teile der Scyphomedusen eine in bezug auf Keimblätter ganz heterogene Entstehung beschrieben; trotzdem aber wird wie bei GOETTE die Wichtigkeit der ectodermalen Einstülpung für die allgemeine Homologie mit den Anthozoen betont.

Gelegentlich einer Untersuchung über Actinienentwicklung hat GOETTE (1897) seine Anschauungen über die Verwandtschaft der Anthozoen mit den Scyphomedusen wiederholt, jedoch auch die Schwierigkeit hervorgehoben, „Genealogie und System“ zu vereinbaren.

DELAGÉ'S Darstellung (1897) schließt sich in den allgemeinen Zügen an GOETTE an; doch legt er gerade auf die Genese der Bildungen wenig Wert. Die ectodermale Einstülpung (Schlundrohr) ist zwar da, aber gleich darauf eine Ausstülpung (proboscis), sodaß (auf seinen schematischen Abbildungen) die Grenze von Ecto- und Entoderm verwischt ist. Die (4 perradianalen) Magentaschen sind nur in der Schlundrohrregion vorhanden; in den Interradien wachsen deren Scheidewände nach und nach erst herunter und bilden als Falten von Gallerte und Entoderm die Taeniolenanlage der Erwachsenen; oben verlängern sich die Septen zu wirklich taschentrennenden „Columellen, sodaß damit doch der Anthozoentypus erreicht ist“. Die nachherige gleichartige Entwicklung und histologische Ausbildung der verschieden entstandenen Taschen beweist nach ihm nur die Bedeutungslosigkeit der Keimblätter; daß die erste Meduse (Ephyra) ein ectodermal ausgekleidetes Manubrium hat, die späteren Ephyren aber ein Entoderm bis zum Mundrand, beweist doch nicht, daß solche Medusen nicht homolog wären, sondern auch nur, daß die Keimblattherkunft irrelevant ist.

„Die Verwandtschaft der Scyphozoen (i. w. Sinn) mit Acraspeden wäre schwach begründet, wenn sie sich nur auf das ectodermale Schlundrohr stützte und nicht auch auf das Vorhandensein wahrer Magensecheidewände („vrais cloisons gastriques“), wie sie (nach GOETTE) dem Scyphostomapolypen zukommen, was DELAGE allerdings nicht selbst nachuntersucht hat.

Hier setzen unter SEELIGER in Rostock an frischem Ostseematerial von W. HEIN (1900) ausgeführte Untersuchungen ein. Eine ectodermale Einstülpung und eine daraus folgende Taschenbildung wird von HEIN durchaus in Abrede gestellt, auch nach Durchsicht der frühesten angehefteten Stadien. Das Prostoma, die wirkliche Grenze zwischen Ectoderm und Entoderm, wird nie ganz geschlossen, sondern bleibt als feiner erkennbarer Spalt erhalten. Eine entodermale Zellwucherung am oralen Ende bewirkt die Erhöhung der Proboscisanlage über dem Mundfeld, und auf ihre Höhe kommt so das Prostoma zu liegen. Darum bildet auch dieser definitive Mund des Scyphostomas die Grenze zwischen Ectoderm und Entoderm. Das Schlundrohr in GOETTE'S Darstellung ist vielleicht durch das die Tentakelanlagen innen umgebende Ectoderm vorgetäuscht. Im übrigen ist hervorzuheben, daß auch in HEIN'S sorgfältiger Darstellung die Abgrenzung von Ectoderm und Entoderm, zumal bei Zellwucherungen, schwierig erscheint, so er die trennende Stützlamelle niemals in solcher Ausbildung sehen konnte wie GOETTE und CLAUS. Auch für die weiteren Bildungen werden die ursächlichen und zeitlichen Zusammenhänge abweichend von GOETTE dargestellt. Die Entodermfalten, welche zur Septenbildung führen, sind das Primäre, wie auch in einer späteren Mitteilung über *Cotylorhiza* (1902) und im Anschluß an APPELLÖF'S Actinienuntersuchungen ausgeführt wird, und dadurch bleiben dazwischen in den Perradien 4 Räume übrig; es können nicht umgekehrt die Anlagen der Magenfallen von den Magentaschen ausgehen und diese wiederum von der Bildung eines Schlundrohrs, das ja von HEIN überhaupt nicht anerkannt wird. Die Längsmuskulatur entsteht (wie nach GOETTE) ectodermal; in einer besonders interradianal ausgeprägten Furche zwischen Proboscis und Tentakel erscheinen zapfenartige Zellstränge, die in die Stützlamelle der Magenfalte eindringen und periphere Fibrillen ausscheiden.

In einer anderen, gleichzeitig und unabhängig davon für eine Rhizostomide, *Cassiopeia*, erschienenen Darstellung hat H. P. BIGELOW analoge Mitteilungen gemacht. Der Fall ist hier übrigens durch eingeschobene seitliche Knospung und Ablösung etwas anders gelagert (s. u. S. 210). An der Urschyphostoma bilden sich seitliche Sprossen, die sich ablösen und als „Planulae“, mit Gallerte und Septalmuskeln, weiter schwimmen. An der früheren Anheftungsstelle einer solchen Planula bildet sich der neue Mund des Scyphostomas, ohne jegliches

ectodermale Schlundrohr. Auch die Bildung der Magentaschen geschieht nicht, wie es GOETTE beschreibt, sondern in einem ursächlichen Zusammenhang, wie oben angenommen. Es entstehen 4 Taschen gleichzeitig, und zwar durch Einwachsen der Septa; diese teilen den Magen in einen zentralen Teil und in 4 marginale Taschen.

HEIN'S spätere Ergebnisse bei *Cotylorhiza* (1901) sind von GOETTE'S Darstellung fast ebenso verschieden wie bei *Aurelia*. Allerdings schließt sich hier das Prostoma, und es ist bei der Neubildung und der sehr regen Zellteilung schwer, die beiden Blätter hier auseinanderzuhalten; es entsteht sogar eine „muldenförmige Vertiefung“; aber die Einstülpung früherer Autoren konnte HEIN „nicht in dem gleichen Maße beobachten“ und hält darum daran fest, daß auch hier der Mund des Scyphostomas eine einfache Verbindung des Coelenterons mit der Außenwelt darstellt. Die „Scyphula“ sowie der anthozoenähnliche Bau fehlen, nach HEIN, bei diesen Acraspeden vollkommen, und damit entfielen auch die von GOETTE gezogenen Folgerungen. Der Verfasser geht nun mit der Verwertung entwicklungsgeschichtlicher Stadien ebenfalls sehr weit, wenn er infolge des späten Auftretens der Magenfallen und der Längsmuskeln der jungen Larve vorher einen „vollkommen hydrotypenähnlichen Bau“ zuschreibt und damit die engere verwandtschaftliche Beziehung zwischen Hydro- und Scyphopolypen begründen will.

Eine an gleicher Stelle ausgeführte Untersuchung von FRIEDEMANN (1901) über die postembryonale Entwicklung von *Aurelia* bestätigt die Darstellung von HEIN. Das ectodermale Schlundrohr existiert nicht; immerhin hat das Entoderm in der Proboscis einen ganz anderen Charakter als im Gastralraum. Magentaschen im Sinne GOETTE'S sind „auf ganz frühen Stadien“ nicht vorhanden, sondern nur Rinnen, die durch die Täniolen bedingt werden. Trichter und interradianale Septalmuskulatur sind genetisch verschieden und kommen nur räumlich zueinander. Die Abschnürung der Ephyren ist, wie andere Vorgänge, in dem zeitlichen Auftreten sehr variabel, und schon dadurch sind bei den sich ineinanderschiebenden Um- und Rückbildungsvorgängen Meinungsdivergenzen leicht gegeben.

Dieser letztere Punkt, die allgemeinen biologischen Züge während der Entwicklung, darf nach Meinung des Ref. bei der Bewertung der morphologischen Veränderungen nicht außer acht gelassen werden. Es handelt sich hier nicht um einen Generationswechsel, wie bei der Bildung der Geschlechtsindividuen am Hydrotypenstock (diese werden von vornherein anders angelegt als die Polypenindividuen, auch wenn sie morphologisch auf solche zurückführbar sind, was übrigens neuestens ebenfalls bestritten wird), sondern um eine Umwandlung des Polypen selbst (mehr oder minder etappenweise vom oralen Ende fortschreitend) in die Medusenform. GOETTE hat diesen Unterschied in aller Schärfe hervorgehoben;

der Strobilationsprozeß ist für ihn die Teilung einer in Entwicklung befindlichen gestielten Meduse (oder vielleicht besser eines sich zur Meduse umbildenden Polypen) mit entsprechender Regeneration an der Teilungsstelle. Es bestände sonach überhaupt „kein Generationswechsel, sondern eine mit ungeschlechtlicher Vermehrung im Larvenleben verbundene Metamorphose“. Man hat sich gesträubt, diese Auffassung anzuerkennen, z. T. wohl, weil gerade hier bei Scyphomedusen die Vorgänge nach der Entdeckung von Sars das erste und klassische Beispiel des Generationswechsels bei Cölenteraten bildeten. Vielleicht erscheint auch die GOETTE'sche Fassung, die den Gegensatz betonen will, etwas zu scharf. Wenn der Scyphopolyp, wie es neuere Untersuchungen zeigen, jahrelang als solcher unverändert sich halten kann und dabei immer nur von Zeit zu Zeit einen (allerdings umgewandelten) Endabschnitt freierwerden läßt, so wird das eher als Generationswechsel zu bezeichnen sein, ganz abgesehen von den theoretischen Gründen, die sich noch für diese Auffassung anführen ließen. Aber doch verdient diese terminale Knospung hier, die Teile eines schon bestehenden Polypen umformt, ihre scharfe Unterscheidung von der lateralen Sprossung bei Hydroiden, wo etwas ganz Neues angelegt wird, um so mehr als diese laterale Sprossung bei Scyphopolypen außerdem vorkommt (s. z. B. BIGELOW 1900). Sie führt aber dann immer nur zur Bildung neuer Scyphostomen und nicht wie die Abschnürung terminaler Polypenstücke zu Geschlechtsindividuen. Und daß bei der terminalen Abschnürung wirkliche Metamorphose in Frage kommt, zeigt sich auch darin, daß die Umwandlung mit der Abschnürung noch keineswegs zu Ende ist, sondern in dem schon am Polypen begonnenen Sinne weiter geht; die noch teilweise vorhandenen Polypencharaktere bilden sich zurück, und weitere Medusenmerkmale treten auf. Die GOETTE'sche Betonung des Unterschieds hat somit (Begriff und Wort des Generationswechsels einmal ganz beiseite gelassen) durchaus Berechtigung.

Gerade aber bei dieser GOETTE'schen Auffassung des Entwicklungsgangs als einer Umwandlung (von Scyphostoma zu Meduse) erscheint es gewagt, mit GOETTE weiterzugehen und den einzelnen Stadien solche phylogenetische Bedeutung zuzusprechen. Es ist zu bedenken, wie manches von der später erst funktionierenden Medusenausprägung sich schon im voraus anlegen muß, und daß darum, wenn auch der Scyphopolyp ein „Polyp von besonderer Organisation“ und differenzierter als der Hydropolyp ist, gewiß nicht alles von seiner komplizierten und doch nur vorübergehenden Bauweise auf ein Ahnenstadium und eine Verwandtschaft mit Anthozoen hinweist, sondern daß, um ein viel mißbrauchtes Wort zu wiederholen, manches „Cänogenetische“ mit unterläuft. Zudem ist die Umbildung und Rückbildung verschieden bei verschiedenen Formen, auch je nachdem

jeweils nur eine oder zahlreiche Ephyrascheiben angelegt werden und zur Strobilation kommen. Manche Differenzen in der Darstellung bei der Entstehung der Subumbrella, der Septaltrichter und Muskulatur werden sich dadurch erklären und auflösen. Wenn im einen Fall, bei der ersten, resp. der einzeln sich ablösenden Ephyra, das Mundrohr ectodermalen Anteil hat, im anderen Fall und bei den späteren wie ein Tellersatz zusammengedrängten Ephyren entodermal ausgekleidet ist, so erscheint dieser scheinbare Widerspruch weniger befremdlich im Hinblick auf die durch die experimentelle Richtung, z. B. an Würmern, ermittelten Tatsachen. Hier wird ebenfalls der in der Normalentwicklung ectodermal sich einstülpende Pharynx bei der Regeneration und bei der normalen Terminalknospung, die ja auch Anneliden zukommt, entodermal gebildet oder zum Teil aus neuem Ectoderm, zum Teil vom alten Darm, entodermal. So hat auch BIGELOW umgekehrt beobachtet, daß an seitlich abgeschnürten Scyphostomasprossen (den „Planulae“) sich gerade der erste Mund einfach als Durchbruch, also ohne ectodermales Schlundrohr, bildet, während nachher, wenn an einem solch geknospten Scyphostoma sich die Ephyra gebildet und abgelöst hat, die am zurückbleibenden Teil sich neubildende Proboscis durchaus ectodermal sei, also gerade die Umkehr des CLAUS'schen Falles.

GOETTE selbst und IDA HYDE u. a. beschreiben für Magenteile, die doch in sich als gleichwertig angesehen werden müssen, für Taschen, Filamente, eine verschiedene Genese [auch bei Anthozoen werden übrigens solch heterogene Entstehungsweisen geschildert]. Es ist danach um so weniger gerechtfertigt, der früheren und wie die obigen Auseinandersetzungen zeigen, viel problematischeren Entstehung eines Mundteils eine solche besondere Bedeutung beizumessen. Wie schwierig gerade hier die Abgrenzung des embryonalen, wachsenden Materials in bezug auf „Blätter“ ist, geht — gewollt oder ungewollt — aus allen Darstellungen und speziell auch aus denen der Gegner GOETTE's hervor (s. o.), die eine einheitliche entodermale Entstehung behaupten. Das Ergebnis dieser Betrachtung bleibt also die Abschwächung des embryologischen Zeugnisses und die Notwendigkeit, für solche Fragen auf die Tatsachen der vergleichenden Anatomie zurückzugreifen.

Hier läßt sich von neueren Tatsachen kaum Entscheidendes anführen. Die Organisation von *Spongiocola*, die wie durch LOBIANCO und MAYER bekannt wurde, das Scyphostomastadium von *Nausithoe* darstellt, kann nicht als Zeugnis für eine nahe Verwandtschaft mit den Hydropolypen angeführt werden; denn es liegen hier durch die Lebensweise innerhalb der Spongien im Bau vereinfachte und in der äußeren Form abgeänderte Verhältnisse vor. Die entodermale Lagerung der Gonaden kann zwar, wie CHUX hervorhob, nicht zur Trennung

von den Hydropolypen benutzt werden, da ja bei letzteren und ihren Medusen (s. früher WEISMANN und zahlreiche neuere Arbeiten) Wandlungen der Genitalprodukte beobachtet sind. Aber dieser Umstand darf auch nicht als Zeugnis der Annäherung dienen. Es bricht sich wohl mehr und mehr die Überzeugung Bahn, daß die Genitalzellen nicht „Differenzierungen“ eines Keimblatts oder gar einer noch späteren Bildung (Cölom) sind, sondern daß sie unabhängiges Material darstellen, das nur topographisch in den Verband derartiger „Blätter“ gerät und je nach der allgemeinen Differenzierung manchmal früh, manchmal erst später unterscheidbar ist. Für eine hierher gehörige Gruppe, die Periphylliden, ist von MAAS nachgewiesen (1897), daß keinerlei Übergänge zwischen Entodermzellen und Ureieren bestehen, sondern daß letztere als neutrales Material von drittem Ort in die Genitalfalte hineinwuchern (s. u. S. 214).

Das Mundrohr der Scyphomedusen stimmt für diejenigen, welche die ectodermale Einstülpung leugnen, mit der Proboscis der Hydrodipolypen überein; darin aber mit CLAUS u. a. einen Grund zur engeren Vereinigung beider Gruppen zu sehen, ist ebensowenig nötig wie bei der Ähnlichkeit des herabhängenden Mundrohrs oder Manubriums der Scypho- und der Hydromedusen. Beide Bildungen gehören wie die Glockenform u. a. zu den allgemeinen Ähnlichkeiten, die in beiden Gruppen durch die Lebensweise erzeugt werden. Sogar CHUN, der für eine engere Vereinigung beider Gruppen sich ausspricht, betont nachdrücklich auch die Unterschiede, die schon für die Scyphostomen im Bau der Täniolen gegeben sind, und nennt sie „trotz Mangels des Schlundrohrs und der Septen eine wohl charakterisierte Zwischengruppe“.

Die Magenfilamente in Bau und Funktion und ihre interradiale sind auf der anderen Seite eine so eigenartige Bildung, die in gleicher Weise wie bei Acraspeden auch bei den Anthozoen angetroffen werden. Eine verschiedene Genese darf nicht dagegen ins Feld geführt werden, da in beiden Gruppen ecto- und entodermaler Anteil daran behauptet wird in wechselnder Ausdehnung. Was von anatomischen Tatsachen sonst noch bekannt geworden ist, sei es beim Magen und seinen peripheren Verzweigungen, sei es beim Nervensystem und dessen Differenzierungen (s. u. S. 217), spricht nirgends für eine nähere Vereinigung beider Medusengruppen, sondern eher für einen Gegensatz und für eine Ableitung der Acraspeden von einer bereits höher und in mancher Beziehung anthozoenartig differenzierten Polypenform. Wenn die Vereinigung beider in eine Gruppe nach dem Vorgang von GOETTE, LANG u. a. auch vielleicht zu weitgehend erscheint, so ist jedenfalls die Vereinigung der Acraspeden mit den Hydrozoen noch viel weniger statthaft. Es bliebe daher noch der eine, allerdings recht wohlfeile Ausweg die Gruppen, anstatt subordiniert wie oben (S. 202), einfach koordiniert

darzustellen, wie es ja in manchen Lehrbüchern auch geschehen ist. Die Cnidarier teilen sich dann in die 3 gleichwertigen Gruppen:

I. Hydrozoa II. Scyphozoa III. Anthozoa.

Den Cnidariern im eigentlichen Sinn stehen dann die Ctenophoren als gleichberechtigte Gruppe der Cöloenteraten gegenüber. Man muß sich aber dabei stets vorhalten, daß die festsitzende Form, von der sich die acraspede Meduse löst, eine höhere und an die Anthozoen erinnernde Polypenform darstellt.

Auch die ersten Vorgänge der Entwicklung bis zur Ausbildung der sich festsetzenden Planula werden recht verschiedenartig geschildert und sprechen keineswegs für eine phyletische Verwertung derartiger Stadien. Man käme sonst zu dem absurden Schluß, wie jüngst ein russischer Forscher bei Hydromedusen, daß die entodermalen Hohlräume verwandter Genera nicht homolog seien, weil sie im einen Fall durch Aushöhlung einer kompakten Masse, im anderen durch Einstülpung von außen entstehen.

Auch hier ist die Entodermbildung sehr verschieden beschrieben worden, bald mehr als Invagination, bald mehr als unregelmäßige Delamination. Nach GOETTE wird die Gastralhöhlung inmitten von eingewanderten Zellen gebildet, die sich nach und nach um einen Hohlraum gruppieren; dieser bricht dann nach außen durch, um sich bald wieder zu schließen. HYDE läßt zweierlei (unter Umständen variable; s. u.) Prozesse dabei beteiligt sein, sowohl eine multipolare Einwanderung als eine damit gemischte Einstülpung des Hohlraums von außen. Nach HEIN wandern (sowohl bei *Aurelia* wie bei *Cotylo-rhiza*) wohl eine Reihe von Zellen aus dem Blastoderm in das Blastocöl, degenerieren aber dort, ohne weiteren Anteil am Aufbau des Keims zu nehmen; die eigentliche Entodermbildung geschieht durch regelrechte Invagination. (Einzelne Zellen einer scharf markierten Stelle der Blastula senken sich ein, rasche Zellteilungen führen daselbst zuerst zu einer Zapfenbildung. Die Zellen weichen aber auseinander und ergeben den engen Blastoporus, während die tieferen Entodermzellen weit auseinanderrücken, sich ans Ectoderm legen und so das Blastocöl zum Schwinden bringen.) Die Larve streckt sich und beginnt sich noch vor der Anheftung polar zu differenzieren, indem die Zellen beider Blätter histologische Verschiedenheiten am späteren oralen Pol gewinnen. Da sich der Urmund nach HEIN nie ganz schließt (s. o. S. 204), so wäre die Larve streng genommen nicht als Planula zu bezeichnen.

Zwischen Planula und Scyphostomastadium ist nach HARGITT (1902) bei *Cyanea* eine Encystierung möglich. Sonst scheint das frei-

schwärmende Leben von kurzer Dauer und die Bildung des Scyphostomas sehr rasch zu erfolgen; dagegen kann letzteres sehr lange persistieren. Noch im 3. und 4. Jahr kann bei *Aurelia* nach DELAP (1906) Strobilation und Ephyrenablösung beobachtet werden. Bei manchen Formen schiebt sich, wie von BIGELOW für *Cassiopeia* beschrieben, noch eine Periode sehr intensiver seitlicher Sprossung mit Ablösung der Knospen dazwischen. Beides ist für die allgemeine Auffassung der Vorgänge wichtig (s. o. S. 206).

III. Anatomie.

Für das anatomische Bild der Gruppe gilt am meisten das in der Einleitung Bemerkte, daß prinzipiell Neues hier wenig erwartet werden kann, sondern sich die Entdeckungen mehr auf Einzelheiten beziehen. Es sei daher auf die früheren zusammenfassenden Darstellungen verwiesen, so besonders auf die von HATSCHKE in seinem fragmentarischen Lehrbuch (1888, p. 281—293), die noch vor der hier zusammengefaßten Periode liegt, auf die von CHUN (1891, 1892, p. 122—139), die gerade in deren Anfang fällt, und auf die von DELAGE (1901, p. 295—303), die bereits zahlreiche dieser neueren Einzeluntersuchungen berücksichtigt. Was die neueren Expeditionen an eigenartigen Formen gebracht haben, hat zwar für die Architektur des Acraspedenkörpers manche neue Gesichtspunkte ergeben, die bereits im Abschnitt I über systematische Einteilung erörtert worden sind, aber in bezug auf den anatomischen Bau viel mehr Übereinstimmung in den verschiedenen Formenkreisen, als man nach den früheren HAECKEL'schen Darstellungen von „aberranten“ Formen hätte annehmen sollen.

Was der Acraspedenkörper Eigenartiges zeigt, insbesondere vor der einfacheren Craspedotenmeduse, erklärt sich daraus, daß er die Schwimmform eines bereits höher und in gewisser Richtung spezialisierten Polypen darstellt. Namentlich ergibt sich dadurch die künstliche Teilung in ein zentrales Entoderm, den sog. Magen, und ein peripheres, den sog. Ringsinus (nicht mit Ringkanal zu verwechseln!). Besser als von zwei Abschnitten zu reden, die nur in den Perradien durch einen Kanal zusammenhängen, faßt man sie als ein zusammenhängendes Entodermalsystem auf, das nur in den Interradien durch Verwachsungen getrennt ist. Diese Trennungslinien, die sich von den 4 Septenbildungen des Scyphostomas ableiten lassen, sind in den verschiedenen

Acraspedengruppen in mannigfacher Weise um- und rückgebildet, und bei den typischen Discomedusen ist ein einheitlicher Hohlraum in diesem Sinne wieder erreicht, in welchem nur die Stelle der Filamentbildung von der interradialen Trennungslinie zeugt. Aber auch bei den Periphylliden, wo gerade in radialer Längenausdehnung die Verwachsungsstellen sehr ausgedehnt sind und an die Verhältnisse bei Lucernariden und dem Scyphostoma am ehesten erinnern können, zeigt sich im Querschnitt (s. MAAS 1897, p. 34 und tab. 6), daß die Verwachsung nur sehr unvollkommen ist. Auch die Art, wie die Gonaden verschieden wachsen und übergreifen (l. c. S. 60), spricht gegen die Trennung in einen solchen zentralen und peripheren Abschnitt, und bei Ephyropsiden, spez. *Atolla*, wird deren Grenze noch mehr verwischt durch Weite der „Kommunikationsstelle“ (l. c. S. 69) und so zu den Verhältnissen bei Discomedusen übergeleitet.

An der Peripherie des gastrocanalen Systems bilden sich entsprechend der Konfiguration der Randlappen besondere Verhältnisse aus, zunächst bei der Ephyra 8 einfache Taschen; nachher aber kommt entsprechend der vermehrten Lappenzahl und der Ausbildung von Verlötungstreifen ein komplizierteres System zustande. Durch letztere bleiben (bei den Ephyropsiden, wo diese Verhältnisse typisch sind) 16 Taschen, je 8 in den Radien der Sinnesorgane und je 8 in denen der Tentakeln, übrig, und dazwischen biegen schleifenförmige Ausbuchtungen, dem Lappen folgend, von einer „Tasche“ in die andere, eine Art Ringkanal bildend (s. HATSCHKE fig. 280, p. 288). Bei Radialvermehrung erscheinen natürlich auch die zwischen die Lappen fallenden Taschen entsprechend vermehrt; stets ist die periphere Verbindungsschleife vorhanden; selbst in den Fällen, wo von HAECKEL eine solche vermißt und darum eine Sonderstellung postuliert wurde, wie für *Atolla*. Hier hat VANHÖFFEN (1902, p. 17) die periphere Verbindung nachgewiesen und ebenso MAAS (1903, p. 25) für Linergiden, wo es VANHÖFFEN schon früher vermutet hatte. Es ist darum nachzuuntersuchen, wie es sich bei einzelnen Gruppen der Semaestomen, wo noch ein Ringkanal in Abrede gestellt wird, z. B. bei Cyaneiden, damit auf bestimmten Entwicklungsstadien verhält. Für die Rhizostomeen werden die Verhältnisse durch eine sehr ausgedehnte Cathammenbildung kompliziert, und der Ringkanal kann in dem unregelmäßigen Kanalnetzwerk verwischt werden. Die ringförmige Kanalausprägung, die hier in einzelnen Fällen noch zu erkennen ist, entspricht nicht diesem ganz peripheren Lappenringkanal, sondern einer viel proximaleren Stelle, etwa dem Rand des „Ringsinus“ des Hauptentoderms der Ephyropsiden. Distal und proximal davon bleibt das Entoderm nur in Radiärkanälen oder gar nur in engem Maschenwerk wegsam erhalten. (Näheres hierüber s. MAAS 1903, p. 85.)

Am Grund der Tentakelinsertion hatte HAECKEL für die Peri-

phylliden ganz komplizierte Entodermbildungen beschrieben, die den eigenartigen Charakter dieser Gruppe akzentuieren halfen, und mit besonderen Namen belegt. Es ist aber von MAAS (1897, p. 35) gezeigt worden, daß es sich da nur um Einstülpungen in die Kranztaschen handelt, bedingt durch die Wurzelmuskeln des Tentakels, und daß hierfür besondere morphologische Bezeichnungen (Velar- und Avelartaschen usw.) nicht nötig sind. DELAGE und neuerdings VANHÖFFEN (1902) haben sich dieser Anschauung angeschlossen. Auch die komplizierten Klappenbildungen am Eingang des Tentakelentoderms, die HAECKEL bei Periphylliden beschrieben hat, fehlen, da VANHÖFFEN (1891) gezeigt hat, daß die Tentakel überhaupt nicht hohl, sondern von Entoderm dicht erfüllt sind, womit zu gleicher Zeit ein bedeutungsvoller systematischer Hinweis gegeben ist (s. o. S. 191).

Als excretorische Organe werden neuerdings verschiedene Differenzierungen im Kanalsystem in Anspruch genommen; zunächst wie früher, bei Ephyropsiden (und Semaestomen?) kleine Öffnungen in die Subumbrella hinein an der Kommunikationsstelle von Tentakelkanal und Ringkanal, sodann unregelmäßig verteilte, auf bläschenförmigen Erhebungen stehende Öffnungen des peripheren Kanalnetzes bei Rhizostomen; ferner ein besonderes, früher übersehenes Organ bei *Atolla*, das von VANHÖFFEN (1902) aufgefunden und von MAAS (1903 und 1904) wieder beschrieben wurde. Es liegt im zentralen Teil der Subumbrella, in Gestalt von 2 ovalen Flecken in jedem Hauptradius zu beiden Seiten der Magenecken, weiter proximal als die Gonaden, mit denen diese Flecken in keinem Fall zu verwechseln sind. Besondere Öffnungen sind nicht nachgewiesen; Ectoderm wie Entoderm ist in diesen Organen besonders pigmentiert und aus viel höheren Zellen zusammengesetzt als in der Umgebung. Sie erinnern an die Subumbrellarbläschen der Linergiden, die ebenfalls noch keine definitive Deutung erfahren haben. Auch letztere haben keine nachgewiesenen Öffnungen nach außen, sondern stellen nur kleine Ausbuchtungen des entodermalen Systems in die Subumbrellarhöhle hinein dar. Man hat sie als „Atembläschen“ angesprochen, da sie eine Vergrößerung der subumbrellaren Fläche des Entoderms bedeuten; HAECKEL glaubte Hodenanlagen in ihnen zu erkennen, FEWKES will an lebenden Exemplaren beobachtet haben, daß die Säckchen manchmal prall gefüllt, manchmal leer sind und also wohl ihren Inhalt in die verdauende Cavität entleert haben. Er hält sie darum für Hilfsorgane der Nahrungsaufsaugung, für „gallenbereitende“ Organe. Nach MAAS (1903, p. 25) zeigt das Entoderm der Säckchen keine Änderung gegenüber dem Entoderm der Magentaschen, von denen sie ausgehen; die histologische Verschiedenheit der Säckchen rührt von einer Verstärkung des Ectoderms her. Es mag auch hier eine excretorische Funktion

vermutet werden; doch sind zur Feststellung experimentelle Untersuchungen am lebenden Material nötig.

Als wirklich respiratorische Organe werden von CHUN (1891, p. 134) u. a. die Trichterhöhlen oder „Subgenitalhöhlen“ in Anspruch genommen, die in den Interradien, je nach der allgemeinen Schirmkonfiguration mehr oder minder tief, die Subumbrella hereinwölben und so bei der rhythmischen Pulsation des Schirms das erneuerte Atemwasser weit nach innen führen können (s. u. S. 228). Mit der Ausleitung der Genitalprodukte haben diese Höhlungen trotz ihrer dünnen Wandung gegen die Genitalfalte zu, auch nach allen neueren Untersuchungen, nichts zu tun; so sollte auch endlich der irreleitende Name für diese Bildungen fallen.

Die Gonaden selbst sind bei zahlreichen Gruppen, insbesondere auch bei den Tiefseeformen, wo früher eine Anwendung moderner Schneidetechnik nicht möglich war, neu untersucht worden. Es hat sich dabei gezeigt, daß das Prinzip der Faltenbildung, das O. und R. HERTWIG im Bau der *Pelagia*-Gonade erkannt hatten, für die ganze Klasse zutrifft und die von HAECKEL postulierten tiefgreifenden Unterschiede zwischen Discomedusen einerseits und den übrigen Acraspeden andererseits nicht bestehen (s. MAAS 1897, p. 49 ff.). Die bläschenförmige Ausstülpung der Ephyropsidengonade läßt sich ebenfalls auf die Faltenbildung zurückführen, wie gerade an *Atolla* gezeigt werden kann (l. c. S. 76); ein Gegensatz zwischen „zentrifugalen Kanalgonaden“ und „zentripetalen Gastralgonaden“ zwischen verschiedenen Ordnungen der Acraspeden ist nicht vorhanden. Das ursprüngliche Verhältnis zeigt 4 interradiale Falten in Bogenform, bei denen aber durch die Cathamme die Teilung in je 2 Hälften schon vorbereitet ist. Nach vollzogener Teilung sieht man 8 adradiale Gonaden, wie bei den meisten Ephyropsiden. Das Auseinanderrücken und die Umkrümmung der 2 ursprünglichen Schenkel des einheitlichen Bogens kann in sehr verschiedener Weise erfolgen bei verschiedenen Gattungen (s. MAAS 1897, p. 60, DELAGE 1901, p. 333). Es kann sogar zu einer Wiederannäherung der 8 adradialen zu je zweien, dann aber gewöhnlich im Perradius führen. Man hat sich daher beim Vorhandensein von 4 scheinbar ungetrennten Gonaden die Frage vorzulegen, ob man noch die ursprünglich einheitliche Form oder eine solche Wiederannäherung vor sich hat (s. MAAS 1903), was für die Beurteilung mancher seltenen Gattungen von Bedeutung ist.

In der entodermalen Falte liegen die Geschlechtsprodukte nicht einfach zwischen den epithelialen Blättern der Duplikatur, sondern in einer Gallertschicht eingeschidet, die zugleich mit den Entoderm-lamellen vom Ursprung der Falte aus abgeht. Schon hierdurch gewinnen die Eier resp. Spermaballen eine neutrale Position, noch mehr durch die Verhältnisse am Grund der Falte, wo sie aus der

Gallerte selbst in die Gonade einzuwandern scheinen (bei der jungen *Periphylla*). Dadurch sowie durch den Mangel jeglicher Übergangsstadien zwischen Ureiern ist MAAS zu der Annahme eines indifferenten Ursprungs der Genitalprodukte gelangt (s. o. S. 208). VANHÖFFEN, der bei der jungen *Atolla* und bei einer Anthozoe ganz ähnliche Verhältnisse fand, glaubt dagegen, daß hier und überall bei Cölenteraten die Genitalprodukte ectodermalen Ursprungs sind und nur behufs besserer Ernährung ins Entoderm wandern (1892, p. 20). Ein besonderes indifferentes¹⁾ „Gewebe“ anzunehmen, erscheint ihm nicht nötig. Es ist dies jedoch eine Frage der Auffassung, die nicht bei Cölenteraten entschieden werden kann, sondern im Rahmen allgemein cytologischer und entwicklungsgeschichtlicher Betrachtungen.

Die Gallertstruktur selbst ist von MAAS (1897) und von VANHÖFFEN (1902) an diesen Tiefseeformen eingehender studiert worden. Sie enthält außer zelligen Elementen noch besonders angeordnete Stützfasern, die sie in querer Richtung durchsetzen und verästelte Zweige nach den beiden Schirmflächen entsenden. Die Entstehung der Gallerte wird verschieden geschildert, manche Autoren lassen nur das Entoderm daran teilnehmen; wahrscheinlich jedoch sind in der frühen Entwicklung beide Blätter beteiligt, später, wenn das Ectoderm mehr differenziert ist (Subumbrella) oder reduziert (Exumbrella), vorwiegend das Entoderm.

Vom Muskelsystem ist wenig Neues mitzuteilen. Bereits (o. S. 201) gelegentlich der Einteilung der Rhizostomeen ist besprochen worden, in welcher verschiedener Weise bei den einzelnen Gattungen die Muskelzüge in der Subumbrella verteilt sind. Es bedarf dies deshalb der Erwähnung, weil sich hieraus vielleicht manche Divergenzen in den physiologischen Versuchen verschiedener Autoren erklären. Auch ist nicht ohne Interesse, daß sich die verschiedenen Anordnungen der Muskulatur, so die merkwürdigen Fiederarkaden der *Cassiopia*, der kolossale „fleischige“ Ringmuskel der *Atolla*, bei fossilen Arten wiederfinden (s. MAAS 1902). Über die feinere Histologie der Muskelfasern macht K. C. SCHNEIDER (1893) einige Angaben für *Rhizostoma* und *Pelagia*, wonach die glatten und quergestreiften Muskelfasern sich nur dadurch unterscheiden, daß bei letzteren die Substanz in bestimmten Abständen verdickt ist; vielleicht ist dies als „Folge einer dauernden Kontraktion“ zu deuten. In seinem großen Werk über vergleichende Histologie sind die Acraspeden nicht behandelt, im Gegensatz zur ausführlichen Darstellung der Craspedoten, die in einem späteren Referat Platz finden wird.

Viel mehr Arbeiten liegen über das Nervensystem vor, trotz oder vielleicht gerade infolge der grundlegenden Untersuchungen aus

¹⁾ Es wird übrigens l. c. von MAAS nicht von einem indifferenten Gewebe, sondern einem neutralen Material gesprochen.

früherer Periode. Seitdem man durch O. u. R. HERTWIG, EIMER, CLAUS seine Struktur erkannt hatte und namentlich durch die erstgenannten die allgemeine Bedeutung eines solch primitiven Nervensystems würdigte, lag genügend Grund vor, mit neueren Methoden an seine Erforschung heranzutreten. Zudem ist solch ein einfaches, plexusartiges Nervennetz nicht nur als Vorstufe der ausgebildeteren Systeme anzusehen, sondern hat sich, wie wir durch neue Arbeiten, namentlich von BETHE (1903), wissen, auch bei höheren Tieren an besonderen Körperstellen und Organen noch erhalten, im Verband des höher spezialisierten Gesamtnervensystems, so in den Gefäßen der Vertebraten; daher auch die interessante Analogie von Herzschlag und Medusenrhythmus (s. u. S. 226).

Auf die histologischen Streitfragen, Neuronenlehre oder Fibrillentheorie, kann hier nicht eingegangen werden, da derartige in den Rahmen eines histologischen Spezialreferats gehört, das alle Tiergruppen berücksichtigt. Auch ist bei Medusen dazu um so weniger Veranlassung gegeben, als bei einem Nervennetz, wie sie es besitzen, alle Zellen noch in plasmatischem Zusammenhang stehen. Sogenannte Fibrillengitter liegen bei Nervennetzen nur innerhalb von Ganglienzellen, niemals zwischen 2 Zellen, was der erste Schritt zur Komplikation ist (Vermes). Es ist darum der plasmatische Verlauf analog dem Verlauf der leitenden Elemente, der Fibrillen, und es erscheint darum auch von geringerem Belang, daß mit neueren Methoden KASSIANOW mit Methylblau bei Lucernarien, HESSE damit und mit Osmium, Goldchlorid, Chromsilber keine Resultate erzielt haben den als Nervenfasern gedeuteten Elementen gegenüber. HESSE (1894) läßt das allgemein histologische Verhalten entscheidend sein; bestimmte Linien im Epithel machen sich durch starke Lichtbrechung, fibrilläre Streifung und Varicosität charakteristisch bemerkbar, auch mit Kernanschwellungen, und er kommt dadurch zu ähnlichen Resultaten für den allgemeinen Verlauf wie später BETHE (1903), der mittels besonders vervollkommener Technik (Fixieren mit Salpetersäure, Molybdänbehandlung am Schnitt, Färben mit Toluidinblau bei 56%) die Fibrillen selbst imprägniert hat, weil eben Fibrillenverlauf, wie die Abbildungen BETHE's zeigen, und Faserverlauf übereinstimmen. Es können darum trotz der verschiedenen Methoden der Autoren die anatomischen Resultate nach den Systemgruppen durchgesprochen werden.

WOLFF (1903) hat die primitivsten Formen behandelt, die „Polypenform der Scyphozoen“; das sind aber für ihn nicht die Scyphostomastadien, sondern die Actinien. Sehr bemerkenswert ist, daß sich schon bei diesen Formen aus dem Plexus eine Konzentration, ein primitiver Nervenring, herausbildet. Am Tentakelentoderm werden „motorische Endplatten“ beschrieben.

Bei Lucernariden hat zuerst KASSIANOW (1901) ein Nervensystem wirklich nachgewiesen. Es besteht aus einem ectodermalen Plexus, der sich diffus über die ganze exumbrellare Wand ausbreitet, und aus dem subumbrellaren Teil mit seinen Lokalisationen, abgesehen von einzeln nachgewiesenen Elementen in Tentakeln, Randpapillen und sogar im Entoderm des Gastralraums. Leitende Bahnen liegen in der Tentakelmuskulatur und in anderen Muskeln, ferner im Nessel-epithel der Subumbrella; Anhäufungen „zentraler“ Natur sind in den Armspitzen als motorische Zentren, in dem Sinnesepithel der Nesselbatterien und ferner an anderen perzipierenden Stellen (Randwulst, Tentakelknöpfe) zu erkennen. Es ist also den Actinien gegenüber durch die Lokalisation der nervösen Elemente ein wesentlicher Fortschritt erreicht und das Verhältnis der höheren Medusen angebahnt, ohne daß damit eine direkte Homologie zu deren 8 Zentralorganen gegeben wäre. Es kann eben die Konzentrierung aus einem diffusen Plexus zu Straßen und zu Anhäufungen in der Umgegend der Perzeptionsorgane in verschiedener Weise erfolgen.

Noch mehr zeigt sich dies bei den Charybdeiden, wo im Anschluß an 4 Anhäufungen nervöser Elemente („Zentren“) an den Sinneskörpern und 4 ebensolcher an den Tentakelbasen ein richtiger Nervenring beschrieben wird, der diese 8 Zentren in Bogenlinien verbindet. Es liegt der Gedanke nahe, daß dieser Ring eine Bildung darstellt, wie sie als „Ringstraßen“, d. h. zirkuläre Faseranhäufungen in der Subumbrella, bei Rhizostomeen beschrieben werden, ohne daß es sich um eine direkte Homologie zu handeln braucht. Es würde dadurch die Stellung der Charybdeiden etwas weniger eigenartig erscheinen; doch erlauben die einzigen neueren Untersuchungen von CONANT (1898), die am Nervensystem der Charybdeiden (abgesehen von den Augen, s. u.) angestellt worden sind, hierüber kaum Schlüsse.

CONANT hebt hervor, daß er nicht wie CLAUS in dem Nervenring auch Sinneszellen gefunden hat, sondern nur leitende Elemente. CLAUS hat allerdings diese Verhältnisse mehr nach Analogie mit der von (p. 38) O. u. R. HERTWIG an *Carmarina*, also einer craspedoten Meduse, gegebenen Darstellung, erschlossen als direkt gesehen; dort aber ist der Ring eine ganz andersartige Bildung, eine Art Zentrum, und keine Zusammendrängung bloß peripherer Bahnen. Handelt es sich wirklich um eine den Rhizostomeenbahnen vergleichbare „Ringstraße“, so hätte die Abwesenheit von Sinneszellen in diesem Pseudoring nichts Befremdliches. Auch wäre sein geschwungener resp. zickzackförmiger Verlauf am Rand herauf und herunter leicht verständlich und brauchte nicht mit CONANT (l. c. p. 13) von einem in gleicher Höhe bleibenden erst sekundär abgeleitet zu werden. Außerdem spricht CONANT noch von einem allgemeinen motorischen Geflecht von Fasern und Ganglien in der Subumbrella und endlich noch von lokalen

Anhäufungen für die muskulösen Anhänge (p. 45). Die Untersuchungen CONANT's sind trotz aller Sorgfalt durch seinen frühen Tod fragmentarisch, und eine moderne Behandlung von *Charybdea* verspräche manchen Aufschluß, ebenso unter den Coronaten die leicht zugängliche *Nausithoe*, deren Zentren, die Sinneskörper, durch die HERTWIG'schen Untersuchungen ja ins Detail bekannt sind, für den peripheren Faserlauf. Von den Tiefseecoronaten läßt sich in dieser Beziehung wenig erwarten, da man bei ihnen nicht spezielle Nervenbehandlung vorschreiben kann für die Konservierung; es bestehen schon in der Darstellung ihrer Sinnesorgane manche Differenzen (s. u. S. 219). An der Basis des Rhopaliums von *Periphylla* wird eine gangliöse Anhäufung vermutet (s. DELAGE p. 300 und tab. 36); ferner beschreibt VANHÖFFEN (1902, p. 20) bei *Atolla* in ähnlicher Lage „große gewissermaßen zusammengesetzte Ganglienzellen“, in denen er die Analoga der bisher vergebens gesuchten Hauptganglien der übrigen Acalephen gefunden zu haben glaubt.

Nach den neueren Untersuchungen von HESSE und von BETHÉ bei Rhizostomen, bes. an *Rhizostoma* und *Cotylohriza*, erscheint die frühere Ansicht, wonach das Nervensystem der Acraspeden tiefer stehe als das der Craspedoten, nicht mehr haltbar; sie war wohl nur dadurch bedingt, daß man hier noch nicht alle Elemente des Nervensystems erkannt hatte und deswegen „nicht genügend zwischen peripherem und centralem Teil unterscheiden konnte“.

Das periphere Nervensystem besteht zunächst in einem subumbrellaren Plexus, einem diffusen Nervenetz. Die nervöse Natur der Fasern hat HESSE zunächst aus den oben erwähnten histologischen Merkmalen, dann aus der Lagerung und dem anatomischen Verlauf, der Verbindung mit den Sinneskörpern erschlossen, BETHÉ durch Fibrillenfärbung nachgewiesen. Es nehmen bei den acraspeden Medusen die Zellen, welche muskulös differenziert sind, eine tiefere Lage im Epithel ein als bei den Craspedoten, und die Ganglienzellen liegen zwischen der obersten Epithelschicht und der Muskellage. Ihre Fortsätze haben 3 verschiedene Verlaufsrichtungen: a) nach den oberflächlichsten Epithelzellen, b) in die Tiefe, nochmals einen dünnen Plexus bildend und dann zu den Muskelfasern gehend, c) ein dickeres, auf gleicher Höhe bleibendes Geflecht bildend, den Hauptplexus, der also sowohl mit der Receptionsfläche als mit der Muskulatur in Verbindung steht. Dies gilt für die Anordnung nach Höhe und Tiefe, wie sie auf dem Radialschnitt erscheinen muß; für die horizontale Anordnung in der Subumbrella, wie sie bei Aufsicht nach entsprechender Imprägnation erscheinen muß, ist nun noch folgendes zu merken. Die Fasern liegen nicht ganz diffus, sondern zeigen an einigen Stellen eine ganz bestimmte Anordnung, eine Bevorzugung gewisser „Straßen“. Dadurch kommen in den 8 Radien, welche zu den Sinnesorganen führen, 8 besonders im peripheren Teil ausgesprochene Radiärstraßen

zustande, die den Plexus mit dem Grundgeflecht der Sinneskörper, den sog. „Zentren“, verbinden. Ferner zeigt sich durch rechtwinklige Umbiegung dieser Radiärfasern, da wo das Ringgefäß gekreuzt wird, eine „Ringstraße“. Diese ist aber viel weniger ausgeprägt; eine Zusammendrängung der Fasern findet nur am äußeren Rande statt, nach innen treten die Fasern auseinander und gehen in die gewöhnliche Plexusanordnung über. Durch die 8 Nervenstraßen oder, wenn man will, Radialnerven, ergibt sich auch eine Einteilung des peripheren Teils der Subumbrella in 8 Muskelfelder; allerdings wird der Muskelbelag in den 8 Radiärstraßen nach HESSE nicht unterbrochen, sondern verläuft, wenn auch schwächer, ohne Faltung, unter diesen hin. Nach BETHÉ liegen aber in diesen und anderen Radien nach der Mitte zu wirklich muskelfreie Felder. Diese muskelfreien Felder werden aber vom Nervenetz ebenso durchzogen wie die Muskelfelder selbst, was für physiologische Fragen von Bedeutung ist (s. u.).

Als zentrale Teile des Nervensystems spricht HESSE Differenzierungen an der Basis der Randkörper an. Der Bau eines solchen kann als bekannt vorausgesetzt werden. Es handelt sich um einen von Entoderm ausgekleideten von einer gallertigen Deckschuppe überdachten Kolben. Das Entoderm dieses Kolbens zeigt distal die Kalkkristalle, das Ectoderm ist zu einem hohen Nervenepithel umgebildet, dessen Fasern nach innen einen unentwirrbaren Filz bilden; weiter nach innen, da wo der Randkörper sich absetzt, liegt subumbrellar eine noch markantere Differenzierung, die „innere Sinnesgrube“, ferner an der Exumbrella, da wo die Deckschuppe sich absetzt, eine weitere Differenzierung, die „äußere Sinnesgrube“, die aber nicht allen Gattungen gleichmäßig zukommt (s. MAAS 1903). Diese äußere Sinnesgrube ist durch Fasern, die durch die Gallerte durchtreten, mit dem Nervenfilz des Randkörperstiels verbunden. In der inneren Sinnesgrube sowie im Randkörpernervenepithel hat HESSE Ganglienzellen nachgewiesen: beide Differenzierungen hängen zusammen, und von ihnen gehen dann die erwähnten Radiärstraßen aus. Diese mit Ganglienzellen versehenen Teile des Nervenepithels möchte darum HESSE als die eigentlichen Zentralorgane ansprechen. Es bestünde also eine Verbindung eines solchen Zentrums abgesehen von den Sinnesorganen 1. mit den benachbarten Muskelfeldern, 2. mit entfernteren Muskelfeldern, 3. mit anderen Zentren, und endlich sind auch die Muskelfelder unter sich, ohne Vermittlung von Zentren, direkt verbunden (s. Physiologie).

Auch die Sinnesorgane an sich, ohne Rücksicht auf ihren Zusammenhang mit dem übrigen Nervensystem, haben mehrfache Neuuntersuchungen gefunden, aus denen hervorgeht, daß in ihrer Struktur doch eine größere Mannigfaltigkeit besteht. O. u. R. HERTWIG haben seinerzeit nach eigener Untersuchung 3 Typen angenommen, den von *Nausithoe*, den der Semaestomen (*Pelagia*, *Aurelia* usw.), dem

sich die von CLAUS und EIMER untersuchten Organe der Rhizostomeen anschließen; als dritter Typus kommt der ganz abweichende von *Charybdea* dazu. Für die Lucernariden einen eigenen Typus anzunehmen, dazu besteht auch nach den neueren Untersuchungen von KASSIANOW (s. o.) keine Veranlassung, da nach diesem Autor bei ihnen wohl besonders lokalisierte Sinnesepithelien vorkommen, aber trotz ihrer bedeutsamen Lage und ihrem Zusammenhang mit dem übrigen Nervensystem doch nicht in Form abgegrenzter Organe der Rhopalien: es bestünde daher die HATSCHEK'sche Scheidung in Rhopalifera und Arhopalia auch heute noch zu Recht; nur trüge sie der abweichenden Stellung der Charybdeiden keine Rechnung. Innerhalb der eigentlichen Discomedusen, beim zweiten HERTWIG'schen Typus, bestehen namentlich für die Ausprägung der Sinnesgruben, die mit den Rhopalien verbunden sind, und für die Augendifferenzierungen, die noch auf dem Krystallsack sitzen können, große Mannigfaltigkeiten, die, wie MAAS gezeigt hat (1903 p. 87), auch systematisch verwertbar sind. Eine äußere Sinnesgrube in ihrer höchsten Ausbildung, mit den radiär und am Rand stehenden Gallertleisten und den entsprechenden epithelialen Differenzierungen, hat HESSE bei seiner *Cotylorhiza* genau beschrieben (1894 p. 105); einfachere Gruben ohne Radiärfalten kommen bei den Cassiopeiden vor, und bei *Mastigias* (s. MAAS, l. c. tab. 11); bei typischen Cepheiden fehlen sie ganz. Die Augen sind manchmal paarig, manchmal unpaar, manchmal überhaupt nicht vorhanden. Bei *Chrysaora* soll die innere Sinnesgrube fehlen; die Semaestomen überhaupt sind in dieser Richtung noch genauer zu untersuchen. Jedenfalls besteht aber zwischen ihnen und allen Rhizostomeen trotz aller Einzelabweichungen auch innerhalb der Gattungen doch eine bemerkenswerte Übereinstimmung und eine ausgesprochene Verschiedenheit vom ersten Typus, den *Nausithoe* repräsentiert. Schon das wäre Grund gewesen, die sog. Cannostomen von den typischen Discomedusen zu trennen (s. o. S. 193), und man mußte darum, nach VANHÖFFEN's Vereinigung der Cannostomen mit den Peromedusen zu „Coronaten“, einer Untersuchung der Sinnesorgane der Periphylliden besonderes Interesse entgegen bringen.

MAAS hat gezeigt (1897), daß die Sinneskolben von *Periphylla* nicht, wie HABECKEL postulierte, eine Mittelstellung zwischen denen von *Charybdea* und *Nausithoe* einnehmen, sondern den letzteren sehr nahe stehen, wie es VANHÖFFEN annahm. Es handelt sich um einen ziemlich einfach gebauten, gestreckten, noch sehr tentakelähnlichen Kolben, der nur ganz distal, da wo das Entoderm zu Konkrementzellen umgebildet ist, eine Deckschuppe zeigt; die entodermale Achse geht kontinuierlich, ohne Abschnürung, und mit Hohlraum bis zu den distalen Konkrementzellen. Auf der Unterseite findet sich eine bulböse Auftreibung mit ectodermalem Sinnesepithel und ebenso zwei-

seitliche Ausbuchtungen mit sehr hohen und modifizierten Ectodermzellen und stark bräunlich pigmentiertem Entoderm, die als augenartige Bildungen in Anspruch genommen werden. VANHÖFFEN (1902) hat gegen diese Darstellung eingewandt, daß sie aus von anderen konserviertem Expeditionsmaterial mühsam kombiniert ist, und eine neue Beschreibung nach seinen eigenen an Bord der Valdivia erhaltenen Exemplaren gegeben mit zahlreichen Abbildungen. In bezug auf die Gesamtstruktur, den Rhopalarkanal, und seine direkte Fortsetzung zu den Konkrementzellen, die Deckschuppe, Sinnespolster stimmt sie mit der obigen dennoch überein. Sinnesepithelien werden auch noch auf der oberen Seite des Kolbens und sich auf die Deckschuppe fortsetzend beschrieben. Eine wesentliche Differenz besteht aber darin, daß VANHÖFFEN das Vorhandensein jeglicher Ocellen in Abrede stellt. MAAS will aber auch nach neueren Untersuchungen (1903 und 1904) die Möglichkeit solcher Bildungen aufrecht erhalten. Er gibt wohl zu, daß die Abfaltung der seitlichen Organe vom ventralen Bulbus Kunstprodukt war, betont aber wie früher, daß hier das Ectoderm differenziert und das Entoderm im Gegensatz zur Umgebung stark braun gefärbt ist. Bei denjenigen Arten, wo auch das periphere Kanalsystem gefärbt ist, würde dies ja weniger bedeuten; bei der jetzt untersuchten Art ist aber die entodermale Färbung sonst nur auf Zentralmagen und Mundrohr beschränkt. Um so auffälliger ist das plötzlich im Rhopalarbulbus wiedererscheinende Pigment, und gerade in den Seitenteilen ist es besonders ausgesprochen. Natürlich ist eine solche Bildung nicht mit den hochdifferenzierten Augen der *Charybdea* zu vergleichen, aber doch vielleicht mit akzidentellen Augenbildungen, wie sie SCHEWIAKOFF früher beschrieben hat, wo sich ebenfalls ein vom Entoderm geliefertes Pigment findet. Man könnte ja gegen das Vorhandensein von Augen die Lebensweise in der Tiefsee einwenden; aber nicht nur für höhere daselbst lebende Tiere wie Fische und Krebse, sondern auch für niedere wie Seesterne sind neben blinden auch sehende Formen, ja solche mit besonders entwickelten Augen gefunden.

Bei *Paraphyllina*, einer neuen zwischen *Periphylla* und *Nausithoe* stehenden Gattung, die aus Zwischenregionen (200 m) stammt, ist ein Auge wie bei *Nausithoe*, nur in noch besserer Ausbildung, mit lichtbrechender Linse, ectodermalem Pigment und entsprechendem Sinnesepithel von MAAS beschrieben worden (1903, p. 9). Die Kolben von *Atolla* sind nicht rudimentär, wie HAECKEL meinte, sondern haben die typischen Teile, Stalolithensack, Deckschuppe, Sinnespolster (s. MAAS 1897). Ihr feinerer Bau ist von VANHÖFFEN studiert worden (1902). Augenartige Bildungen kommen hier sicherlich nicht vor.

Für Charybdeiden sind von CONANT (1897 und 1898) und von BERGER (1900) Angaben gemacht worden, die die früheren Beschreibungen

speziell die von SCHEWIAKOFF, in einigen Punkten zu berichtigen suchen. Nach CONANT ist der sogenannte Glaskörper im Hauptauge keine einheitliche Bildung, sondern aus einzelnen Prismen von lichtbrechender Substanz zusammengesetzt, jedes mit einer stärkeren zentralen Faser. Die kegelförmigen Pigmentstreifen im Glaskörper sind direkte Fortsetzungen der darunterliegenden Pigmentzellen. Ein bestimmtes Alternieren von Pigmentzellen und Sehzellen besteht nicht. Der Glaskörper gehört nach BERGER zur Retina selbst; er setzt sich aus Prismen und Pyramiden zusammen, die besonderen Zellen zugehören; Pigmentzellen, Prismenzellen, Pyramidenzellen liegen nebeneinander. In letzteren sind nervöse Differenzierungen zu erkennen. Die paarigen Augen (und das kleinere unpaare Auge) zeigen nur eine Sorte von Zellen. Doch sind diese und weitere Einzelheiten mehr für einen allgemein histologischen Vergleich der Sehorgane als für die Medusengruppe selbst von Bedeutung. Interessanter erscheinen andere Angaben CONANT's, wonach bei einer Charybdeide (*Tripedalia*) in unregelmäßiger Zahl (15—21) in der Gallerte des Mundrüssels Cysten vorkommen, die als Sinnesbläschen mit starren Cilien den Otcysten anderer Medusen verglichen werden. Eine Verbindung mit dem Nervensystem ist an ihnen nicht nachgewiesen. Zu erwähnen ist auch BERGER's noch nachzuprüfende Angabe, daß die Konkretionen in den eigentlichen Rhopalien nicht aus kohlenurem Kalk, sondern aus Calciumsulfat, eventuell mit Phosphat zusammen, beständen.

IV. Physiologie.

Die Besprechung der physiologischen Versuche läßt sich am besten hier anschließen, weil diese bei Medusen, namentlich in früherer Zeit, nicht von rein physiologischen Erwägungen ausgingen, sondern auf anatomische Ziele, den Nachweis eines Nervensystems, eventueller Zentren und Leitungsbahnen, gerichtet waren. Erst neuerdings haben sich dazu Untersuchungen mit physiologischen Gesichtspunkten gesellt: für Fragen der allgemeinen Nervenphysiologie haben die Medusen ein günstiges Ausgangsmaterial geliefert (NAGEL und besonders BETHE 1903); an dieses Gebiet lassen sich auch die Ermittlungen über die Ursachen der rhythmischen Bewegung anschließen (UEKKÜLL, BETHE), zu der die Medusen die klassischen Objekte liefern, und endlich reihen sich daran die Ermittlungen aus der sogenannten allgemeinen Physiologie, über die Wirkungen des Mediums, des Salzgehalts, der Temperatur

(LOEB und seine Schule). Die LOEB'schen Untersuchungen sind fast durchweg an Craspedoten angestellt worden; es hat aber A. G. MAYER neuerdings (1906) sehr eingehend auch Scyphomedusen sowohl in dieser Richtung als auch auf nervenphysiologische Fragen geprüft.

Abgesehen von der sogenannten vegetativen Physiologie der Ernährung, Ausscheidung usw. der Medusen, läßt sich nach obigen Gesichtspunkten die animale Physiologie, die Ermittlungen über Bewegungen und Nervensystem (einschließlich Sinnesorgane) bringt, etwas ordnen. Die Tatsachen haben sich hier außerordentlich angehäuft und hängen in den Darstellungen der Autoren oft nur äußerlich durch die Versuchsanordnung zusammen, während sie innerlich ganz verschiedene Gebiete berühren. Es sind daher zunächst in der animalen Physiologie zweckmäßig zu unterscheiden: a) Experimente zu anatomischen Nachweisen, b) zur Nervenphysiologie und c) zur sog. allgemeinen Physiologie.

In der ersten Richtung sind die Auslegungen zu erwähnen, die HESSE bei den früheren Versuchen von EIMER und ROMANES auf Grund seiner neueren histologischen Befunde und der Annahme von Zentren an den Randkörpern (s. o. S. 218) anwendet. Er erklärt danach, warum ein Schirmstückchen mit einem Randkörper noch rhythmisch pulsiert; ebenso, warum eine Meduse, der 7 „kontraktile Zonen“ im Sinne EIMER's, also auch 7 Randkörperzentren im Sinne HESSE's genommen sind, doch noch schlägt, weil ja das eine bleibende Zentrum auch noch mit allen übrigen Feldern (s. o.) verbunden ist. Eine wirkliche Ruhe tritt erst bei Entfernung dieses letzten „Zentrums“ ein. Halbkreisförmige Einschnitte oder Abschaben der Muskelhaut um alle 8 kontraktilen Zonen resp. Zentren heben die Bewegung deswegen auf, weil damit die Leitungsstraßen zu den Zentren durchtrennt werden. Große Schwierigkeit bietet aber der HESSE'schen Erklärung die sog. „Erholung“, d. h. die Wiederaufnahme einzelner Bewegungen, als ganz besonders die der rhythmischen Kontraktionen. Seine eigenen Erklärungen (daß sich durch andere rhythmisch kontrahierende Individuen im gleichen Gefäß, entsprechende Reize ergäben oder daß sich in den motorischen Zellen der Nervenstraßen Ersatzzentren bilden) scheinen ihn selbst nicht zu befriedigen. Auch kann nicht Regeneration der Randkörperzentren dabei im Spiele sein; denn manche Semaestomen nehmen im Gegensatz zu den erst benutzten Rhizostomen (*Rhizostoma*, *Cotylorhiza*, *Cassiopeia*) ihre rhythmischen Bewegungen sehr bald wieder auf (*Aurelia* nach UEXKÜLL, *Dactylometra* und *Aurelia* nach A. G. MAYER 1906); ferner kann eine Wiederaufnahme, ohne daß Regeneration hätte einsetzen können, jederzeit durch chemische Reizung herbeigeführt werden (s. u. S. 225), und endlich ist von MAYER (l. c.) eine sehr schnelle und dauernde rhythmische Pulsation erzielt worden ohne Randkörper und ohne

chemische Reizung durch ringförmige Einschnitte oder Pressungen in die Scheibe mit nachfolgendem einmaligem Reiz von einem beliebigen Punkt aus. Solche Bewegungerscheinungen sind kaum erklärbar bei der Annahme scharf umschriebener Zentren, von denen bestimmte Leitungsbahnen in die Muskelfelder gehen, sondern nur bei der BETHE'schen Vorstellung eines diffusen, im ganzen gleichwertigen Plexus, von dem höchstens einige Stellen sensoriiell bevorzugt sind. Es muß dann auch jedes kleinste Stück reflexfähig sein, wie es in der Tat die Experimente zeigen, und es ist begreiflich, warum andauernde Reize irgendwelcher Art (mechanische, chemische, faradische) auch bei randkörperlosen Medusen nicht bloß einzelne Kontraktion, sondern rhythmische Bewegungen hervorrufen. Man kann den ganzen Körper durch einen Spiralschnitt zu einem langen Band aufrollen, alle Randkörper bis auf einen entfernen; „ja man kann aus dem Band durch tiefe seitliche Einschnitte noch ein Zickzackband machen (BETHE l. c. p. 107); immer noch geht der Reiz vom Randkörper aus durch das ganze Band hindurch, wenn nur die Brücken eine Breite von etwa einem Millimeter haben“. Wird der Randkörper entfernt, so ist zunächst der Streifen wie gelähmt, antwortet aber auf einen Nadelstich sofort wieder mit einer Kontraktionswelle, die über den ganzen Streifen hinläuft.

A. G. MAYER hat neuerdings in sehr eingehenden Untersuchungen gezeigt — und das ist für die Auffassung von der Gleichwertigkeit des Plexus an allen Stellen sehr bedeutsam —, daß auch Schirmstücke ohne Randkörper, in mannigfacher Weise zerschnitten, mittels der oben angegebenen Methode rhythmisch pulsieren, wie ein Uhrwerk, und daß man mit einigen Pausen durch erneute Reizung die Pulsation in normalem Seewasser durch Wochen erhalten kann. Die Pulsationswellen machen dabei einen Kreis; sie gehen vom Reizungspunkte aus, kehren zu ihm als einem „Zentrum“ zurück und werden dann wieder verstärkt durch den Kreis gesandt. Die Form der Schnitte ist dabei unwesentlich, ein ringförmiger Einschnitt ist nicht absolut notwendig; es können sogar nachträglich die Schnitte noch komplizierter gestaltet und ganze Teile entfernt werden, wenn nur das gereizte Gewebe der Kontraktionswelle erlaubt zum Reizungspunkt zurückzukehren, dauert die Pulsation an; sie hört aber plötzlich auf, wenn ein Schnitt den Kreis unterbricht. Es gehen also wohl die rhythmischen Bewegungen von Zentren aus; diese Zentren aber sind nicht anatomisch festgelegt, sondern können an einem beliebigen Punkt der Subumbrellamuskulatur etabliert werden.

(Es ist hier der Beweis einzuschalten, daß die Leitung wirklich nervöser Natur ist und nicht etwa durch anderes Gewebe, Gallerte oder die Muskulatur selbst, geschieht. Dafür gibt es nach BETHE zunächst indirekte Beweise; gegen die Leitungsfähigkeit der Gallerte

dadurch, daß man an einem Medusenstreifen die Gallerte durchschneiden kann, ohne daß die Reizleitung unterbrochen wird, daß aber bei geschnittener Gallerte und durchtrenntem Epithel der Reiz nicht mehr übergreift. Gegen die Leitungsfähigkeit der Muskulatur geschieht der Beweis durch Benutzung der zentralen Schirmteile, wo sich ausgedehnte muskelfreie Streifen zwischen die Muskelfelder schieben. Man kann alsdann Stücke so herausschneiden, daß die Muskeln beider Seiten nur durch muskelfreie Teile mit dem Nervenetz in Verbindung bleiben. Wäre die Leitung muskulär, so könnte sie nun nicht von einer Seite zur anderen übergreifen; das tut sie aber doch, auch wenn es sich um freie Felder von 1—2 cm handelt. Auch MAYER hat dafür einen hübschen Beweis erbracht (1906 β). Frisch regeneriertes Subumbrellargewebe, bei dem noch keine Muskelfasern gebildet sind und das sich nicht selbst kontrahieren kann, dient gleichwohl als Brücke, um Reize auf jenseitiges intaktes Muskelgewebe zu übertragen. Zu diesen indirekten Beweisen kommt noch der direkte Beweis BETHE'S. Am Querschnitt liegen die Muskelfasern direkt zutage; sobald man nun mit der Nadel so vorsichtig berührt, daß nur ein Bündel getroffen wird, zieht sich nur dieses zusammen; alle übrigen verharren in vollkommener Ruhe. Der Versuch ist auch ein Beweis dafür, daß ein Reiz nicht rückläufig vom Muskel wieder auf den Nerven übergeht.)

BETHE hat sich für die Medusen recht bestimmt dahin ausgesprochen, daß sie kein Zentralnervensystem im eigentlichen Sinne besitzen (l. c. 111); bei ihnen sind noch alle Ganglienzellen untereinander gleichwertig; jede Zelle entsendet Fortsätze nach der receptorischen Oberfläche, nach der Muskulatur und zu benachbarten Ganglienzellen. Es gibt außerdem noch besondere Receptionszellen; d. h. solche, die nicht direkt Fibrillen zur Muskulatur senden, sondern nur zur Oberfläche und zu benachbarten Zellen. Aber diese kommen bei Acraspeden nur an bestimmten Körperstellen vor (Sinnesgruben, Randkörper) l. c. p. 105. Nur in dieser Weise wären also die sog. Zentren vom übrigen Nervensystem verschieden. Damit stimmt auch die Auffassung überein, die A. G. MAYER (1906) aus zahlreichen, hier nicht wiedergebbaren Versuchen ableitet, daß kein prinzipieller Gegensatz besteht zwischen der Tätigkeit der Sinnesorgane bei der Pulsation und irgendwelchen anderen Teilen der Subumbrella. Scheibe und Sinnesorgane beeinflussen sich gegenseitig; die Subumbrella übt eine Reflexkontrolle über Sinnesorgane und Mundarme aus und beeinflußt überhaupt alle rezeptionsfähigen Gewebe. Die Sinnesorgane senden verschieden schnelle Pulsationsreize aus; der jeweils schnellste beherrscht die Pulsation der ganzen Meduse.

Eine derartige Auffassung der Rolle der Randkörper stimmt auch zu den früheren Experimenten und Theorien von UEXKÜLL'S (1901). Die rhythmischen Kontraktionen sind nach ihm abhängig von der Eigenschaft

des Muskel, „tonus“ und dem Vorhandensein von mindestens einem Randkörperchen. Dieses wirkt nicht als Zentrum, sondern als Receptionsorgan. Jede Schirmbewegung reizt das Randkörperchen, und dieser Reiz löst neue Bewegung aus. Man kann, wie von UEXKÜLL gezeigt hat, ein *Rhizostoma* zur Ruhe bringen, wenn man den Randkörper festlegt, am Schlinkern stört. Die Kontraktionen beginnen wieder, sobald der Randkörper freigegeben und angestoßen wird. Die Schwingungen der Statolithen sind jedenfalls ein reizendes Moment, aber, wie BETHE hervorhebt, sicherlich nicht das einzige. Es hat BERGER (1900) bei *Charybdea* die Konkretionen in den Randkörpern entfernt, ohne daß eine Wirkung eintrat, während sich bei Totalexstirpation die bekannte Lähmung zeigte.

Die Wiederaufnahme rhythmischer Bewegungen seitens randkörperloser Medusen ist nach UEXKÜLL auf Reize zurückzuführen, die von absterbenden Gewebsteilen ausgehen. Es wäre also ein solcher Reiz von einer nicht definierten Stelle der Peripherie aus den chemischen Reizen gleichzusetzen, die nach LOEB und anderen gelähmte Medusen wieder zum Pulsieren bringen. LOEB nimmt dabei bekanntlich rhythmusanregende und rhythmushindernde Ionen an. BETHE hat aus eigenen Versuchen geschlossen, daß fast jede Veränderung in der verhältnismäßigen Zusammensetzung des Meerwassers Veranlassung zu rhythmischen Kontraktionen gibt oder die Zahl der vorhandenen vermehrt. Die Untersuchungen sind fast ausschließlich an Craspedoten ausgeführt; nur A. G. MAYER hat in eingehender Weise auch Acalephen hierzu benutzt und ist zu recht bestimmten Schlußfolgerungen gelangt (1906). Eine ganze Reihe von Chemikalien, besonders Metallsalze, auch schwache Säuren, Ammoniak und Glycerin, bringen den randkörperlosen Schirm von *Cassiopeia* zum Schlagen; Magnesium, Calcium, Harnsäure und Dextrose reizen ihn nicht. Im Seewasser ist der Hauptreiz NaCl, während Mg hemmend wirkt. Ca hilft dem NaCl, dem Einfluß von Mg zu begegnen, ebenso K; aber letzteres nicht allein, sondern nur zusammen mit Ca und NaCl. So vereinigen sich alle 4 Konstituenten zu einer derart balancierten Flüssigkeit, daß die Scheibe gerade an der Reizschwelle gehalten wird und jeder wiederkehrende Reiz rhythmische Bewegungen auslösen muß. Dies stimmt also überein mit der früher geäußerten Ansicht über die Rolle der Randkörper; nur HARGITT (1904) hat geäußert, daß die Wirkung chemischer Reize gegen die Annahme einer automatischen Funktion im Sinne UEXKÜLL'S spräche.

Auch durch andere Reize kann die randkörperlose Meduse zum Schlagen gebracht werden, rein mechanisch durch Wassertropfen, die man aus bestimmter Höhe auf die Subumbrella fallen läßt. Diese Erregbarkeit kann durch Alkohol künstlich gesteigert werden, und

die Alkoholtiere ohne Randkörper zeigen große Neigung, auf nur einmaligen Reiz, ja sogar spontan, rhythmische Kontraktionsreihen auszuführen (BETHE l. c. p. 359). Ferner wirken elektrische Reize, speziell der faradische Strom, wie schon ROMANES gezeigt hatte. Auch der Reiz, der bei der MAYER'schen Methode konzentrischer Schnitte randkörperlose Scheiben ohne chemische Beeinflussung zum Schlagen bringt, beruht nach dem Autor auf „elektrischer Übertragung von Energie“.

Die Pulsationen, die von Medusen auf elektrische und andere Reize ausgeführt werden, sind von BETHE mittels besonderer Methode aufgeschrieben und die Kurven studiert worden. Auch hierbei zeigen sich überraschende Ähnlichkeiten mit der Herzbewegung, wie sie schon in anderen Tatsachen, der Wiederaufnahme der Pulsation bei bestimmten Reizen, dem allgemeinen Rhythmus und seiner Abhängigkeit, zutage treten. BETHE hat diese Analogien, auf die schon zum Teil von ROMANES, dann durch UREKÜLL hingewiesen war, weiter ausgeführt und ausgesprochen: „Es gibt in der ganzen Tierreihe nicht zwei Erscheinungen, die sich bei gleicher Komplikation und bei annähernd so ferner Verwandtschaft der Objekte derart ähnlich sind wie Herz- und Medusenbewegungen.“ Die Meduse ist daher Studiumsobjekt nicht nur für Zoologen, sondern auch für Physiologen geworden. Es ist daraus aber auch erklärlich, daß viele der angestellten Versuche und gewonnenen Resultate mehr von speziell physiologischem wie zoologischem Interesse sind. Es seien darum hier nur die wesentlichsten Analogien nach BETHE kurz zusammengestellt. a) Der normale Rhythmus ist von der Anwesenheit bestimmter Teile abhängig, beim Herzen vom Sinus, bei Medusen von den Randkörpern, b) nach Entfernung solcher Teile kann ein künstlicher Rhythmus durch die gleiche (mechanische, chemische, faradische) Reizung erzeugt werden, c) die Zuckungskurven zeigen das Phänomen der „Treppe“, d. h. die erste Zuckung einer Serie ist stets kleiner als die folgende, bis eine bestimmte Höhe erreicht ist, d) ein Einzelreiz wird nur mit einfacher Zuckung beantwortet [? Ref.] e) bei Herz und Meduse zeigt sich das „Alles oder Nicht-Gesetz“; das sinuslose Herz wie die randkörperfreie Meduse reagiert stets mit einer maximalen Zuckung, wenn es überhaupt in Bewegung gerät, f) das sog. „Refraktärstudium“, das Herz ist während einer bestimmten Zeit der Pulsation überhaupt nicht reizbar. Ein Reiz bei Systole angewandt bleibt unwirksam; im Anfang der Diastole erzeugt er dagegen eine „Extrasystole“; letztere hat dann eine verlängerte Pause, die „kompensatorische Ruhe“ zur Folge. Letztere 3 Erscheinungen wurden von BETHE auch bei Medusen, besonders gesetzmäßig bei *Rhizostoma*, konstatiert. g) Die Koordination bei Herz- und Medusenbewegungen; und es wird h) auf eine analoge Reizleitung bei beiden geschlossen, im Gegensatz zur Annahme muskulärer Leitung beim Herzen (ENGELMANN u. a.). Ursachen und Wesen der rhythmischen

Bewegungen wären in beiden Fällen gleich. Man kann letztere als „Reflexe ansehen, bei denen ein konstanter Reiz durch Summation zu rhythmischen Entladungen führt“ (BETHE p. 456).

Daraus, daß die Rhopalien, sei es als „Zentren“, sei es als dauernd erregte Rezeptoren, die normale Pulsation beherrschen, ergibt es sich, daß über die Einwirkung äußerer Bedingungen auf die Medusen nur bei Entfernung der Rhopalien richtig geurteilt werden kann und daß Angaben über Einwirkung an intakten Medusen nur allgemeine biologische Bedeutung haben, so z. B. wenn BERGER mitteilt (1900), daß Charybdeen für Licht empfänglich sind, daß im Dunkeln gehaltene Exemplare durch Licht zur Bewegung gebracht werden, daß aber stärkeres Licht Einstellen der Pulsation verursacht. Über die Rolle der Rhopalien als spezifische Sinnesorgane liegen nur von HARGITT (1904) neuere Angaben vor, wonach bei Ausschneiden von allen bis auf 1 oder 2 eine Rotation anstatt Vorwärtsbewegung eintritt, was für eine statische Funktion dieser Körper spräche. Sonstige Untersuchungen über Sinnesempfindungen (Geschmack, Berührungsreize) sind bisher fast nur an Craspedoten angestellt worden.

Zur Physiologie der vegetativen Organe ist wenig Neues zu berichten. Inwieweit in dem Gastrocanalsystem eine Arbeitsteilung durchgeführt ist, derart, daß zentrale Teile mehr verdauen, die peripheren Kanäle mehr die Nährflüssigkeit weiter leiten, darüber liegen keine speziellen neueren Untersuchungen vor; ebenso fehlen seit den früheren Angaben KRUCKENBERG's Untersuchungen über die spezielle Rolle der Gastralfilamente, die offenbar in verschiedenen Gruppen der Scyphozoen nicht die gleiche sein kann. Auch über extra- und intracelluläre Verdauung ist nichts Abschließendes bekannt. Im Gegensatz zu früheren Angaben METSCHNIKOFF's scheint man doch auch der extracellulären Verdauung wieder eine gewisse Rolle zuzuschreiben. So sucht FRIEDEMANN (1902) in verschiedenen Bildern zu zeigen, wie die Entodermzellen von *Aurelia* ein Secret bilden, das den Nahrungskörper umfließt und auflöst. Außerdem nehmen aber doch die Zellen phagocytär Nahrungskörper auf, und man kann den Vorgang der Verarbeitung im Protoplasma Schritt für Schritt verfolgen. Es bestünden also beide Arten der Verdauung nebeneinander. Vielleicht wird sich eine Lokalisation der saftausscheidenden und der direkt aufnehmenden Zellen noch besser nachweisen lassen. Über Excretion ist nichts Näheres bekannt, da schon der Sitz eventueller ausscheidender Organe strittig ist. Die Atmung geht so vor sich, daß der im Wasser gelöste Sauerstoff unmittelbar von der Oberfläche der zarten Gewebe aus absorbiert wird. Bei den Medusen „scheinen die fadenförmigen Tentakeln, mit denen der Schirmrand besetzt ist, an der Respiration beteiligt zu sein“ (s. von FÜRTH 1903, auf dessen Zusammenstellung

über chemische Physiologie der niederen Tiere hier verwiesen sei) ferner sollen die „Trichter- oder Subgenitalhöhlen“ (s. o) der Atmung dienen.

Über die gesamte chemische Zusammensetzung des Acraspedenkörpers sind Untersuchungen ebenfalls noch ausständig. Über den Gehalt von Trockensubstanz liegen bisher sehr verschiedene Angaben vor, von 0,18 bis 4,25 %. MACALLUM hat betont (1903), daß man über den Gehalt der Gewebe an NaCl, K usw. erst Aufschluß haben müsse, ehe man über die Einwirkung von solchen Ionen auf Muskelbewegung usw. spreche. Er findet, daß bei *Aurelia* der Salzgehalt der Gewebe von umgebendem Meerwasser verschieden ist und sich bei Übergang vom Salz- zum Brackwasser kaum verändert. Die einzelnen Bestandteile verhalten sich dabei verschieden; Na ist in geringerer, K in größerer, Ca in gleicher Menge wie im Meerwasser vertreten. Es treffen also die Zellen des Gastrovascularsystems und wahrscheinlich auch die der Körperoberfläche eine gewisse Auswahl. MAYER findet in ähnlicher Weise (1906), daß das Seewasser entschieden alkalisch ist, die Körpersäfte der Medusen dagegen kaum. Ein allmählicher Süßwasserzusatz wird gut ertragen, bis zu 75 %, besser als eine einseitige Reduktion einzelner Bestandteile.

V. Allgemeine Biologie.

Eine Reihe hierhergehöriger Tatsachen sind bereits im physiologischen Abschnitt erwähnt, so die chemischen Einwirkungen. Andere Tatsachen, z. B. über die Einwirkung des Lichts auf den Gesamtorganismus, sind nur vereinzelt gebracht worden; so berichtet A. G. MAYER (1906 β), daß sich hungernde Medusen im Licht schneller erschöpfen als im Dunkeln, und schließt darauf (für *Cassiopeia*) auf eine den Stoffwechsel beschleunigende Wirkung des Lichts. Tatsachen über die Einwirkungen der Temperatur werden bei der Erörterung der horizontalen und vertikalen Verbreitung anzuführen sein. Experimente in dieser Richtung liegen nicht vor. Über Lebensgewohnheiten finden sich einige zerstreute Angaben in den Expeditionsberichten, so über Schwarmbildungen; ebenso in den Berichten einzelner Reisender. Die großen Endknöpfe an den Mundarmen vieler Rhizostomeen sind nach KÜENTHAL (1896) keine Abwehrgane, sondern hydrostatische Apparate. HJORT hat über das Zusammenleben von Jungfischen mit Quallen einige Angaben gemacht, nach denen zwar die SARRS'sche Anschauung von einer Symbiose übertrieben ist,

wonach aber doch durch örtliches Zusammentreffen und geringe Schwimmfähigkeit ein regelmäßiges Zusammenleben vorkommt. SEMON berichtet von einer wirklichen Symbiose zweier *Caramx*-Arten mit Rhizostomeen. Der Fisch sitzt in der Subumbrella und vermag durch Stöße gegen die Innenseite der Subumbrella die Meduse in einer bestimmten Richtung zu dirigieren. Für den Fisch liegt ein offener Vorteil in der Deckung durch die Nesselbatterien; für die Meduse ist ein solcher nicht ersichtlich. Für die Meduse *Cassiopeia* wird durch verschiedene Beobachter die benthonische Lebensweise (mit der Exumbrella saugnapfartig am Boden, mit den Mundarmen nach oben) neuerdings bestätigt.

Die Entwicklungsmechanik im eigentlichen Sinne hat bei den Scyphomedusen keine Untersuchungen veranlaßt. Es mag dies zum Teil dadurch bedingt sein, daß die Furchung, überhaupt die ersten Stadien, nicht im freien Wasser, sondern auf den Mundarmen der Mutter sich abspielen, zum Teil aber auch dadurch, daß die Normalentwicklung hier nicht genügend bekannt ist, namentlich nicht in cytologischer Richtung, wofür doch hier günstige Objekte vorliegen würden. Es darf an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, daß auch die biologischen Umstände der Befruchtung noch lange nicht so geklärt sind, wie es nach manchen bestimmten Angaben (Ausstoßung der Eier in die Gastralhöhle, Herausbefördern durch den Mund, Befruchtung außerhalb) scheint; jedenfalls verlaufen sie nicht bei allen Arten in gleicher Weise, und es wären hierüber noch manche Untersuchungen anzustellen. — Die Regeneration ist bei Scyphomedusen mehrfach experimentell geprüft worden. Im Gegensatz zu den geringen Fähigkeiten der Craspedoten bei Wiederherstellung verloren gegangener Teile scheint dieses Vermögen bei Acraspeden sehr gut entwickelt zu sein. Wenn Schirmrandteile von *Rhizostoma* ausgeschnitten werden, so bilden sie sich neu; auch wenn zahlreiche Sinneskolben ausgeschnitten werden und die Fortbewegung zunächst unregelmäßig ist (HARGITT 1904). Die Wiederherstellung ist nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch vollkommen; denn wenn man nunmehr die früher stehen gebliebenen Kolben ausschneidet, so funktionieren die regenerierten tadellos allein. Auch Innenteile des Schirms können regeneriert werden und ebenso die Mundarme, letztere aber nur sehr langsam, trotzdem sie gerade im Leben am meisten Verstümmlungen ausgesetzt sind. Es kann also nicht die Verlustchance für die Regeneration prädisponieren, sondern eher die Tätigkeit. Auffallend ist eine Angabe HARGITT'S, wonach bei Exzision sämtlicher 8 Randkörper zwar eine Wundheilung, aber keine Neubildung eintritt. Es wäre dies im Zusammenhalt mit der bei Totalexstirpation eintretenden Lähmung (s. o.) sehr beachtenswert. DRIESCH hat allerdings angegeben (1905), daß er bei Exemplaren, denen er

den „ganzen Sinnesrand“ abgeschnitten hatte, eine komplette Wiedergebilde dieses Randes erzielte. HARGITT hat auch einige Unregelmäßigkeiten bei der Neubildung beobachtet, zwar niemals die des „phyletisch älteren“ Tentakels anstatt des Rhopaliums, wohl aber mehrmals das Auftreten von 2 Rhopalien nebeneinander im gleichen Oktanten. DRIESCH hat sich (1905) bemüht, solche Verdopplungen willkürlich zu erzielen, mittels der sonst in der Regenerationstechnik üblichen Methoden, durch besonders komplizierte Schnitte, durch Stehenlassen des normalen Randkörpers und Anlegen von weiter proximalen Schnitten in diesem Radius; doch trat keine Mehrfachbildung ein. Gleichwohl können die Ursachen zu einer solchen durch anormale Potenzverteilung, eventuell durch Verletzung oder andere Störungen auch im natürlichen Leben gegeben sein.

Es führt uns dies zu den zahlreichen an der Medusenscheibe, besonders am Schirmrand, zu beobachtenden Anomalien, die von der gegenwärtig aufgekommenen Variationsstatistik genauer berücksichtigt werden. Namentlich bei der leicht in großer Zahl erhaltbaren *Aurelia aurita* sind derartige Untersuchungen gemacht worden. Schon die früheren Angaben, zumal von englischer Seite (s. BROWNE 1895 und Literatur), ganz abgesehen von den alten Beobachtungen EHRENBURG'S, HAECKEL'S usw., zeigen die Häufigkeit der Aberrationen (etwa 22% nach BROWNE) und erweisen, daß sowohl zentrale Teile wie auch Schirmrand, und zwar manchmal gleichsinnig miteinander, manchmal unabhängig voneinander, variieren können; BROWNE will, auch unter Hinzuziehung von Beobachtungen an einer Lucernaride, Fälle angeborener Variation von solchen der Verletzung unterscheiden, die die Tiere im natürlichen Leben erlitten haben. In einer späteren Mitteilung (1901) betont BROWNE, daß die Zahl von Rhopalien, mit der die Ephyra begonnen hat, dann für das Tier bleibt und nicht mehr ansteigt. Radialkanäle, Ephyralappen und Rhopalien ändern korrelativ, ausgenommen den höchst seltenen Fall einer Verdoppelung der Rhopalien. Der Umfang der Variation ist sehr beträchtlich und kann für Rhopalien von 4—15 (8 normal), für Gonaden von 2—10 (normal 4) wechseln.

BALLOWITZ hat (1899) eine sorgfältige Zusammenstellung selbstbeobachteter Abnormitäten und auch der Literatur gegeben. In zahlreichen Fällen ist die Meduse trotz unrichtiger Antimerenzahl im Bau sehr regelmäßig, so z. B. besitzt eine dreistrahlige *Aurelia* einen dreiteiligen Mund, 3 gleich große Gonaden, 6 Randkörper usw. In anderen Fällen ist die Variation unregelmäßig für die einzelnen Organsysteme; bei überstrahligen sind besonders die Randteile unregelmäßig vermehrt; doch gibt es auch Tiere mit vermehrten Zentralteilen und mit zu geringer Zahl der Randteile. Da schon an ganz jungen Scyphostomen Unregelmäßigkeiten beobachtet sind, so sind jedenfalls die Ursachen an

noch früheren Entwicklungsstadien gegeben und wären dort experimentell zu prüfen. BALLOWITZ spricht auch den Gedanken aus, ob es unter Umständen zu einer Festlegung der ursprünglich abnormen Antimerenzahl kommen könne. „Die Häufigkeit der Abnormitäten legt den Gedanken nahe, ob vielleicht die abnormteiligen Aurelien imstande sind, aus ihren Eiern wieder abnormteilige Exemplare hervorzubringen, besonders wenn die Befruchtung unter gleichsinnig abnormteiligen Männchen und Weibchen vermittelt würde.“

HARGITT hat (1905) an weiterem Material (*Aurelia*, *Cyanea*, *Rhizostoma*) statistische Untersuchungen vorgenommen sowohl im Ephyra- wie erwachsenen und Übergangsstadium, leider auch ohne Experimente. Auch nach diesen Erhebungen müssen die Abweichungen nicht erst durch Unregelmäßigkeiten im späteren Leben erworben sein, sondern mindestens von der Ephyra oder noch von früher herrühren. Korrelative Änderungen sind zwischen Magen, Mundteilen und Gonaden wahrzunehmen, ebenso zwischen Randlappen und Rhopalien, weniger deutlich zwischen Rhopalien und peripherem Kanalsystem und noch weniger ausgesprochen zwischen peripheren und centralen Teilen. Im ganzen ist die zentrale Variation viel seltener. Ein Mediumseinfluß ist nicht zu ersehen; denn es ergeben sich gleichmäßig viel Abnormitäten in gutem Seewasser, in brackischem und in verunreinigtem Wasser. Die Abänderungen sind ohne Bedeutung für Selektion und stehen nach HARGITT auch zur Mutation in keiner Beziehung. Eine bestimmt gerichtete Variation, etwa Vermehrung der Antimeren, ist nicht wahrzunehmen. Der Fall von MAYER bei einer Craspedote (*Clytia pentata*, statt 4zählig 5zählig geworden) wäre der einzige Fall dieser Art.

Dennoch kann man sich des Gedankens an eine sprunghafte Veränderung nicht ganz erwehren, im Hinblick darauf, daß manche Arten resp. Gattungen bei Coronaten und Semaeostomen sich eigentlich nur durch die Antimerenzahl unterscheiden (s. o. S. 200), sonst ganz gleich gebaut sind, und daß bestimmte Zahlenmöglichkeiten in verschiedenen Familien wiederkehren. Auch bei dieser „Variation innerhalb eines Familientypus“, also zwischen Gattungen, anstatt Individuen, zeigt sich das Gesetz, daß die Randteile viel veränderlicher sind als die zentralen Partien; *Atolla* hat z. B. 4×2 Gonaden, aber einen vierteiligen Schirmrand; und weitere Fälle ergeben sich aus den früheren Ausführungen (s. o. l. c).

Für die Feststellung der geographischen Verbreitung, sowohl der horizontalen als der vertikalen, wäre eine Verständigung über die allgemeinen Grundsätze der Speciesabgrenzung unerlässlich. Hier haben die Ansichten der Bearbeiter von einem Extrem zum anderen gewechselt. Früher war man geneigt auf kleine Unterschiede, sogar relative Maße hin, bei Medusen eine Diagnose zu gründen, nament-

lich wenn es sich um einen neuen Fundort handelte. Das ist besonders in HAECKEL'S Monographie ersichtlich, wo fast stets, auch wenn alte Arten vorhanden sind, eine neue hinzukommt, sobald dem Autor eigenes Material vorgelegen hat. Auch VANHÖFFEN hat in seiner ersten größeren Medusenarbeit die Zahl der planktonischen Species, so z. B. bei *Pelagia*, noch beträchtlich vermehrt, ebenso MAAS bei Craspedoten (1891) und einigen Acalephen (1897). Dagegen ist dann mit zunehmendem Material und gleichmäßigerer Konservierung — vielleicht darf man sagen, daß das Formol hierbei mit Ursache war — ein Rückschlag eingetreten. Von CHUN (1897) wird darauf aufmerksam gemacht, daß es sich in manchen Fällen nur um Habitus eigentümlichkeiten handelt, in verschiedenen Stromgebieten, eventuell um Varietäten einer Art, die man früher gespalten hat. VANHÖFFEN selbst tritt für eine einheitliche Warmwasserfauna bei pelagischen Gruppen ein (1902) und weist nach, daß trotz großer Entfernung und scheinbar trennender Kontinente bei vielen Gattungen im atlantischen, pazifischen und indischen Ozean übereinstimmende Arten existieren. MAAS will in der Vereinigung nicht so weit gehen und in einer Reihe von Fällen für die großen Meeresbecken doch eine gewisse Verschiedenheit annehmen (1903 und Craspedoten 1905), erkennt aber doch auf große Meeresstrecken hin Übereinstimmung der Arten, sogar bei Formen, die nicht rein planktonisch, sondern z. T. durch Festsitzen zeitweise an den Boden gebunden sind (s. 1906, β). Demgegenüber sind namentlich die amerikanischen Autoren noch stets geneigt, bei neuen Fundorten, auch aus gleichem Meeresgebiet, neue Arten anzunehmen.

Die Untersuchungen von VANHÖFFEN und MAAS sind ORTMANN zufolge die ersten, die sich der Verbreitung pelagischer Tiere zuwenden. In der Tat hat VANHÖFFEN schon 1888 die Beschränkung der Rhizostomen auf wärmere Meere kartographisch dargestellt und gezeigt, daß auch in geringeren Breiten diese Tiere überall da fehlen, wo warme Strömungen die Küste berühren; MAAS hat (für Craspedoten) den Einfluß der Strömungen im atlantischen Ozean aus dem Material der Planktonexpedition geschlossen (1891 und 1893) und gefunden, daß keine einzige Art nördlich des Golfstroms vorkäme, die sich südlich desselben findet und umgekehrt. A. WALTER hat bereits 1890 dieses Prinzip der „Quallen als Strömungsweiser“ ausgesprochen, allerdings auf Grund nicht zutreffender Abgrenzungen im arktischen Ozean. CHUN hat in seinen Erörterungen zur Bipolaritätsfrage (1897) die Medusen, auch die Acraspeden, herangezogen, dabei aber die Arten früherer Autoren, so wie sie überliefert sind, in seine Listen aufgenommen, ebenso VANHÖFFEN in seiner Zusammenstellung der Acalephen als „nordisches Plankton“ (1906). CHUN hat selbst durch seine Valdiviafahrt das Tatsachenmaterial in dieser Richtung sehr bereichert, namentlich durch Beibringung von Material aus südlich kälteren Be-

zirken und aus der Tiefe, und VANHÖFFEN hat bei dessen Bearbeitung für Medusen (1902), abgesehen von der gleich zu besprechenden Verteilung nach der Tiefe, einiges herausgehoben. Von der holoplanktonischen *Pelagia* wurde die gleiche Art in allen durchfahrenen warmen Stromgebieten getroffen; auch sind die zahlreichen *Aurelia*-Arten zusammenzuziehen; und es wird außer dieser *A. aurita* nur noch eine arktische Art anerkannt; *Nausithoe* ist sogar noch gleichmäßiger verbreitet, indem die arktische Art „*polaris*“ keine andere Form ist als die in allen wärmeren Meeren vorkommende *punctata*. Hier läge also eine geradezu kosmopolitische Art vor. Im allgemeinen ist aber ein Prinzip zonarer Verteilung zu erkennen; in allen warmen Meeren namentlich sind die Bedingungen dieselben, und „weder die Strömungen an der Südspitze Afrikas noch die hinterindischen Inseln verhindern einen Austausch der Tiefsee- und Oberflächenmedusen“ zwischen den drei wärmeren Ozeanen.

Nach einer kritischen Revision des Acraspedensystems, insbesondere auch der Arten der älteren Literatur, die z. T. Nomina nuda geworden sind, hat MAAS gelegentlich der Bearbeitung arktischen Materials (1906 α) die geographische Verbreitung einzelner Arten und ganzer Gruppen erörtert. Außer den Rhizostomida sind noch die Charybdeida und in stärkerem Maße die Linergidae auf warmes Wasser beschränkt. Andere Gruppen wie die Pelagidae kommen vorzugsweise im warmen Wasser vor, strahlen aber in einigen Vertretern in das kalte Wasser aus. Nur wenige Gruppen bevorzugen das kalte Wasser (Lucernaridae, Cyaneidae). Zonare Ausgleichung ist auch bei den arktischen Formen zu sehen: alle wirklich arktischen Arten sind auch circumpolar; die nicht circumpolaren sind auch nicht rein arktisch, sondern strahlen nur von der Fauna des betreffenden wärmeren Meeresgebiets aus. Mischgebiete wie bei Uferformen sind hier nicht zu erkennen; durch die Strömungen wird eine Grenze geschaffen, die sich nur innerhalb der Jahreszeiten etwas verschiebt. Zwischen arktischen und antarktischen Formen besteht unverkennbare Ähnlichkeit. Manche eigentümlichen Gattungen (speziell der Craspedoten) sind nur in den kalten Polmeeren, dazwischen nicht, oder nur in der Tiefsee vertreten. Doch braucht darum kein einheitliches Faunengebiet angenommen zu werden für diese drei Kaltwasserbezirke; übereinstimmende Arten sind an beiden Polen nicht vorhanden, trotz der pelagischen Lebensweise; vielmehr läßt sich die Ähnlichkeit unter Berücksichtigung anderer Umstände (l. c.) auch herleiten von einer gemeinsamen Abstammung der Pol- und Tiefseefauna aus einer früheren einheitlichen, mehr subtropisch zusammengedrängten Warmwasserfauna (VANHÖFFEN, MEISENHEIMER). Die Frage der „Bipolarität“ kann nicht bei Medusen allein befriedigend erledigt werden. Es sei auf die Zusammenfassung von KÜKENTHAL (1906) u. a. verwiesen.

Die Frage: Gibt es Tiefseemedusen?, die noch vor 18 Jahren FEWKES im Anschluß an die Zweifel von A. AGASSIZ mit nein beantworten wollte, braucht heute, nach den glänzenden Funden der neueren Expeditionen, kaum erörtert zu werden. Wie VANHÖFFEN und MAAS hervorgehoben haben, ist schon die eigentümliche purpurviolette Färbung solcher Arten im Vergleich zu den Verwandten der Oberfläche höchst auffallend und das Vorkommen in wirklich abysmalen Tiefen durch die Art der Fänge sichergestellt. Eine andere Frage ist, ob es sich bei diesen Formen um ein mit dem Tiefseegrund verknüpftes Leben handelt oder um einen Aufenthalt in der „intermediären“ Zone, gleich weit entfernt von Grund und Oberfläche. Bei *Periphylla* scheinen Eigentümlichkeiten im Bau (Stielkanal als Rest des Scyphostomastadiums) auf ersteres hinzuweisen; doch hat diese Fragestellung an Schärfe verloren, seitdem auch im Leben des einzelnen pelagischen Tieres Wechsel zwischen verschiedenen Tiefenschichten festgestellt werden konnte. Auffällig ist für die bei *Periphylla* anzunehmenden Arten, daß nach MAAS'schen Befunden aus dem Pazifik, späteren von VANHÖFFEN aus dem von der Valdivia durchfahrenen Gebiet, und sogar im Mittelmeer, die Arten keine voneinander abgrenzbare Verbreitung zeigen, sondern im gleichen Fang nebeneinander vorkommen. Es ist deshalb möglich, daß sie nicht der gleichen Tiefenstufe angehören, sondern nur beim Fang nacheinander ins Netz gekommen sind (s. MAAS 1906, p. 502). Auch die Abstufungen in der Purpurfärbung weisen darauf hin, wie auch die viel lichtere Färbung beim verwandten, näher der Oberfläche lebenden Genus *Paraphyllina*. Andererseits werden von A. G. MAYER neuerdings die Unterschiede der *Periphylla*-Arten als graduell hingestellt (1906, p. 1137). Es bliebe auch zu bedenken, ob sie sich nicht im Lauf der Entwicklung noch ändern können. Durch zweckmäßige Stufenfänge wäre hier vielleicht Aufklärung zu erreichen.

Gerade diese und verwandte Fragen, die Prüfung von anatomischen Unterschieden nahestehender Formen im Zusammenhang mit den Unterschieden in der Lebensweise ist ein Gebiet, das größere Aufmerksamkeit verdient und auf dem besonders mit Zuhilfenahme des Experiments noch interessante Aufschlüsse zu erwarten sind. Vielleicht wird sich ein späteres Referat über die gleiche Tiergruppe vorzugsweise mit solchen Ergebnissen zu befassen haben.

München, Zoolog. Institut, Juli 1907.

Literaturverzeichnis.

- AGASSIZ, A. and A. G. MAYER 1898 a, On Dactylometra, in: Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge, Vol. 32, p. 1—11, tab. 1—13.
 — —, 1898 b, On some Medusae from Australia, *ibid.*, Vol. 32, n° 2, p. 15—19, tab. 1—3.
 — —, 1899, Acalephs from the Fiji-Islands, *ibid.* Vol. 32, n° 9, p. 157—189, tab. 1—17.
 — —, 1902, Reports on the scientific results of the Expedition in the tropical Pacific . . . 1899—1900, III. Medusae, in: Mem. Mus. comp. Zool. Cambridge, Vol. 26, n° 3, p. 139—175, tab. 1—14.
 ANTIPA, GR., 1891, Die Lucernariden der Bremer Expedition nach Ost-Spitzbergen im Jahre 1899, in: Zool. Jahrb., Vol. 6, Syst., p. 1—20, tab. 1, 2.
 BALLOWITZ, E., 1899, Über Hypomerie und Hypermerie bei *Aurelia aurita* LAM., in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 8, p. 239—252, tab. 5.
 BERGER, F. W., 1900, Physiology and histology of the Cubomedusae, in: Mem. biol. Labor. Johns Hopkins Univ., Vol. 4, p. 1—84, tab. 1—3.
 BETHE, A., 1903, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig, 1—487 p., 95 fig., 2 taf.
 BIGELOW, B., 1904, Medusae from the Maldives Islands, in: Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge, Vol. 39, p. 245—269, 9 pls.
 BIGELOW, R. P., 1900, The anatomy and development of *Cassiopeia Xamachana*, in: Mem. Boston. Soc. nat. Hist., Vol. 5, p. 191—236, 8 pls.
 BROWNE, E. T., 1895 a, Report on the Medusae of the L. M. B. C. district, in: Trans. Liverpool biol. Soc., Vol. 9, p. 243—286.
 — —, 1895 b, On the variation of the tentaculocysts of *Aurelia aurita*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (n. s.), Vol. 37, p. 245—251, tab. 25.
 — —, 1896 a, On the variation of *Haliclystus octoradiatus*, *ibid.* Vol. 38, p. 1—8, tab. 1.
 — —, 1896 b, The Medusae of Valencia harbour, in: Irish Naturalist, p. 179—181.
 — —, 1900, The fauna and flora of Valencia harbour. II. Report on the Medusae (1895—1898), in: Proc. Irish Acad., (3), Vol. 5, p. 694—736, tab. 20, 21.
 — —, 1901, Variation in *Aurelia aurita*, in: Biometrika Vol. 1, p. 90—108.
 — —, 1904, A report on the Medusae found in the Firth of Clyde (1901—1902), in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, p. 738—778.
 — —, 1905, Scyphomedusae, in: Fauna geography Maldive Laccadive Archipel., Vol. 2, Suppl. 1, tab. 94.
 — —, 1906, The Medusae Biscayan Plankton, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 10, p. 163—180, tab. 13.
 CHUN, C., 1891—92, Coelenterata, in: BRONN Class. Ordn. Tierreich.; soweit erschienen. spez. Lief. 2—8, 1891—92.

- CHUN, C., 1896, Beiträge zur Kenntnis Ostafrikanischer Medusen und Siphonophoren, in: *Mitteil. naturh. Mus. Hamburg*, Vol. 13, p. 1—19, 1 Taf.
- , 1897, Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton, Stuttgart, p. 1—64, 1 Karte.
- CLAUS, C., 1892, Über die Entwicklung des Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora, sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen II, in: *Arch. zool. Inst. Wien*, Vol. 10, p. 1—70, tab. 1—3.
- CLAUS (GROBBEN), 1905, Lehrbuch der Zoologie, neue (7.) Bearbeitung von C. GROBBEN, Marburg, 954 p., 966 fig.
- CONANT, F. S., 1898, The Cubomedusae, in: *Mem. biol. Lab. Johns Hopkins Univ.*, Vol. 4, p. 1—61, tab. 1—8.
- DELAGE, Y., et E. HÉROUARD, 1901, *Traité de Zoologie concrète*, Vol. 2, part. 2, Les Coelentérés, Paris 1901, p. 1—848, tab. 1—72.
- DELAP, M. J., 1905, Notes on the rearing, in an aquarium, of *Cyanea Lamarcki* PÉR. et LES., in: *Rep. Fish. Ireland* f. 1902—03, p. 20—22, tab. 1, 2.
- , 1906, Notes on the rearing, in an aquarium, of *Aurelia aurita* L. and *Pelagia perla* (SLABBER), in: *Fish. Ireland sc. Invest.* 1905, No. 7, p. 22—26, 2 Pl.
- DRIESCH, H., 1905, Skizzen zur Restitutionslehre, in: *Arch. Entw.-Mech.*, Vol. 20, p. 21—29.
- FOWLER, G. H., 1900, The Hydromedusae and Scyphomedusae, chapter 4 and 5 in: R. LANKESTER, *Treatise on Zoology*, London, pt. 2, p. 1—81, 60 figg.
- FRIEDEMANN, O., 1902, Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von *Aurelia aurita*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 71, p. 227—275, 3 fig., tab. 12, 13.
- VON FÜRTH, O., 1903, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena XIV + 670 p.
- GOETTE, A., 1893, Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* PÉR., in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 55, p. 645—695, 11 fig., tab. 28—31.
- , 1897, Einiges über die Entwicklung der Scyphopolypen, *ibid.* Vol. 63, p. 292—378, 25 fig., tab. 16—19.
- , 1902, Lehrbuch der Zoologie, Leipzig, 1—504 p., 512 fig.
- HARGITT, CH., W., 1902, Notes on the Coelenterate fauna of Woods Holl., in: *Amer. Naturalist.*, Vol. 31, p. 549—560, 4 fig.
- , 1904a, The Medusae of the Woods Holl Region, in: *Bull. Bur. Fish.* 1904, Vol. 24, p. 21—79, tab. 1—7.
- , 1904b, Regeneration in *Rhizostoma pulmo*, in: *Journ. exper. Zool.*, Vol. 1, p. 73 bis 94, 6 fig.
- , 1905, Variations amongst Scyphomedusae, *ibid.* Vol. 2, p. 547—584, 17 fig., 1. Teil.
- HEIN, W., 1900, Untersuchungen über die Entwicklung von *Aurelia aurita*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 67, p. 401—438, tab. 24—25, 5 fig.
- , 1902, Untersuchungen über die Entwicklung von *Cotylorhiza tuberculata*, *ibid.* Vol. 71, p. 302—320, tab. 20—21.
- HERTWIG, R., 1906, Lehrbuch der Zoologie, 8. Aufl., Jena, p. 1—645.
- HESSE, R., 1895, Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 60, p. 411—457, tab. 20—22.
- HICKSON, S. J., 1896, Coelenterata and Ctenophora, in: *Cambridge nat. Hist.*, London, Vol. 1, p. 213—424, fig. 124—184.
- HYDE, I., 1894, Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 58, p. 531—565, 4 fig., tab. 32—37.
- JOUBIN, L., 1906, Les Coelentérés, in: *Bull. Mus. Océanogr. Monaco* No. 66, p. 1—38, fig. 1—38.

- KASSIANOW, N., 1901, Studien über das Nervensystem der Lucernariden nebst sonstigen histologischen Beobachtungen über diese Gruppe, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 69, p. 287—378, tab. 22—25.
- KISHINOUE, K., 1895a, On *Thysanostoma densicripium* nov. spec., in: *Zool. Mag.* Tokyo, Vol. 7, p. 133—136, tab. 18.
- , 1895b, Description of a new *Rhizostoma*, *Mastigias physophora*, *ibid.* 3 p., tab. 13.
- , 1899, Edible Medusae (*Rhopilema esculenta* und *verrucosa* n. sp.), in: *Zool. Jahrb.* Vol. 12 Syst., p. 205—210, tab. 13.
- , 1902, Some new Scyphomedusae of Japan, in: *Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo*, Vol. 17, No. 7, 17 p., 2 pl.
- KÜKENTHAL, W., 1906, Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebiets in ihren gegenseitigen Beziehungen, Berlin, p. 1—28.
- MAAS, O., 1897, Die Medusen, in *Reports on an Exploration* by the U. S. Steamer Albatross etc., in: *Mem. Mus. comp. Zool. Cambridge*, Vol. 23, p. 1—92, tab. 1—15.
- , 1899, Sur la distribution géographique et bathymétrique des Méduses provenant des campagnes scientifiques du Prince de Monaco, in: *Bull. Soc. zool. France*, 1899.
- , 1902, Über Medusen aus dem Solenhofer Schiefer und der unteren Kreide der Karpathen, in: *Palaeontographica*, Vol. 48, p. 297—321, 9 fig., tab. 22—23.
- , 1903, Die Scyphomedusen der Siboga-Expedition, in: *Rés. Siboga* Nr. 11, p. 1—91, tab. 1—12.
- , 1904, Méduses provenant des campagnes des Yacht Hironde et Princesse Alice (1886—93), in: *Camp. sc. Albert I, Prince de Monaco*, fasc. 28, p. 1—71, 6 tab.
- , 1906a, Die arktischen Medusen (ausschließlich der Polypomedusen), in: *Fauna Arctica*, Vol. 4, p. 479—526.
- , 1906b, Méduses d'Amboine, in: *Rev. Suisse Zool.*, Vol. 14, p. 83—107, tab. 2 und 3.
- , 1906c, Über eine neue Medusengattung aus dem lithographischen Schiefer, in: *Neues Jahrb. Min. Geol. Paläontol.*, Vol. 2, p. 90—99, 4 fig.
- , 1906d, Medusen, in: *Rés. Voyage Belgica*, p. 1—30, tab. 1—3.
- MAYER, A. G., 1900a, Description of new and little-known Medusae from the western Atlantic, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge*, Vol. 37, No. 1, p. 1—9, tab. 1—6.
- , 1900b, Some Medusae from the Tortugas, Florida, *ibid.*, Vol. 37, No. 2, p. 13—82, tab. 1—44.
- , 1904, Medusae of the Bahamas, in: *Mem. nat. Sc. Brooklyn Inst.*, Vol. 1, p. 1—33, tab. 1—7.
- , 1906a, Medusae of the Hawaiian Islands collected by the Steamer Albatross in 1902, in: *U. S. Fish. Comm. Bull.* 1903, p. 1131—1143, tab. 1—3.
- , 1906b, Rhythmical pulsation in Scyphomedusae, in: *Publ. Carnegie Inst. Washington*, No. 47, p. 1—62, 36 fig., tab. 1—3.
- NAGEL, W. A., 1894, Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 8, p. 495—552.
- ORTMANN, A. E., *Grundzüge der marinen Tiergeographie*, Jena, 96 p., 1 Karte.
- SCHNEIDER, K. C., 1893, Einige histologische Befunde an Coelenteraten, in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 27, p. 379—462, tab. 10—16.
- SCHULTZE, L. S., 1898a, Rhizostomen von Ambon, in: *Denkschr. Jena. Ges. Naturw.* Vol. 8, p. 89—110, tab. 33—34, [auch in: SEMON, *Zool. Forsch.*, Vol. 5].
- , 1898b, Rhizostomen von Ternate, in: *Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt*, Vol. 24, p. 153—165, 1 Taf.

- v. UEXKÜLL, J., 1901, Die Schwimmbewegungen von *Rhizostoma pulmo*, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 146, p. 620—626.
- VANHÖFFEN, E., 1892, Die Akalephen der Plankton-Expedition, in: Erg. Plankt.-Exp., Vol. 2, k, p. 1—28, tab. 1—4.
- , 1898, Die Fauna und Flora Grönlands, in: v. DRYGALSKI, Grönland-Expedition, Berlin, Vol. 5, Tl. 2.
- , 1902, Die acraspeden Medusen der deutschen Tiefseeexpedition 1898—1899, in: Ergeb. Deutsch. Tiefsee-Exp., Vol. 3, p. 1—52, tab. 1—8.
- , 1906, Acraspeden, in: Nordisches Plankton, Nr. 11, p. 40—64, 37 fig.
- WALTER, A., 1890, Die Quallen als Strömungsweiser, in: Deutsch. geograph. Blätter, Bremen, Vol. 5, p. 13.
- WOLFF, M., Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Ein vergleichend-physiologischer und anatomischer Beitrag zur Neuronenlehre, in: Zeitschr. allg. Physiol., Vol. 3, p. 191—281, tab. 5—9.

In drei Referaten I
I. Die Solenogast
II. Die Chitonen.
III. Die verwandts

Unsere Kenntnis
1841, in welchem Lo
Seitdem haben zahlr
funden und beschrieb
im Jahre 1893 auf 3
weil in diesem SIMM
Amphineuren, in „B
erschieden ist. Hier
Zusammenfassung der
Studium der Solenoga
niemals die Solenoga
hatte, trägt sein Arti
der Resultate andere
wie zu erwarten war
Ergebnisse und Fortschr