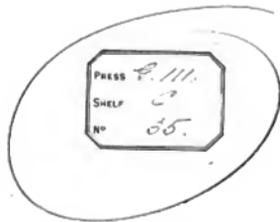


*Metagenesis und hypogenesis  
von Aurelia aurita*  
Ernst Heinrich Philipp August Haeckel



18915

c.

16.







METAGENESIS UND HYPOGENESIS

VON

AURELIA AURITA.

---

EIN BEITRAG ZUR ENTWICKELUNGSGESCHICHTE  
UND ZUR  
TERATOLOGIE DER MEDUSEN

VON

ERNST HAECKEL.



MIT ZWEI TAFELN.

---

JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
FORMALS FRIEDRICH MAUKE  
1881.

Weite Welt und breites Leben,  
Langer Jahre redlich Streben,  
Stets geforscht und stets gegründet,  
Nie geschlossen, oft geründet,  
Aeltestes bewahrt mit Treue,  
Freundlich aufgefassetes Neue,  
Heitern Sinn und reine Zwecke,  
Nun! Man kommt wohl eine Strecke!

**Goethe.**

(„Gott und Welt“.)

HERRN  
CARL THEODOR ERNST VON SIEBOLD  
DEM  
NESTOR DER DEUTSCHEN ZOOLOGEN

WIDMET DIESEN BEITRAG ZUR

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER THIERE

ZUR FEIER SEINES

**SIEBENUNDSIEBENZIGSTEN GEBURTSTAGES**

AM 16. FEBRUAR 1881

ERNST HAECKEL.

### *Hochgeehrter Freund und College!*

Unter den zahlreichen und werthvollen Arbeiten über Entwicklungsgeschichte der Thiere, mit denen Du seit länger als einem halben Jahrhundert die wissenschaftliche Zoologie bereichert hast, nehmen Deine vor 42 Jahren publicirten „Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere“ einen hervorragenden Platz ein. In dem ersten dieser Beiträge, in der bahnbrechenden Arbeit „über *Medusa aurita*“, führtest Du 1839 zum ersten Male, gegenüber dem herrschenden Dogma von der geschlechtslosen Zeugung aller niederen Thiere, den empirischen Nachweis, dass auch die Medusen getrennten Geschlechtes sind und aus befruchteten Eiern sich entwickeln. Du beobachtetest zum ersten Male die „Durchfurchungen der Medusen-Eier“ und die daraus hervorgehenden „infusorienartigen Embryonen“, jene bedeutungsvolle Jugend-Form, die jetzt als *Gastrula* den Rang einer gemeinsamen Ursprungsform sämtlicher Metazoen erhalten hat; auch unterschiedest Du bereits an diesen Embryonen ganz richtig zwei verschiedene Schichten, welche die Wand der centralen Magenöhle einschliessen: ein „äusseres Flimmer-Epithelium“ und darunter eine Schicht „von strahligem Gefüge“. Du machtest ferner die überraschende Entdeckung, dass diese flimmernden Embryonen der Medusen sich nicht direct wieder in eine Meduse verwandeln, sondern vielmehr in einen festsitzenden Polypen, der anfangs vierarmig, später achtarmig ist. Damit war aber unmittelbar die Anknüpfung an die vielarmigen, früher schon beschriebenen Polypen gewonnen, welche als *Scyphostoma* eine *Strobila* erzeugen, jene gegliederte Kette, deren einzelne Glieder sich später ablösen und als *Ephyra*-Larven zu jungen Medusen entwickeln. Somit lieferst Du das fehlende „erste Glied“ zu der wunderbaren Kette dieses „Generationswechsels“ und betretest zugleich ein Gebiet der Entwicklungsgeschichte, auf dem Du später so glänzende Verdienste Dir erwarbst. Endlich beschriebst Du auch an den *Scyphostoma*-Polypen zuerst die bedeutungsvollen „vier Längswülste, welche sich an der inneren Wand der Magenöhle senkrecht herabstrecken und der weit aufgesperrten Mundöffnung ein viereckiges Aussehen geben“; das sind die vier „gastralen Taeniolen“, welche in dem heutigen „System der Medusen“ das wichtigste Merkmal der *Acraspeden* oder *Scyphomedusen* abgeben und sie von der anderen Hauptabtheilung dieser Classe, von den *Craspedoten* oder *Hydromedusen*, durchgreifend trennen.

Da es mir nun im Laufe der letzten Jahre vergönnt war, die von Dir entdeckten Verhältnisse in der wundervollen Keimesgeschichte der Medusen weiter zu verfolgen und im Lichte der heutigen Entwicklungslehre durch die Beziehung auf ihre Stammesgeschichte zu deuten, so gestattest Du mir wohl, Dir die nachstehenden Blätter zur Feier des sechzehnten Februar freundschaftlich zu widmen. Ich hoffe Dir damit an dem Tage, an welchem Du vor siebenundsiebzig Jahren Deine glückliche und ehrenvolle Erden-Laufbahn begannest, eine kleine Freude zu bereiten, um so mehr, als ich selbst am gleichen Tage, aber freilich runde dreissig Jahre später, das Licht der Welt erblickte. Mir selbst aber gewährt diese Widmung insofern eine besondere Freude, als ich in Dir nicht nur den ehrwürdigen Veteranen und den verdienstvollen Altmeister unserer Wissenschaft verehere, sondern auch einen Naturforscher, der stets umsichtige Reflexion mit der exacten Beobachtung verbunden hat, und dessen seltene Geistesfrische ihm noch im höchsten Alter das volle Verständniss für den wichtigsten Fortschritt der neueren Naturwissenschaft gestattet hat, für die heutige Entwicklungslehre!

Jena den 16. Februar 1881.

Mit freundlichsten Grüßen und besten Wünschen

Dein ergebener

ERNST HAECKEL.

# METAGENESIS UND HYPOGENESIS

VON

## AURELIA AURITA.

---

### I. Die Ontogenesis der Discomedusen.

Die erstaunlichen Fortschritte, welche die Entwicklungsgeschichte der Thiere in den beiden letzten Decennien gemacht hat, beruhen einerseits auf dem gewaltigen quantitativen Wachstum unserer empirischen Kenntnisse, anderseits auf der erfreulichen qualitativen Klärung unseres theoretischen Verständnisses. Während der emsige Fleiss zahlreicher Beobachter uns mit einer wunderbaren Fülle mannichfaltiger ontogenetischer Thatsachen bekannt gemacht hat, verdanken wir dagegen der Descendenz-Theorie die wichtigsten Einsichten in deren bewirkende Ursachen. Gestützt auf das biogenetische Grundgesetz, unterscheiden wir in der Keimesgeschichte der Thiere scharf zwischen denjenigen Erscheinungen, welche auf Vererbung von einer Reihe alter Stammformen beruhen, und denjenigen, welche bloss durch Anpassung an neue Bedingungen der Keimung verursacht werden. Jene primären und hereditären Phänomene bezeichnen wir als palingenetische, diese secundären und adaptativen hingegen als cenogenetische. Demnach ist es die Palingenie oder die „Auszugsgeschichte“, welche als „Recapitulation der Phylogenie“ uns unmittelbar die historische Entstehung der Thierformen erklärt, während die Cenogenie oder die „Störungsgeschichte“ uns vielmehr von den Störungen und Fälschungen derselben erzählt, und die ursprünglichen Verhältnisse mehr verdeckt, als offenbart. Wie wichtig für jede causale Beurtheilung der ontogenetischen Erscheinungen diese Unterscheidung der Palingenese und Cenogenese ist, hoffe ich auf den nachstehenden Blättern an einem neuen Beispiele aus der Entwicklungsgeschichte der Medusen zu zeigen, und zwar an einem Beispiele, welches an sich als überraschende Thatsache interessant, durch die Erkenntniss von phylogenetischen Veränderungen ontogenetischer Prozesse eine allgemeine Bedeutung gewinnt.

Es sind jetzt 42 Jahre verflossen, seitdem CARL THEODOR ERNST VON SIEBOLD den Gonochorismus der Medusen an der vieluntersuchten *Aurelia aurita* der Ostsee entdeckte und aus den befruchteten Eiern die schwärmenden „infusorienartigen Embryonen“ sich entwickeln sah, deren Verwandlung in

festsetzende, anfangs vierarmige, später achtarmige „Polypen“ er nachwies. Von dieser Abhandlung SIEBOLD'S „über *Medusa aurita*“, welche den ersten Abschnitt seiner „Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere“ (1839) bildete, sagte damals M. Sars (1841): „Es ist mir eine wahre Freude, die Richtigkeit und Genauigkeit der SIEBOLD'Schen Beobachtungen bestätigen zu können; die Uebereinstimmung derselben mit den meinigen giebt mir Muth, meine Abhandlung, so wie sie zu seiner Zeit niedergeschrieben, unverändert mit den in ihr ausgesprochenen Ansichten zu veröffentlichen.“ (L. 5, p. 9). Auch STEENSTRUP, in seiner berühmten Schrift „Ueber den Generationswechsel“, rühmt SIEBOLD'S „herrliche Beobachtungen“ (L. 6, p. 3); und in der That wurde durch sie „das erste Glied“ zu der Kette von merkwürdigen Erscheinungen geliefert, welche M. Sars schon 1829 durch die Entdeckung von *Scyphostoma* und *Strobila* begonnen hatte (L. 1), später 1835 (L. 3) durch den Beweis von deren Zusammengehörigkeit erweiterte und endlich 1841 dadurch abschloss, dass er die Verwandlung der von der *Strobila* erzeugten *Ephyra*-Larven in die spätere *Aurelia* und *Cyanea* nachwies (L. 5). Je grösseres Aufsehen diese wunderbaren Entdeckungen damals hervorriefen, je lebhafterem Widerspruch sie selbst bei namhaften Autoritäten (insbesondere bei EMBRENE) begegneten, desto höher wuchs ihre Bedeutung, nachdem sie durch DALYELL'S gleichzeitige und unabhängige Beobachtungen eine vollständig objective Bestätigung gefunden hatten (L. 2, 7); besonders aber, nachdem sie durch STEENSTRUP'S grundlegende Theorie des Generationswechsels (L. 6) als Erscheinungen nachgewiesen waren, die in ähnlicher Weise auch in der Entwicklungsgeschichte anderer Thiere wiederkehren, und von denen GOETZE'S Wort gilt: „Die Natur geht ihren Gang, und dasjenige, was uns als Ausnahme erscheint, ist in der Regel.“

Ein halbes Jahrhundert ist seit jenen Entdeckungen über die Entwicklung der Discomedusen verflossen, und zahlreiche Beobachter haben seitdem die Angaben von Sars und Siebold, von Steenstrup und Dalvell bestätigt und erweitert. Was jene verdienstvollen Forscher zunächst nur für zwei nahe verwandte Discomedusen-Genera nachgewiesen hatten, wurde bald auch für Angehörige anderer Familien dieser Ordnung bestätigt. An die Semostomen-Genera *Aurelia*, *Cyanea*, *Chrysaora* schloss sich bald auch eine Rhizostomen-Gattung an, und zwar die mediterrane *Cotylorhiza tuberculata* (L. 25, p. 610); dieselbe Art, welche von Gegenbaur (L. 14) auf *Cassiopa borbonica*, von Bescu (L. 12), Franzus (L. 13) und Anderen auf *Cephea polychroma* bezogen wurde. Obgleich die angeführten 4 Genera zu 4 verschiedenen Familien der Discomedusen gehören (— zu den Ulnariden, Cyaneiden, Pelagiden und Versuriden —), so ist dennoch der Verlauf ihrer Metagenese ganz derselbe; bei allen entwickelt sich in völlig übereinstimmender Weise aus dem befruchteten Ei eine flimmernde, frei umherschwimmende Gastrula, der früher sogenannte „infusorienartige Embryo“. Dieser setzt sich später fest und verwandelt sich in einen hydra-ähnlichen, anfangs vierarmigen, später achtarmigen Polypen, das *Scyphostoma*. Aus diesem entsteht durch terminale Knospung an seiner Mundfläche der gegliederte Knospen-Zapfen, den Sars die *Strobila* nannte, und jedes einzelne Glied dieser Kette entwickelt sich zu einer kleinen Medusen-Larve, *Ephyra*; diese verwandelt sich endlich später, nach ihrer Ablösung von der Kette, auf verschiedenen Wegen in die definitive Discomedusen-Form, die weiterhin geschlechtstreu wird und befruchtete Eier liefert. Die völlige Uebereinstimmung der inductiven Erkenntnisse, welche so durch zuverlässige Beobachtungen bei Discomedusen aus ganz verschiedenen Familien dieser Ordnung gewonnen waren, berechnete zu dem deductiven Schlusse, dass bei allen Medusen dieser Gruppe der Gang der Keimesgeschichte derselbe sei. In der That schien nun die Annahme gestattet, dass sämmtliche Scheibenquallen in gleicher Weise durch Strobilation aus *Scyphostoma*-Polypen entstehen, und dass diese letzteren die „polypenartigen Ammen“ sind, aus denen sich die „medusenartigen Geschlechtsthier“ durch Generationswechsel entwickeln.

Da überraschte 1855 ein verdienstvoller und höchst sorgfältiger Beobachter, AUGUST KROHN, die Zoologen durch die auffallende und unerwartete Mittheilung, dass sich eine der gewöhnlichsten Discomedusen, *Pelagia noctiluca*, auf ganz andere Weise, „auf directem Wege“ entwickle; die *Gastrula*, welche aus dem befruchteten Ei entsteht, verwandelt sich hier unmittelbar in die *Ephyra*, und diese in die definitive, geschlechtsreif werdende Medusen-Form. Weder der feststehende *Scyphostoma*-Polyp, noch die gegliederte, aus ihm hervorknospende *Strobila*-Kette ist hier vorhanden, und mit ihnen fehlt überhaupt der Generations-Wechsel. Diese Entdeckung griff um so störender in die herrschende Vorstellung von Generationswechsel der Discomedusen ein, als die allernächste Verwandte der *Pelagia*, die gewöhnliche *Chrysaora*, darin gänzlich verschieden sich verhält. Beide Genera sind so nahe verwandt, dass *Chrysaora* nur durch dreifach so grosse Zahl der Tentakeln und doppelt so grosse Zahl der Randlappen von *Pelagia* sich unterscheidet, und dass die Larve von *Chrysaora*, bevor sie sich in die definitive Form verwandelt, von *Pelagia* geradezu nicht zu unterscheiden ist — und dennoch finden wir bei der letzteren „directe Entwicklung“ ohne Generationswechsel, bei der erstern „indirecte Entwicklung“ mit Generationswechsel. So befremdend aber auch diese Thatsache erscheinen musste, so wurde sie doch bald durch die Beobachtungen von AGASSIZ (17) und KOWALEVSKY (22) unzweifelhaft bestätigt.

Wir stehen hier vor einer jener zahlreichen Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte niedriger Thiere, welche von den Zoologen vor DARWIN als unbegreifliche Räthsel angestaunt wurden, und deren Erklärung uns erst durch DARWIN'S Reform der Descendenz-Theorie möglich geworden ist. Wie diese Theorie uns zur Erkenntniss der wahren bewirkenden Ursachen der Keimesgeschichte führt, hat zuerst FRITZ MÜLLER in seiner trefflichen Schrift „Für Darwin“ (1864) an dem Beispiel der Crustaceen gezeigt. Von derselben Auffassung ausgehend habe ich 1866 in meiner „Generellen Morphologie“ das Verhältniss der indirecten Metagenese zur directen Hypogenese festzustellen versucht, und sodann in meinen „Studien zur Gastraea-Theorie“ dem biogenetischen Grundgesetze eine schärfere Fassung gegeben.

Von denselben Anschauungen geleitet, will ich hier versuchen, auch jene ontogenetischen Räthsel in der Entwicklungsgeschichte der Discomedusen phylogenetisch zu deuten. Die besondere Veranlassung dazu giebt mir eine Reihe von Beobachtungen, welche ich in der letzten Zeit, nach Vollendung meines „Systems der Medusen“ anzustellen Gelegenheit hatte, und welche mir den wahren Schlüssel für das Verständniss jener Räthsel zu liefern scheinen. Die Discomedusen, deren Entwicklung ich untersuchte, sind dieselben, welche auch den angeführten Beobachtungen zu Grunde lagen. Indessen habe ich nur *Aurelia aurita*, *Chrysaora inaeclis* und *Pelagia perla* bis zur Ausbildung der *Ephyra*-Larven verfolgt; von *Catylorhiza tuberculata* beobachtete ich bloss die Bildung des *Scyphostoma*. Mein besonderes Augenmerk richtete ich, wie früher bei der Ontogenie der Siphonophoren, auf die zahlreichen Variationen des normalen Entwicklungsganges. Dabei beobachtete ich mehrere neue Modificationen in der bekannten, höchst variablen Entwicklungsweise der *Aurelia*, welche die scheinbare Kluft zwischen der hypogenetischen *Pelagia* und den metagenetischen übrigen Discomedusen überbrücken — ich fand, um das wichtigste Resultat dieser Untersuchung gleich hier vor auszuschicken, dass unter besonderen Umständen auch *Aurelia*, gleichwie *Pelagia*, sich direct aus dem befruchteten Ei entwickelt, ohne die gewöhnlichen Prozesse der *Scyphostoma*-Bildung und *Strobila*-Knospung durchzumachen — oder mit anderen Worten: die gewöhnliche Metagenese der *Aurelia* wird unter gewissen Bedingungen zur Hypogenese; der „Generationswechsel“ wird abgekürzt und verschwindet, indem an seine Stelle die „directe Entwicklung“ tritt. Der Kürze halber bezeichne ich die letztere, wie ich schon 1866 in der „Generellen Morphologie“ vorschlug, als Hypogenese, im Gegensatz zum Generationswechsel, der Metagenese. (L. 19, Bd. II, p. 88, 99).

## II. Die Metagenesis von Aurelia und Chrysaora.

(Indirecte palingenetische Keimungs-Form der Discomedusen.)

Als der gewöhnliche und typische Modus der Ontogenese bei den Discomedusen gilt die eigenthümliche mit Strobilation verbundene Metagenese; oder die besondere Form des Generationswechsels, bei welcher die sexuelle Medusen-Generation durch Strobila-Bildung aus der ungeschlechtlichen Polypen-Generation hervorgeht. Abgesehen von den älteren Beobachtern, namentlich Sars und Daltell, hat in neuerer Zeit Louis Agassiz im vierten Bande seiner „Contributions etc.“ (L. 17) eine sehr ausführliche Schilderung der Keimesgeschichte von *Aurelia flavidula* und *Cyanea arctica* gegeben, erläutert durch zahlreiche vortreffliche und naturgetreue Abbildungen von Sonnet (l. c. Taf. X, Xa, XI, XIa—c). Insbesondere sind die mannichfaltigen Modificationen und Variationen, welche die Entwicklung sowohl bei *Scyphostoma* und *Strobila*, als bei *Ephyra* und der jungen, daraus hervorgehenden *Aurelia* selbst erleidet, zum grossen Theil darin ganz richtig dargestellt. In neuester Zeit sind die Verhältnisse des feineren Baues der genannten Entwicklungsformen, sowie manche Einzelheiten des Entwicklungsganges selbst, bei *Aurelia aurita* und *Chrysaora mediterranea* sehr ausführlich von Claus geschildert und dabei zugleich mehrere Irrthümer der früheren Beobachter kritisch berichtigt worden (L. 24). Allein trotz dieser umfangreicheren und vielseitigen Bearbeitung sind dennoch manche wichtige Punkte in dieser Metagenese noch nicht hinreichend klar gestellt und insbesondere die principielle Bedeutung der einzelnen Phasen und ihrer Variationen nicht genügend erörtert worden. In der letzteren Beziehung scheint mir namentlich die palingenetische Natur dieses Generationswechsels der höchsten Beachtung werth; es entsprechen die einzelnen Phasen desselben so vollständig den hypothetischen Vorstellungen, welche man sich auf Grund vergleichend-anatomischer Reflexionen von der Phylogenie der Discomedusen entwerfen kann, dass diese Uebereinstimmung ein werthvolles Argument für die Wahrheit des biogenetischen Grundgesetzes liefert. Das gilt um so mehr, als die Keimung der Ulmaride *Aurelia* und der Pelagide *Chrysaora* keinen wesentlichen Unterschied zeigt. Als die vier Hauptabschnitte derselben sind zu betrachten: 1. die *Gastrula*-Bildung; 2. die *Scyphostoma*-Bildung; 3. die *Strobila*-Bildung; und 4. die *Ephyra*-Bildung.

### II A. Erste Periode: Formation der Gastrula.

Der erste Abschnitt der Keimung, die Gastrulation, beginnt mit dem einzelligen Zustand der Cytula und reicht bis zur vollständigen Ausbildung der zweiblättrigen Gastrula; er umfasst mithin die gesammten Vorgänge der Eifurehung und Keimblätter-Bildung. Die Eifurehung ist zuerst 1839 von Siebold (L. 4, p. 21, Tab. I) beschrieben und neuerdings eingehender von Claus geschildert worden (1877, L. 24, p. 6). Nach der Darstellung von Siebold und den meisten folgenden Autoren ist die Segmentation eine vollkommen regelmässige; die Cytula oder Stammzelle (— die „befruchtete Eizelle“ oder „erste Furchungskugel“ der Autoren —) zerfällt durch regelmässig wiederholte Theilung erst in 2, dann in 4, 8, 16, 32 u. s. w. Zellen von gleicher Grösse und Beschaffenheit. Indessen hat Claus gezeigt, dass schon die Grösse der beiden ersten Segmentellen oder „Furchungszellen“ nicht völlig gleich, sondern ein klein wenig verschieden ist (l. c. p. 6, Taf. I, Fig. 2); und ich kann hinzufügen, dass auch das Protoplasma der kleineren (animalen) Segmentelle ein wenig heller und klarer ist als dasjenige der grösseren (vegetativen) Zelle; auch bei den folgenden Theilungen (in 4, 8,

16 u. s. w.) bleibt dieser geringfügige Unterschied eine Zeit lang erkennbar. Es ist somit die „totale Segmentation“ der Discomedusen streng genommen keine primordiale, sondern eine inaequale. (Gastraea-Theorie, L. 23, p. 78, 73). Jedoch sind die Unterschiede der beiderlei Segmentellen, der kleineren animalen und der grösseren vegetativen, erstens sehr geringfügig und zweitens verschwinden sie schon vor dem Abschlusse der Furchung, so dass bereits die Morula eine Kugel darstellt, welche aus einer grossen Anzahl völlig gleicher Zellen zusammengesetzt erscheint. Indem im Inneren derselben sich Flüssigkeit ansammelt und sämtliche Zellen an die Oberfläche des kugeligen Keimes treten, entsteht eine reguläre Blastula (Fig. 1); eine Hohlkugel, deren Wand aus einer einzigen Schicht gleicher konischer Zellen gleichmässig zusammengesetzt ist (SIEBOLD, l. c. p. 26, Taf. I, Fig. 14, 15). Die Blastula oder Blastophaera zeigt bald an einer Stelle ihrer Oberfläche eine grubenartige Vertiefung, welche tiefer und tiefer wird, und indem sich diese Einstülpung oder Invagination des Blastoderms vollendet, entsteht eine typische Gastrula von eiförmiger Gestalt (Taf. I, Fig. 2, 3; CLAUS, 24, Taf. I, Fig. 4). Schon während des Invaginations-Processes treten die Unterschiede der beiden Keimblätter mit stetig zunehmender Deutlichkeit hervor, indem die grösseren Zellen der eingestülpften Blastoderm-Hälfte, welche den Endblast oder das Entoderm liefern, beträchtlich trüber und körnchenreicher sind, als die kleineren und helleren Zellen der nicht eingestülpften Blastoderm-Hälfte, des Exoderms oder Ectoblasts. Zwischen beiden Keimblättern bleibt anfänglich noch ein sehr unbedeutender Zwischenraum (im optischen Durchschnitt eine helle Linie) bestehen, der Rest der Furchungshöhle, welche später ganz verschwindet. Die geräumige Höhle des Urdarms (*Archigaster*) öffnet sich durch einen engen runden Urmund (*Protostoma*, *Blastoporus*), welcher am breiteren Ende des eiförmigen Körpers liegt. In diesem Zustande, als *Archigastrula* (L. 23, p. 81), schwimmt sie mittelst ihrer langen dünnen Geisseln längere Zeit frei umher. Dabei entwickeln sich im Exoderm schon zahlreiche Nesselzellen, insbesondere am Oral-Pole, während sie am Aboral-Pole fehlen oder nur sehr spärlich sich ausbilden. Dieser Umstand ist insofern wichtig, als er das beste Unterscheidungs-Merkmal der beiden (häufig verwechselten) Pole der Längsaxe liefert. Der aborale Pol, mit spärlichen Nesselkapseln, ist heller und bei der schwimmenden Gastrula stets nach vorn gerichtet; der orale Pol ist wegen der zahlreichen Nesselkapseln in der Umgebung des Urmundes dunkler und nach hinten gerichtet. Hingegen ist auf die verschiedene Form der beiden Polhälften kein Gewicht zu legen, da bald die orale, bald die aborale Hälfte breiter ist. Häufig habe ich bei der entwickelten Gastrula Vermehrung (sowohl durch Theilung als durch Knospung) beobachtet, worauf ich unten noch zurückkommen werde (Fig. 3—6).

### II B. Zweite Periode: Formation des Scyphostoma.

Der zweite Abschnitt der Metagenese, die Bildung des Scyphostoma, umfasst die Veränderungen, welche das jugendliche Nesselthier von der Vollendung der freischwimmenden Gastrula bis zur Ausbildung einer festsitzenden vielarmigen Scyphopolypen-Person erleidet. Sie beginnen damit, dass der offene Urmund der Gastrula sich schliesst (Fig. 8); die flimmernde Larve schwimmt nun einige Zeit hindurch als geschlossene eiförmige Blase mit zweischichtiger Wand umher: Planula oder Clitogastrula (CLAUS, 24, Taf. I, Fig. 5). Während dieser Zeit differenzieren sich die beiden Pole der Längsaxe noch mehr in der Weise, dass an dem dunkleren, beim Schwimmen nach hinten gekehrten Ende (wo später der Nachmund durchbricht) die Nesselzellen des Exoderms immer zahlreicher werden, während sie am hellen, beim Schwimmen nach vorn gerichteten Ende, ganz verschwinden. Schon SIEBOLD unterschied richtig diese beiden Pole des „infusorienartigen Jungen“, dessen drehende Bewegungen um die Längsaxe er naturgetreu beschreibt, und machte zuerst die Beobachtung, dass

sich am „oberen Ende“ oder vorderen (aboralen) Pole eine Grube bildet, die zur Anheftung dient. Kurze Zeit, nachdem diese Anheftung erfolgt ist, tritt am entgegengesetzten dunklen, mit Nesselzellen gespickten Pole der Durchbruch der bleibenden Mundöffnung oder des Nachmundes (*Metastoma*) ein. Damit geht die festsitzende Larve in die Form der *Ascula* über (L. 24, Taf. I, Fig. 6, 7). Die wichtige, bisher unerledigte Frage, ob hier der secundäre Nachmund der *Ascula* mit dem primären Urmund der *Gastrula* identisch ist (— oder vielmehr durch eine Wieder-Eröffnung des letzteren an derselben Stelle entsteht —) glaube ich mit Sicherheit bejahen zu können. CLAUS (L. 24, p. 8) blieb hierüber zweifelhaft, hätte sich aber durch Vergleichung seiner eigenen Figuren davon überzeugen können, da er ganz richtig ebenso bei der schwärmenden *Gastrula* (Fig. 4) wie bei der festsitzenden *Ascula* (Fig. 6) den Oral-Pol der Längsaxe dicht mit Nesselzellen gespickt, den entgegengesetzten, zur Anheftung dienenden Aboral-Pol frei davon zeichnet. Ebenso wie an der Ulmarie *Aurelia* und der Pelagide *Chrysaora* konnte ich mich auch an der Versuride *Cotylorhiza* davon überzeugen, dass der Nachmund der angehefteten *Ascula* an derselben Stelle sich wieder öffnet, an welcher der Urmund der schwärmenden *Gastrula* sich geschlossen hatte. Ich betrachte demnach die Bildung der secundären Mundöffnung bei den Discomedusen nicht als eine wirkliche Neubildung, sondern vielmehr als die Wiederöffnung eines Canals, der einige Zeit hindurch völlig geschlossen war. Damit stimmt auch vollkommen die wichtige Thatsache, dass bei der hypogenetischen *Pelagia* der Urmund der *Gastrula* unmittelbar in den bleibenden Mund übergeht.

Auf die *Ascula* folgt zunächst, als drittes Stadium der zweiten Periode, die *Actinula tetranemalis*, ein einfachster Hydropolyp mit 4 perradialen Tentakeln (Fig. 9). Diese wichtige Verwandlung hat SEBOLD schon ganz richtig beschrieben, indem er sagt: „Das untere freie Leibesende nimmt nach innen an Masse zu und bildet sich zuletzt zu einem Wulste aus, welcher sich um die Mundöffnung rund herum zieht. An diesem Wulste wachsen zwei einander gegenüberstehende Fortsätze hervor, zwischen denen sehr bald zwei andere nachfolgen; diese 4 Fortsätze verlängern sich in kurzer Zeit und geben den jungen Medusen das Aussehen eines vierarmigen Polypen“ (L. 4, p. 29). Auch AGASSIZ und CLAUS geben richtig an, dass gewöhnlich zuerst 2 gegenständige Tentakeln am Mundrande der *Ascula* hervorwachsen und dass dann erst die beiden anderen alternirenden folgen. Ebenso finde auch ich, dass bei *Aurelia* und *Chrysaora* in der grossen Mehrzahl der Fälle die 4 primären Tentakeln paarweise entstehen, zuerst 2 gegenständige, darauf 2 mit diesen wechselnde. Allein ich muss doch bemerken, dass in nicht wenigen Fällen alle 4 primären Tentakeln gleichzeitig entstehen und als gleich grosse konische Nesselwärtchen in gleichen Abständen um den Mund herum hervorsprossen. Bei *Cotylorhiza* beobachtete ich dies als Regel, womit auch die Angaben von BUSCH (12), FRANZTUS (13), GEGENBAUR (14) und KOWALEWSKY (22) übereinstimmen. Uebrigens ist, wie AGASSIZ richtig hervorhebt, gerade bei jüngeren *Actinula*-Formen mit kurzen Tentakeln oft sehr schwer oder gar nicht zu entscheiden, ob deren 2 oder 4 vorhanden sind, weil diese Excreszenzen des Peristom-Randes anfänglich äusserst contractil sind, bis zum völligen Verstreichen eingezogen und häufig paarweise abwechselnd ausgestreckt und eingezogen werden können. Es muss daher einstweilen die Frage noch offen bleiben, ob jene häufigere paarweise oder diese seltener gleichzeitigige Entstehung der 4 primären Tentakeln das ursprüngliche Verhältniss darstellt. In jenem Falle wäre die amphitecte, in diesem die reguläre vierseitige Pyramide die Grundform der *Actinula*. Auf der anderen Seite findet man auch nicht selten junge *Actinulae* mit nur 3 Tentakeln, indem der vierte viel später als der ihm gegenüberstehende dritte zur Entwicklung gelangt; in diesem Falle ist die Grundform eine Zeit lang dipleurisch. Indessen sind diese Differenzen (— von zahlreichen, später zu betrach-

tenden individuellen Abnormitäten abgesehen —) doch nur vorübergehend, da alle 4 Tentakeln sich früher oder später aequalisiren und dann die Actinula einige Zeit auf dem Stadium eines regulären „vierarmigen Hydropolypen“ verharrt.

Auf diesem Stadium der tetranemalen Actinula bilden sich ausserdem auch andere wichtige Veränderungen am Ascula-Körper aus. Die eiförmige Gestalt der Ascula geht in eine becherförmige über, indem der Körper sich am aboralen Pole in einen längeren oder kürzeren Stiel auszieht, am oralen Pole hingegen dergestalt erweitert, dass die 4 hervorsprossenden Tentakeln nicht unmittelbar den Mund umgeben, sondern vielmehr am Rande einer sehr contractilen Mundscheibe oder Peristom-Scheibe erscheinen, in deren Mitte die quadratische Mundöffnung vorspringt. Vorher kreisrund und flach, zieht sich die letztere jetzt in einen kurzen Rüssel (*Proboscis*) aus, dessen 4 vorspringende Kanten den 4 Tentakeln entsprechen, mithin perradial liegen. Zugleich nimmt mit der Grösse des wachsenden Körpers auch seine Contractilität und Durchsichtigkeit bedeutend zu, und bald lassen sich an demselben bei starker Vergrösserung schon deutlich die 4 Schichten oder Platten unterscheiden, aus denen später alle Gewebe und Organe des Medusen-Körpers hervorgehen, nämlich 1) die Hautplatte (*Lamina dermalis*), eine Schicht von Exoderm-Zellen, die zum Theil indifferent, zum Theil in Nesselzellen, Palpozellen und Muskel-Epithelzellen differenzirt sind; 2) die Muskelplatte (*Lamina muscularis*), eine sehr zarte Schicht von feinen longitudinalen Muskelfasern, die als (kernlose) innere Fortsätze von exodermalen Muskel-Epithelzellen auftreten; 3) die Stützplatte (*Lamina fulcrata*), eine hyaline, dünne, anfangs sehr weiche und halbfüssige, bald aber erhärtende und sehr elastische Ausscheidung des Entoderms; und 4) die Darmplatte (*Lamina gastralis*), aus dem hohen einschichtigen Geissel-Epithel des Entoderms gebildet. Während diese 4 Schichten bei allen von mir untersuchten tetranemalen Actinulae aus den angeführten Discomedusen-Gattungen zur Entwicklung gelaunge, verhält sich dagegen verschieden die structurlose chitinarartige Ausscheidung des Exoderms an aboralen Körperteile, welche als Fussplatte (*Lamina pedalis*) bezeichnet werden kann. Bei den mit Ringcanal und engen Radial-Canälen versehenen Gattungen *Aurelia* und *Cotylorhiza* beschränkt sie sich auf eine rundliche Fussplatte, welche an der Anheftungsstelle des Stiels secretirt wird. Bei den mit breiten Radialtaschen (ohne Ringcanal) versehenen Genera *Chrysaora* und *Cyanea* hingegen erhebt sie sich zu einem cylindrischen Chitin-Rohre, ähnlich dem der Tubularien, welches das Aboral-Ende des Stiels umschliesst und bisweilen bei ansehnlicher Dicke concentrische Schichtung zeigt (CLAUS, L. 24, Taf. I, Fig. 9, 10).

Das vierte Stadium der zweiten Periode bildet das Scyphostoma tetranemale. Dasselbe entwickelt sich aus der vierarmigen Actinula (Fig. 9) dadurch, dass in der Mitte zwischen den 4 primären Tentakeln die 4 gastralen Taeniolen auftreten, jene bedeutungsvollen Längswülste oder Längsleisten der Körperwand, durch deren Erwerb sich der einfachere Hydropolyp in die höhere Form des Scyphopolypen verwandelt. Diese 4 Längswülste bilden den wichtigsten morphologischen Differential-Character zwischen den beiden Hauptgruppen der Nesseltiere, indem sie den Hydropolypen und Craspedoten (nebst Siphonophoren und Ctenophoren) ebenso allgemein fehlen, als sie andererseits den Scyphopolypen, Acraspeden und Korallen allgemein zukommen. Ihr Entdecker, SIEBOLD, beschreibt sie als „Längswülste, welche von der Wurzel der 4 zuerst entstandenen Arme sich an der Wand der Leibeshöhle senkrecht herab erstrecken und in der Tiefe allmählich verlieren“. Auch SANS und alle folgenden Beobachter lassen die 4 Taeniolen ebenso als directe Fortsetzungen der 4 primären Tentakeln erscheinen. In der That aber alterniren sie mit den letzteren und liegen vielmehr in den Radien der 4 secundären, später auftretenden Tentakeln, wie zuerst CLAUS mit Recht her-

vorgehoben hat. Die 4 Taeniolen sind somit interradial, während die peripheren, durch sie getrennten Nischen der Magenhöhle perradial sind; jene entsprechen den Radien zweiter, diese denjenigen erster Ordnung. An der Bildung derselben betheiligen sich die beiden mittleren Platten der Körperwand; die gallertige, vom Entoderm ausgeschiedene Fulcral-Platte oder Stützlamelle verdickt sich zu einer cylindrischen oder halbcylindrischen Leiste, während an deren Aussenseite die exodermale Muskelplatte einen besonderen interradialen Längsmuskel-Strang erzeugt. Die meisten früheren Beobachter hatten die gallertigen Leisten für 4 „Radial-Canäle“ gehalten, die am Rande der Mundscheibe durch einen „Ringcanal“ verbunden werden sollten. Allein an guten Längs- und Querschnitten von Osmium-Carmin-Präparaten überzeugt man sich mit Sicherheit, dass weder diese angeblichen „Canäle“, noch eine besondere „Leibeshöhle“ existiren. Vielmehr bestehen diese angeblichen Hohlräume aus einer weichen wasserklaren Gallerte, die häufig sogar einzelne, vom Entoderm ausgetretene, spindel- oder sternförmige Zellen enthält („Secret-Gewebe“). Wenn CLAUS dieselbe als „flüssig“ bezeichnet, so kann dies nur in demselben Sinne geschehen, in welchem auch der „festflüssige“ oder halbflüssige Gallertschirm der ausgebildeten *Aurelia* als flüssig beschrieben worden ist. Die Consistenz der Gallerte ist an einem so kleinen Objecte schwer festzustellen, nach meiner Ueberzeugung aber viel bedeutender, als man gewöhnlich annimmt, wenn auch an verschiedenen Stellen sehr verschieden.

Für die volle Würdigung der Taeniolen oder der 4 interradialen gastraln „Längswülste“ ist es von besonderer Bedeutung, dass dieselben die dünne Wand des becherförmigen Körpers seiner ganzen Länge nach durchziehen und dadurch seinen gastraln Hohlraum in 4 flache periphere Nischen oder Längs-Rinnen theilen. Diese sind perradial und entsprechen den 4 primären, in der Mitte ihres peristomialen Randes inserirten Tentakeln. Die 4 rinnenförmigen Nischen sondern sich um so mehr als besondere flache „Magentaschen“ von dem gemeinschaftlichen Central-Raum der Magenhöhle ab, je mehr die anfänglich cylindrische Form der Taeniolen in diejenige flacher Leisten übergeht. Indem ihr frei vorspringender axialer Rand sich stark abplattet und verbreitert, bildet er förmliche Flügel, und diese springen dergestalt über die Seitentheile der Magentaschen vor, dass nur ihr Mitteltheil, wie durch einen breiten Längsspalt, mit dem Central-Raum communicirt (Querschnitt Taf. I, Fig. 12). Indem die Taeniolen von der stülpförmigen Basis des Bechers bis zu dem verdickten, mit einem Nesselring bewaffneten Mundrande durchgehen, zerfallen sie in eine dorsale und ventrale Hälfte; dabei bezeichnen wir als dorsal (oder „epidepal“) die gesammte Aussen-Wand des Bechers bis zu seinem (tentakel-tragenden) Aussenrand (— der „Exumbrella“ der Meduse entsprechend —); hingegen als ventral (oder „hypo-depal“) die „Peristom-Scheibe“ des Bechers, zwischen dem inneren Mundrand und dem äusseren Becherrand (— der „Subumbrella“ entsprechend —). Wird der Mund weit geöffnet, und der breite Peristom-Ring dabei stark verschmälert, so springen die Oral-Enden der Taeniolen am Mundrande noch frei vor, die Bildung freier „Gastral-Filamente“ andeutend. Auch die 4 interradialen Längsmuskeln, welchen die Gallerteisten der Taeniolen zugleich als Skeletplatten und als elastische Antagonisten dienen, begleiten dieselben in ihrer ganzen Länge und setzen sich ebenfalls bis zum Mundrande fort; sie bilden hier die Anlage für die späteren Längs-Muskeln des Rüssels und die Radial-Muskeln des Peristom-Ringes (später der Subumbrella). Bei starker Contraction des Scyphostoma bleiben die 4 Längsmuskeln an der Abaxial-Seite der Taeniolen straff gespannte Bänder, während das gastrale Entoderm-Epithel an ihrer Axial-Seite sich in zahlreiche Querfalten legt (Fig. 14).

Aus dem tetranemalen Scyphostoma wird nun zunächst die wichtige, von SIEBOLD zuerst beschriebene Form des „achtarmigen Polyppen“, das octonemale Scyphostoma (Fig. 10; L. 4, p. 30, Taf. I, Fig. 31, 32; Taf. II, Fig. 34, 35). Genau in der Mitte zwischen den 4 primären Ten-

takeln (oder den Tentakeln erster Ordnung), also an der marginalen Umbiegungs-Stelle der 4 interradialen Taeniolen (an der Grenze zwischen ihrem dorsalen und ventralen Theile) wachsen 4 neue, secundäre Tentakeln hervor, die wir demgemäss als interradiale Tentakeln (oder als Tentakeln zweiter Ordnung) zu bezeichnen haben. In Uebereinstimmung mit CLAUS (L. 24, p. 11) muss ich dies Verhältniss ganz besonders betonen, da alle früheren Beobachter dasselbe unrichtig aufgefasst haben und die 4 secundären Tentakeln zwischen den Taeniolen, nicht in deren Verlängerung, hervorsprossen lassen. In der Mehrzahl der Fälle (— insbesondere bei *Cotylorhiza* fast beständig —) treten die 4 interradialen Tentakeln gleichzeitig zwischen den 4 perradialen auf, während in anderen Fällen zunächst 2 gegenständige, später erst die 2 anderen, mit diesen alternirenden erscheinen. Seltener entstehen die 4 interradialen Tentakeln (— ebenso wie bisweilen die perradialen —) nach einander, in 4 verschiedenen Zeitmomenten; indessen ist dieses Verhalten hier wie dort schwer mit voller Sicherheit zu constatiren, weil die jungen Tentakeln (— eigentlich ursprünglich konische Nesselwarzen des Peristom-Randes —) anfangs sehr klein und dabei so contractil sind, dass sie bis zum scheinbaren Verschwinden „verstreichen“ können (vergl. p. 12). Einige Zeit hindurch sind die 4 interradialen Tentakeln an ihrer geringeren Länge leicht von den 4 älteren perradialen zu unterscheiden (L. 24, Taf. I, Fig. 10); bald aber werden sie diesen an Grösse und Form völlig gleich.

Die Structur der soliden Tentakeln ist beim *Scyphostoma* dieselbe, wie bei der *Ephyra*-Meduse. Die feste elastische Axe wird durch eine einzige Reihe heller münzenförmiger Chordal-Zellen gebildet, deren centrale Kerne in einer Reihe (in der Axe des Tentakels) hinter einander liegen. Dieselben sind directe Abkömmlinge von den Entoderm-Zellen der Gastral-Platte des Becherrandes (vergl. CLAUS, L. 24, p. 14, Taf. I, Fig. 10; Taf. II, Fig. 3—5). Nach CLAUS soll diese einreihige Entoderm-Zellen-Axe der Tentakeln „von keiner weiteren festen Stützmembran umlagert sein, vielmehr direct an das flüssige Mesoderm angrenzen“. Ich finde hingegen, dass dieses angeblich „flüssige Mesoderm“ in der That eine selbständige, wenn auch dünne und structurlose Stützplatte oder Fuleral-Lamelle ist; sie verbindet mit einer sehr bedeutenden Elasticität einen ziemlichen Grad von Consistenz, besonders bei älteren Tentakeln. Gleich einer festen elastischen Scheide (oder einem Handschuhfinger) überzieht diese entodermale Fuleral-Platte die cylindrische Axe des fingerförmigen Tentakels und dient zugleich zur Unterlage der dünnen exodermalen Muskel-Platte, von der sie rings umschlossen ist. Die Letztere besteht aus parallelen feinen Längs-Muskelfasern, die theilweise (oder sämmtlich?) noch mit den Epithel-Zellen des Exoderms zusammenhängen und bei ihren Contractionen den Tentakel verkürzen und biegen, während seine Streckung und Ausdehnung (bei Relaxation der Muskelfasern) durch die Elasticität der Stützplatte und der Chordal-Zellen-Axe (— des „Tentakel-Skelets“ —) vermittelt wird. Das äussere Exoderm-Epithel der Tentakeln besteht aus einer einzigen Zellen-Schicht, welche theils Nessel-, theils Tast-, theils Epithel-Muskel-Zellen sind. Die Tentakeln besitzen somit dieselben 4 Schichten oder „Platten“, aus denen auch die contractile Wand des Bechers sich zusammensetzt (vergl. Taf. I, Fig. 13).

Wie schon SIEBOLD richtig angiebt, bleibt gewöhnlich das *Scyphostoma* längere Zeit „in dieser Gestalt eines achtarmigen Polypen verharren“, ehe eine weitere Vermehrung der Tentakel-Zahl eintritt. Diese letztere unterliegt sehr bedeutenden Schwankungen und erfolgt in der Mehrzahl der Fälle nach einer sehr unregelmässigen Progression. Seltener tritt der (ursprünglich typische) Fall ein, dass zwischen den 8 bestehenden Principal-Tentakeln (— wie ich die 4 primären perradialen und die 4 secundären interradialen zusammen nenne —) 8 tertiäre adradiale Tentakeln gleichzeitig hervorsprossen (Fig. 11). Ist die Zahl 16 auch als typische Normal-Zahl des vollendeten Tentakel-

Kranzes bei dem gewöhnlichen vierstrahligen (mit 4 Taeniolen ausgestatteten) Scyphostoma zu betrachten, so kommen doch sehr häufig nicht alle 16 Tentakeln zur Entwicklung, ganz abgesehen von den abweichenden Zahlen-Verhältnissen, welche durch die abnorme (— bei *Aurelia* aber sehr häufig auftretende —) Bildung von 2, 3, 5 oder 6 Taeniolen (statt der normalen 4) hervorgerufen werden. Auf diese Zahlen-Abnormitäten des Scyphostoma polymemale (Fig. 11) komme ich später (im III. Abschnitt) zurück.

### II C. Dritte Periode: Formation der Strobila.

Der merkwürdige Process der Strobilation oder „*Strobila*-Bildung“, welcher im Generationswechsel der Discomedusen die grösste Rolle spielt und den dritten Abschnitt desselben charakterisirt, ist bereits von den früheren Beobachtern, vor Allen Sars und DALVELL, dann in neuerer Zeit von AGASSIZ und CLAUS so eingehend geschildert worden, dass wir bezüglich aller Einzelheiten auf diese Autoren verweisen und uns mit einigen allgemeinen kritischen Bemerkungen begnügen können. Das wesentlichste Moment dieses Processes (— welcher in ganz ähnlicher Form bei der weit entfernten Gruppe der Cestoden sich wiederholt —) besteht bekanntlich in einer ungeschlechtlichen Vermehrung der Acalephen-Person durch Spaltung (Schizogonie). Diese geht aus vom Oral-Stück oder Peristom-Theil des Scyphostoma-Polypen, während sein Aboral-Stück oder der Becher-Theil dabei unverändert bestehen bleibt. Ebenso wie bei der Cestoden-Strobilation eine Anzahl von Proglottiden aus dem freien Pole des angehefteten Scolex hervorsprossen und eine Kette bilden, deren einzelne Glieder sich nach Erlangung eines gewissen Reife-Grades nach einander ablösen, ganz ebenso geschieht dasselbe bei der Strobilation der Discomedusen, deren Ephyra-Larven ebenfalls aus dem freien Pole des angehefteten Scyphostoma hervorknospen. Die Ablösung der einzelnen, frei werdenden Knospen von der gegliederten Kette geschieht in beiden Fällen unter dem Bilde einer scheinbaren Quertheilung, wie auch in beiden Fällen eine äussere Ringfurche, senkrecht auf der gemeinsamen Längsaxe, die inneren Vorgänge des Wachstums, welche der Strobilation zu Grunde liegen, zum sichtbaren äusseren Ausdrucke bringt. Dadurch sind viele Zoologen verleitet worden, die Strobilation als „wiederholte Quertheilung des Scyphostoma“ zu bezeichnen, und CLAUS behauptet sogar neuerdings, dass man über die wahre Natur dieses Processes als „Quertheilung nicht mehr in Zweifel sein werde“ (L. 24, p. 2).

Indessen habe ich schon in meiner „Generellen Morphologie“ (1866) den einzigen logischen Weg gezeigt, auf welchem die beiden Formen der Schizogonie, Theilung und Knospung, begrifflich scharf von einander getrennt werden können (Bd. II, p. 37 etc.): Die beiden Spaltungs-Producte sind bei der Theilung des Individuums von gleichem Alter und Formwerthe, während sie bei der Knospung in beiden Beziehungen ungleich sind; auch ist das Wachstum, welches die Spaltung einleitet, bei der Theilung ein totales, bei der Knospung ein partielles. Da nun bei der Strobilation des Scyphostoma die festsitzende aborale Hälfte der Amme unverändert bleibt (gleich dem Cestoden-Scolex), während nur die orale Hälfte neue Individuen (— und zwar eines nach dem anderen, alle von ungleichem Alter! —) producirt, so wird man nach meiner Ueberzeugung „nicht mehr in Zweifel sein“, dass die Strobilation unter den Begriff der „terminalen Knospung“ fällt, nicht unter denjenigen der Quertheilung. Auch GEGENBAUR (L. 14, p. 8) hat diese Auffassung bereits motivirt, und ebenso früher Desor (L. 10), obwohl der Letztere die besonderen Einzelheiten des Vorganges nicht richtig erfasst hatte.

Der normale Verlauf der Strobilation scheint bei dem becherförmigen *Scyphostoma* von *Aurelia* und von *Chrysaora* folgender zu sein. Unmittelbar oberhalb des Tentakel-Kranzes (bei abwärts gekehrtem Munde), also an dessen aboralem oder proximalem Rande, entsteht eine ringförmige Einschnürung, auf welche nach einer längeren oder kürzeren Pause mehrere andere Ring-Stricturen folgen, oft 10—20, bisweilen über 30. Dadurch gestaltet sich der becherförmige Leib, unter andauerndem longitudinalen Wachstum, zu einem langgestreckten gegliederten Cylinder, der aus 10—30 oder mehr flachen Scheiben zusammengesetzt erscheint. Genauer betrachtet erscheint dieser Zapfen oder die „Strobila“ als eine abgestutzte, schlanke, achtkantige Pyramide, da die Grösse der einzelnen Glieder oder Scheiben vom aboralem zum oralen Pole, von der jüngsten bis zur ältesten Scheibe, gleichmässig zunimmt, und da von der Basis der 8 principalen Tentakeln aus 8 longitudinale Kanten oder Rippen (4 perradiale und 4 interradianale) über die ganze Länge des Zapfens sich hinziehen. Diesen Kanten entsprechend wachsen am Rande jeder Scheibe 8 kurze ausgerandete Lappen (Gabeln oder Hauptlappen) hervor, welche sich bald gabelförmig in je 2 eiförmige Lappen (Ocular-Lappen oder Ephyra-Lappen) spalten; und in dem Einschnitte zwischen den letzteren entwickelt sich dann später ein Sinneskolben (Rhopalium) mit Ocellus und Otocyste. Die Ring-Stricturen zwischen den einzelnen Scheiben gehen ungefähr bis zur Mitte ihres Halbmessers hinein, so dass alle in der Mitte durch einen centralen Hohlraum verbunden bleiben. Da nun die 4 Taeniolen ursprünglich vom Mundrand des *Scyphostoma* bis zu seinem Fussende reichen, so gehen sie als 4 interradianale Leisten auch durch die ganze Länge der Strobila hindurch. Die ältesten und reifsten Scheiben (am Oral-Ende des Zapfens) lösen sich nun eine nach der anderen von der Kette ab, indem das centrale Communications-Rohr an der Aboral-Fläche der einzelnen Scheiben sich abseuert und demgemäss das betreffende Stück desselben als centrales Mundrohr der nächstjüngeren (kleineren) Scheibe erhalten bleibt. Das Loch, welches dabei in der aboralen Scheitelfläche jeder Scheibe entsteht, schliesst sich bald, und die entsprechenden abgeschnürten Stückchen der Taeniolen erscheinen als die 4 primären Gastral-Filamente der Scheibe. Letztere stellt nunmehr die einfache typische Discomedusen-Form der Ephyra (— oder Ephyryla —) dar (L. 25, p. 474, 482).

#### II D. Vierte Periode: Formation der Ephyryla.

Aus Gründen, welche ich bereits in meinem „System der Medusen“ (L. 25, p. 476) angeführt habe, muss eigentlich der Name Ephyra denjenigen primitiven Discomedusen-Formen gewahrt bleiben, welche permanent auf dieser charakteristischen Formstufe stehen bleiben und in dieser Form geschlechtsreif werden; denn für eine solche selbständige Genus-Form wurde ursprünglich der Name *Ephyra* von Péron aufgestellt und auch von Eschscholtz verwendet. Dahingegen wird die vorübergehende Larven-Form der Discomedusen, welche jene ursprüngliche Stammform der Ordnung nach dem biogenetischen Grundgesetze wiederholt, zweckmässig als Ephyryla bezeichnet (entsprechend der 1873 von mir in der Gastraea-Theorie, p. 66, eingeführten und jetzt allgemein angenommenen Benennung der ersten ontogenetischen Bildungsstufen). Bei allen Discomedusen, deren Ephyryla-Larven bisher beobachtet wurden, und welche den verschiedensten Familien der Ordnung angehören, stimmt die wesentliche Organisation derselben völlig überein. Der Schirmrand des flach scheibenförmigen Körpers zerfällt durch 8 tiefe adradiale Einschnitte (— in welchen später die 8 Tentakeln oder die entsprechenden Velar-Lappen hervorsprossen —) in 8 „Gabeln“ oder gabelspaltige Hauptlappen, zwischen deren beiden „Ocular-Lappen“ ein Sinneskolben eingeschlossen ist. Auf der Exumbrella oder der convexen aboralen Scheibenfläche treten 16 Kanten oder Rippen hervor, welche namentlich

bei der Profil-Ansicht deutlich sich markieren und einer leistenartigen radialen Verdickung der Fudral-Platte ihren Ursprung verdanken. Die 8 einfachen adradialen Exumbrel-Rippen sind kürzer als die 8 principales (4 perradiale und 4 interr radiale); vom Distal-Ende der letzteren gehen 2 Gabeläste in die beiden Ocular-Lappen. Auf der Subumbrella oder der concaven oralen Scheibenfläche findet sich an der Basis des Lappenkranzes ein breiter circularer Kranzmuskel, in der Mitte tritt ein kurzes, vierkantig-prismatisches Mundrohr hervor, dessen 4 perradiale Kanten sich am Mundrande in 4 kurze Vorsprünge ausziehen, die 4 späteren „Mundarme“. Das Mundrohr führt unmittelbar in eine flache, scheibenförmige, centrale Magenöhle, an deren subumbrelaler (unterer) Wand 4 Gastral-Filamente befestigt sind, entsprechend den 4 interradialen Seitenflächen des Mundrohres. Von der Peripherie des Magens gehen anfangs nur 8 radiale Taschen ab zur Basis der 8 Sinneskolben; bald aber entwickeln sich in der Mitte zwischen ihnen 8 kürzere adradiale, bei *Aurelia* für die 8 Velar-Lappen, bei *Chrysaora* für die 8 Tentakeln, welche aus den Einschnitten zwischen den 8 Hauptlappen hervorsprossen. Da die gleiche Bildung der Ephyra sich bei Discomedusen der verschiedensten Familien ganz constant wiederholt, so ist diese ontogenetische Form von der grössten phylogenetischen Bedeutung, gleich dem Nauplius der Crustaceen (L. 25, p. 364, 473).

### III. Modificationen und Variationen der Metagenesis.

(Cenogenetische Abweichungen von der paläogenetischen Keimungs-Form.)

Alle Beobachter, welche bisher eingehender den Generationswechsel der Discomedusen untersuchten, und welche eine grössere Zahl von ihnen vorstehend beschriebenen Entwicklungsstufen vergleichen konnten, stimmen darin überein, dass dieselben mancherlei Abweichungen und Variationen unterworfen sind. Dieselben betreffen theils die Grundzahl und die Gestaltung der einzelnen Keimungs-Formen, theils die Art und Weise ihres Zusammenhangs und ihrer Entwicklung; bald sind sie Heterochronien, bald Heterotopien (L. 23, p. 71). Ich habe bei meinen ontogenetischen Untersuchungen über Discomedusen im Laufe der letzten Jahre eine weit grössere Zahl solcher Abnormitäten (insbesondere bei *Aurelia* und *Chrysaora*) beobachtet, als die früheren Forscher, und da dieselben nicht nur an sich, für die Beurtheilung der Variations-Fähigkeit dieser Formen, sondern auch zum Theil für wichtige allgemeine Fragen der thierischen Entwicklung von Interesse sind, so will ich dieselben hier einzeln aufzählen.

#### III A. Variationen der Gastrula-Bildung.

Aus der Vergleichung der Darstellungen der früheren Beobachter scheint hervorzugehen, dass schon die Bildung der Gastrula nicht allein bei den verschiedenen Discomedusen-Arten, sondern auch bei verschiedenen Individuen einer Art gewisse Verschiedenheiten darbietet. Indessen ist hierbei zu bedenken, dass ein grosser Theil der Widersprüche zwischen den verschiedenen Autoren auf unvollständige Beobachtungen zurückzuführen ist. Ich selbst habe bei der Gastrulation folgende Variationen (hauptsächlich bei *Chrysaora* und *Cotylophiza*) beobachtet.

**A 1. Irreguläre Segmentation.** Während gewöhnlich die Eifurchung von dem Bilde der primordiales oder reguläre Segmentation nur sehr wenig abweicht, und die Furchungszellen von Beginn der Furchung an nahezu gleich oder selbst nicht zu unterscheiden sind, macht sich häufig ein auffallender Unterschied schon in der Grösse der beiden ersten Segmentellen bemerkbar. Ihre Ab-

keimlinge differiren dann so, dass die vegetativen Zellen etwas langsamer in der Theilung fortschreiten als die animalen; die ersteren, die Mutterzellen des Entoderms, bleiben deutlich grösser, trüber und weniger zahlreich als die letzteren, die Mutterzellen des Entoderms. Diese Differenzen hängen vermutlich in erster Linie von der grösseren oder geringeren Menge des Nahrungsdotters ab, welche in den einzelnen Eizellen etwas verschieden ist. Je grösser die relative Quantität des Nahrungsdotters, desto ungleichmäßiger die Segmentation.

**A 2.** Unvollständige Invagination der Blastula. Während gewöhnlich die eingestülpte Endblast-Hälfte sich an die nicht eingestülpte Exoblast-Hälfte innen so anlegt, dass zwischen beiden kein Zwischenraum oder nur eine sehr dünne, structurlose Stützplatte übrig bleibt (— im optischen Längsschnitt eine schmale helle Linie, Fig. 3 —), so findet sich dagegen nicht selten auch bei der völlig entwickelten Gastrula ein ansehnlicher bleibender Zwischenraum zwischen beiden primären Keimblättern, welcher mit einer hellen structurlosen Gallerte erfüllt ist (Fig. 21). Derselbe nimmt oft das aborale Drittel, seltener die ganze aborale Hälfte des Gastrula-Körpers ein und bleibt in dieser Ausdehnung auch dann bestehen, wenn die Gastrula sich festgesetzt und in das Scyphostoma verwandelt hat. Er ist von älteren Beobachtern, namentlich von FRANTZ (L. 13, p. 119) schon mehrfach dargestellt und als wahre Leibeshöhle angesehen worden. Indessen ist dieser Hohlraum nicht mit Flüssigkeit, sondern mit Gallerte gefüllt, welche bisweilen auch sternförmige Zellen einschliesst („Mesenchym“, HEATWEE). Er kann ebensowohl mit Rücksicht auf seine Vergangenheit als Rest der Furehungshöhle (*Blastocoeloma*), als mit Rücksicht auf seine Zukunft als Anlage des Gallertschirmes (*Umbrella*) betrachtet werden.

**A 3.** Vermehrung der Gastrula durch Spaltung. Die frei umherschwimmende Gastrula pflanzt sich häufig, ehe sie in die festsitzende Scyphostoma-Form übergeht, durch Spaltung fort, bald durch Theilung, bald durch Knospung (Fig. 4—6). Dieser Vorgang ist zuerst vor 30 Jahren von BUSCH bei *Chrysaora* beobachtet worden, und zwar nicht etwa einzeln, sondern in grösstem Maassstabe (L. 12, p. 27, Taf. VI, Fig. 1—5). Ich kann die betreffenden Angaben von BUSCH bestätigen; aus 10 isolirten *Gastrula*-Larven von *Chrysaora* sah ich im Laufe von drei Wochen 60—80 Sprösslinge theils durch Division, theils durch Geimination entstehen. Danach bin ich selbst zu der Annahme geneigt, dass diese spontane ungeschlechtliche Vermehrung bei *Chrysaora* (und wahrscheinlich auch bei anderen Discomedusen) ein normaler Vorgang ist. Auch bei *Aurelia* habe ich denselben, wenngleich seltener, beobachtet. Zahlreiche *Gastrula*-Larven dieser Art entwickelten sich im Laufe dieses Winters in meinem hiesigen Aquarium mit beträchtlichen Unterschieden der Geschwindigkeit, indem viele *Gastrulae* schon nach wenigen Tagen sich festsetzten und in Scyphostomen sich verwandelten, während zahlreiche andere mehrere Wochen, einzelne sogar über einen Monat unverändert sich erhielten; ein Theil derselben überschritt fortwährend das normale Grössen-Maass und vermehrte sich durch Spaltung. Die regelmässige Theilung scheint seltener zu sein und verläuft als vollständige reguläre Längstheilung (Fig. 6); sie beginnt damit, dass der eiförmige *Gastrula*-Körper an einem Pole seiner Längsaxe (häufiger am aboralen, seltener am oralen Pole) eine mediane Einkerbung erleidet; diese wird rasch zu einer tieferen Einschnürung und endet mit dem Zerfall in 2 völlig gleiche Hälften. Viel häufiger scheint Knospung der *Gastrula* zu sein, und zwar externe laterale Gemination; ein konisches Wärtchen, eine Ausstülpung des Urdarmes enthaltend, wächst seitlich aus der äusseren Oberfläche hervor und schnürt sich bald an seiner Basis völlig von der mütterlichen *Gastrula*

ab, worauf der Durchbruch der geschlossenen Urdarmhöhle am freien Pole der Knospe erfolgt (Fig. 4). Selten fand ich 2 gegenständige Lateral-Gemmen an einer Gastrula (Fig. 5).

**A 4.** Verwandlung der Gastrula in eine schwimmende Actinula. Häufig bei *Chrysoora*, bisweilen aber auch bei *Aurelia*, erfolgt scheinbar kein Verschluss (— oder eine baldige Wieder-Eröffnung? —) des Urmundes und rings um denselben wachsen in gleichen Abständen 4 kurze konische Wärzchen hervor, welche sich zu Tentakeln ausbilden (Fig. 7). Bisweilen wachsen sogar zwischen diesen 4 primären perradialen Tentakeln alsbald 4 sekundäre interradiale Tentakeln hervor, so dass statt der festsitzenden eine frei schwimmende octonemale Actinula sich ausbildet. Schon Busch hat dieselbe bei *Chrysoora* in grosser Zahl beobachtet (L. 12, p. 29, Taf. VI, Fig. 6—9).

### III B. Variationen der Scyphostoma-Bildung.

Ausser den älteren Beobachtern hat in neuerer Zeit namentlich ACASSIZ die ausserordentlich zahlreichen und zum Theil sehr interessanten Modificationen des *Scyphostoma* und der *Strobila* beschrieben und abgebildet (L. 17, Taf. X, XA). Auch hat CLAUS schon darauf hingewiesen, wie die mannichfaltigen Variationen und Missbildungen der reifen Aurelien auf entsprechende Abweichungen des Scyphostoma von der Normal-Form zurückzuführen sind.

**B 1.** Schwankungen der Zahl und Reihenfolge der Tentakeln. Als das normale (wenn auch nicht häufigste) Vorkommen betrachte ich das gleichzeitige Auftreten von 4 primären (perradialen) Tentakeln, zwischen welchen nach kurzer Zeit 4 sekundäre interradiale entstehen; erst geraume Zeit später erscheinen die 8 tertiären (adradialen), welche mit jenen regelmässig alterniren. Auch GEGENBAUR, FRANTZUS, BUSCH und Andere halten dieses reguläre Verhältniss für das normale. Hingegen betrachtet CLAUS dasselbe als ein abnormes und meint vielmehr, dass die Tentakeln nach einander einzeln in arithmetischer Progression hervorwachsen, so dass schon die 4 primären Tentakeln ungleichen Alters sind (in der Reihenfolge A C B D); ebenso später die 4 sekundären, und gleichfalls zuletzt die 8 tertiären. CLAUS schliesst hieraus sogar auf eine dipleure (— „bilateral-symmetrische“ —) Grundform des Scyphostoma, die erst nachträglich durch Aequalisirung in die regulär-radiale Grundform (— die Quadrat-Pyramide —) übergehen soll (L. 24, p. 9, 12 etc.). Indessen hat schon ACASSIZ mit Recht darauf hingewiesen, wie leicht in dieser Hinsicht Täuschungen möglich sind, da die jungen Tentakel-Anlagen äusserst contractil sind und bis zum scheinbaren Verschwinden verstreichen können. Auch finde ich bei *Cotylophiza* viel häufiger jene normale Reihenfolge in geometrischer Progression (erst 4, dann 8, zuletzt 16). Allerdings sind bei *Aurelia* und *Chrysoora* Abweichungen häufiger; ich betrachte aber diese als cenogenetische Modificationen, jenes als das ursprüngliche palinogenetische Verhalten. Ordnet man die Abweichungen in eine Reihenfolge, ihrer Häufigkeit nach, so ergibt sich ungefähr folgendes Resultat: a. Die Tentakeln treten als gegenständige Paare auf, erst 2 perradiale, dann die beiden anderen, mit diesen alternirenden perradialen, hierauf zwischen diesen in gleicher Weise 4 interradiale, später 8 adradiale (ungleichzeitig) u. s. w. b. Die Tentakeln treten zu je drei auf, erst 3 perradiale, mit diesen alternirend 3 andere perradiale, hierauf 6 interradiale, später 12 adradiale (ungleichzeitig) u. s. w. c. Die Zahlenfolge der Tentakeln variiert unregelmässig (vergl. ACASSIZ, L. 17, p. 23, Pl. X, Xa etc.). Als homotypische Grundzahlen treten dabei, neben den normalen 4, häufig 6, selten 3 oder 5 auf. Die von mir beobachtete Maximal-Zahl der Scyphostoma-Tentakeln ist 48 (sehr selten); gewöhnlich schwankt sie zwischen 20 und 30. Solche

numerische Variationen der Tentakeln und der Taeniolen liegen auch den entsprechenden Zahlen-Abnormalitäten der *Ephyryla variabilis* (D 1) zu Grunde.

**B 2.** Bildung von mehrfachen Tentakel-Kränzen. Statt des gewöhnlichen einfachen Tentakel-Kranzes bildet sich bisweilen beim Scyphostoma von *Aurelia* ein doppelter; selten treten deren sogar 3 oder mehr über einander auf (Fig. 17), und dann gewöhnlich unvollständig, mit unregelmässiger und wechselnder Zahl. Diese Abnormalität ist bisher nur von *Acassiz* bemerkt und auf Pl. XI, Fig. 16, 18 dargestellt worden. Ich halte diese accidentelle Vermehrung der Tentakel-Cyclen für sehr wichtig, weil sie meine Auffassung der Strobilation als Terminal-Knospfung unmittelbar unterstützt und die phylogenetische Entstehung dieser sonderbaren Vermehrungs-Form erklärt; denn die Ringfurchen zwischen je 2 Tentakel-Kränzen ist nichts Anderes als die beginnende Einschnürung zwischen 2 Ephyryla-Scheiben der Strobila; und ein Scyphostoma mit 2 oder 3 unmittelbar über einander sitzenden Tentakel-Kränzen ist eigentlich schon eine Strobila, zusammengesetzt aus 2 oder 3 Scyphopoliypen-Personen, entstanden durch Terminal-Gemination an der Peristom-Fläche eines einfachen Scyphostoma.

**B 3.** Verästelung oder unvollständige Spaltung der Tentakeln. Nicht selten spalten sich die einfachen Tentakeln in 2 oder 3 (selten mehr) Aeste, welche gewöhnlich nur an der Basis zusammenhängen. Auch diese Variation ist bereits von *Acassiz* beschrieben und besitzt ebenfalls grosse morphologische Bedeutung. Gewöhnlich zeigen nur einzelne, seltener alle Tentakeln des Kranzes eine Spaltung in 2 oder 3 Aeste, die meistens unregelmässig sind. Bisweilen haben sich von den 16 Tentakeln des vollständig entwickelten Scyphostoma ganz regelmässig die 8 principalen in je 3 Fäden gespalten, während die 8 adradialen ungetheilt sind und mit jenen regelmässig alternieren (vergl. Fig. 16, 40). Offenbar entsprechen diese letzteren den 8 Tentakeln der *Ephyryla*, jene ersteren aber den 8 Gabelappen derselben. Da dieselbe Bildung des Tentakel-Kranzes auch bei *Strobila* (bald am basalen, bald am distalen Ende der Kette) bisweilen gefunden wird (Fig. 15), so ergibt sich für die complete Homologie von Scyphostoma und Ephyryla der wichtige Satz: Jeder Gabelappen von Ephyryla ist ein ungebildeter dreispaltiger Tentakel von Scyphostoma; die beiden seitlichen Fäden des letzteren werden zu den Ocular-Läppchen, während der mittlere Faden sich in den Sinneskolben verwandelt (vergl. D 2, Fig. 40). Sehr merkwürdig und lehrreich sind in dieser Beziehung auch die zahlreichen, theilweise monströsen Zwischen-Bildungen zwischen Scyphostoma und Ephyryla, von denen *Acassiz* mehrere abgebildet hat (l. 17, Pl. XI, Fig. 8, 14—16, 20, 28 etc.).

**B 4.** Schwankungen der Taeniolen-Zahl von Scyphostoma. Die 4 gastraln Längswülste des Scyphostoma oder die Taeniolen sind insofern von hoher morphologischer Bedeutung, als aus ihnen die Gastral-Filamente der Acraspeden — das wichtigste Merkmal dieser Medusen-Gruppe — hervorgehen. Mithin sind auch alle jene Abnormalitäten von *Aurelia*, welche statt der normalen 4 Filamentgruppen und Gonaden deren weniger oder mehr besitzen, auf entsprechende Vermehrung oder Verminderung der Taeniolen-Zahl ihrer Scyphostoma-Ammen zurückzuführen; und diese stehen wiederum in directer Correlation zu abnormer Zahl der primären Tentakeln. Ich komme unten bei *Ephyryla* auf diese Variationen zurück, und bemerke hier nur, dass nächst der normalen Vierzahl der Taeniolen am häufigsten deren 6 vorkommen, seltener nur 2 gegenständige, bisweilen auch 5, sehr selten 3 oder nur ein einziges Taeniol.

**B 5.** Vermehrung des Scyphostoma durch Spaltung (*Schizogonia*). Gleich der Gastrula vermehrt sich auch das Scyphostoma (— wahrscheinlich bei allen metagenetischen Discomedusen —) durch Spaltung, und zwar meistens durch Knospung, seltener durch Theilung. Der häufigste Modus derselben ist die externe laterale Gemmation. Schon Sars (L. 5, p. 26, Fig. 34 — 42) und DALYELL (L. 7, Vol. I, Pl. XIII, Vol. II, Pl. I.), später namentlich AGASSIZ (L. 17, Pl. XI, XI A) haben dieselbe geschildert. Bald treten die Lateral-Knospen aus den verschiedensten Stellen der dorsalen Aussenwand des Bechers hervor (wie bei Hydra), bald bilden sie fadenförmige, aus dem aboralen Stiel hervortretende Stolonen, oder kriechende Wurzel-Ausläufer, die von Strecke zu Strecke neue Knospen treiben. Sehr reichlich und lange Zeit hindurch fortgesetzt vermehren sich auf diese Weise namentlich solche Scyphostomen, welche längere Zeit in Aquarien vegetiren, ohne zur Strobilation zu gelangen. Weniger häufig — obgleich keineswegs selten — ist die Vermehrung der Scyphostomen durch longitudinale Division zu beobachten, und zwar kann (ebenso wie bei der Gastrula) die Einschnürung, durch welche der Körper halbtirt wird, eben so wohl vom aboralen, wie vom oralen Pole der Längsaxe aus beginnen. Bleiben die beiden Theilhälften längere Zeit noch im Zusammenhang, so entstehen die eigenthümlichen, auch von mir beobachteten Zwillings-Scyphostomen (Fig. 37, Taf. II), welche schon AGASSIZ abgebildet hat (Pl. X, Fig. 36 a, 37).

### III C. Variationen der Strobila-Bildung.

Aus den zahlreichen Abbildungen, welche Sars (L. 5), DALYELL (L. 7), VAN BENEDEN (L. 20) und namentlich AGASSIZ (L. 17) von den mannichfaltigen Modificationen der Strobila-Bildung gegeben haben, ergiebt sich unmittelbar, dass dieser sonderbare Spaltungs-Process beträchtlichen und sehr bedeutenden Abänderungen unterworfen ist. Die Beurtheilung derselben ist sehr verschieden ausgefallen und ihre phylogenetische Deutung kaum versucht worden. Auch fehlt es trotz der grossen Anzahl bezüglicher Beobachtungen doch noch sehr an zusammenhängenden, lange fortgesetzten Untersuchungs-Reihen gleich denjenigen, welche DALYELL (L. 7) und später VAN BENEDEN (L. 20) angestellt haben. Wir wissen noch zu wenig von den vollständigen Schicksalen eines und desselben Scyphostoma, sowie aller Strobila-Ketten und Lateral-Knospen, die von jenen producirt werden. Die Erklärung der verschiedenen, zur Beobachtung kommenden einzelnen Strobila-Formen ist nicht einmal in ontogenetischer, noch weniger in phylogenetischer Beziehung vollständig, für viele Formen noch gar nicht versucht.

Als zwei Hauptformen der Strobila unterscheide ich zunächst Strobila monodisca und polydisca; bei der ersteren bildet das Scyphostoma nur einen einzigen, bei der letzteren mehrere Lappenkränze; jeder Lappenkranz gehört einer Ephyryla an. Besonders wichtig ist das Verhältniss dieser Lappenkränze zu den einfachen Tentakel-Kränzen des Scyphostoma. Ich betrachte nachstehend die Strobila in verticaler Stellung hängend (wie sie sehr oft an den Zostera-Blättern sich findet), nicht aufrecht; dann liegt also die Ephyryla-Kette unterhalb der festsitzenden Scyphostoma-Amme und die terminale Mundöffnung ist nach unten gerichtet (Tafel I).

**C 1.** Strobila mit einem terminalen Tentakel-Kranz und mehreren Lappenkränzen (Sars, L. 5, Fig. 43, 44; DALYELL, L. 7, Vol. I, Pl. XIX, Fig. 1, 2, 5; Pl. XX, Fig. 2; AGASSIZ, L. 17, Pl. XI, Fig. 15; Pl. XIa, Fig. 13 etc.; VAN BENEDEN, L. 20, Pl. I, Fig. 1). Unter den gewöhnlich vorkommenden Strobila-Formen ist diese die häufigste und wird als die normale betrachtet. Es bilden

sich oberhalb des Tentakel-Kranzes von *Scyphostoma* mehrere ringförmige Einschnürungen, durch welche dasselbe unter fortgesetztem Längswachstum in eine Anzahl (2—10, bisweilen 20—30) Scheiben zerfällt. Jede dieser Scheiben wird am Rande achtfach eingekerbt und bildet sich zu einer Ephyryula um. Indem jeder der 8 Lappen sich gabelig spaltet und in der Mitte zwischen den beiden Gabelappen ein Sinneskolben entsteht, wird der Scheibenrand zum Lappen-Kranz. Zweifelhaft bleibt dabei das Schicksal der ursprünglichen Mundscheibe mit den distalen Tentakeln; nach der Ansicht unterliegt dieselbe einer Rückbildung und wird ohne weitere Entwicklung abgestossen; nach der andern Ansicht verwandelt sich der primäre Tentakel-Kranz ebenfalls in einen Lappen-Kranz, und die ursprüngliche Mundscheibe bildet mit demselben die erste (älteste) Ephyryula. Beides kann vorkommen; indessen möchte ich den ersteren Fall für den häufigeren halten. Die Basal-Hälfte des *Scyphostoma* bleibt zunächst unverändert, bildet aber gewöhnlich später unterhalb der jüngsten Ephyryula einen neuen Tentakel-Kranz. Dieses Verhalten scheint, wenigstens bei *Aurelia* und *Cyanea*, das häufigste zu sein und wird auch allgemein als das typisch-normale angesehen — ob mit Recht, bleibt freilich noch dahin gestellt.

**C2.** *Strobila polydisca* mit einem terminalen und einem basalen Tentakel-Kranz, zwischen welche mehrere Lappenkränze (Ephyryula-Scheiben) eingeschaltet sind (DALYELL, L. 7, Tom. I, Pl. XX, Fig. 15; AGASSIZ, L. 17, Pl. XI, Fig. 16). Diese häufig vorkommende Form wird gewöhnlich so gedeutet, dass das *Scyphostoma*, nachdem es die Form C1 angenommen und eine Reihe von Lappen-Kränzen oberhalb des ursprünglichen (distalen) Tentakel-Kranzes gebildet hat, einen neuen (proximalen) Tentakel-Kranz oberhalb der jüngsten und kleinsten Ephyryula erzeugt. Diese Deutung ist wahrscheinlich in den meisten Fällen richtig. Dieselbe Form kann aber auch anders gedeutet werden, durch die Annahme, dass die Terminal-Knospe der Ephyryulen oder die Produktion der Lappenkränze zwischen zwei ursprünglichen Tentakel-Kränzen (der Form B2) stattfindet. Einzelne, von AGASSIZ mitgetheilte und von mir selbst beobachtete Fälle von irregulärer Strobilation — ebenso auch die Formen C5 — machen es mir sehr wahrscheinlich, dass nicht selten bei *Scyphostoma* mit doppeltem Tentakel-Kranz die Bildung der Ephyryula-Scheiben zwischen diesen beiden Kränzen stattfindet. Dann steht ebenfalls nach vollständiger Ausbildung der Kette ein Kranz am distalen, einer am proximalen Ende derselben.

**C3.** *Strobila polydisca* mit einem basalen Tentakel-Kranz, oberhalb des jüngsten Lappen-Kranzes. DALYELL, L. 7, Pl. XIX, Fig. 6—9, Pl. XX, Fig. 3, 8, 16; AGASSIZ, L. 17, Pl. XI, Fig. 1, 6, 11, 17 etc.; VAN BENEDEK, L. 20, Pl. I, Fig. 3, 5. Diese häufig vorkommende Form wird gewöhnlich als die Form C2 angesehen, welche ihren ursprünglichen (distalen) Tentakel-Kranz abgestossen hat. Schon DALYELL (L. 7), später VAN BENEDEK (L. 20) und Andere, haben sich durch andauernde Beobachtung einer und derselben *Strobila* unmittelbar davon überzeugt, dass die *Strobila*-Form C1 nach Bildung einer Anzahl Ephyryulen einen neuen basalen Tentakel-Kranz producirt und hierauf den ursprünglichen terminalen Kranz verliert. Hiernach würden mithin die drei Formen C1, C2, C3 wirklich drei auf einander normal folgende Entwicklungsstufen darstellen. In einigen Fällen (und vielleicht häufig?) kann auch die Form C3 nach Abstossung der ersten Scheiben-Kette eine neue Kette von Ephyryulen oberhalb des basalen Tentakel-Kranzes bilden; und vielleicht kann sich in dieser Weise der Strobilations-Process an einem und demselben *Scyphostoma* öfter wiederholen, so dass dasselbe eine Reihe von Ketten nach einander erzeugen kann; doch fehlen darüber sichere Erfahrungen.

Andererseits habe ich mich jedoch überzeugt, dass in vielen Fällen die Erklärung der Form C3 richtiger durch die Annahme geschieht, dass die Terminal-Knospong unterhalb des ursprünglichen Tentakel-Kranzes stattfindet, statt oberhalb (wie in Form C1); in einzelnen Fällen findet sich ganz sicher eine solche Ephyryula-Knospong aus der Peristomfläche des Scyphostoma, wobei der Lappenkranz der ersten an der distalen (oder oralen) Seite vom Tentakel-Kranz des letzteren entsteht (vergl. den Fall C7); und vielleicht ist dieser Fall gar nicht selten.

**C4.** *Strobila polydisca* ohne Tentakel-Kranz, bloss aus einer Reihe von Lappenkränzen gebildet (SARS, L. 5, Fig. 45, 46; DALYELL, L. 7, Pl. XVIII, Fig. 10, 14; Pl. XIX, Fig. 10; REID, L. 9, Fig. 14 etc.). Diese häufig vorkommende Form wird gewöhnlich — und wohl meistens mit Recht — durch die Annahme erklärt, dass die Form C1 ihren ursprünglichen Tentakel-Kranz abgestossen und noch keinen neuen gebildet habe. Allein ebenso zulässig erscheint die Annahme, dass hier schon der ursprüngliche Tentakel-Kranz des Scyphostoma (oder dessen Anlage) in einen Lappenkranz sich umbildete, und dass darauf die Strobilation oberhalb desselben fortgesetzt wurde. In einzelnen Fällen glaube ich mich überzeugt zu haben, dass schon der primäre Tentakel-Kranz des Scyphostoma sich bei Beginn der Strobilation in einen Lappenkranz verwandelte.

**C5.** *Strobila polydisca* mit gemischten Kränzen oder mit mehreren (mehr als zwei) Tentakel-Kränzen, welche bald unmittelbar auf einander folgen, bald mit Lappen-Kränzen in unregelmässiger Weise alterniren (AGASSIZ, L. 17, Pl. XI, Fig. 16, 18, 21, 22, 28 etc.). Diese merkwürdigen, bisher wenig berücksichtigten, aber nicht selten vorkommenden Formen sind morphologisch von grösstem Interesse, da sie die unmittelbare Verwandtschaft — oder richtiger die morphologische Identität — der polypoiden Tentakel-Kränze und der medusoiden Lappen-Kränze auf das Ueberzeugendste darthun. Als Beispiel habe ich in Fig. 19 einen Fall abgebildet, wo auf 3 basale Tentakel-Kränze 6 Lappen-Kränze folgen, und zum Schluss wieder ein Tentakel-Kranz. Von ganz besonderer Bedeutung sind diejenigen Kränze, in denen einfache Tentakeln mit dreispaltigen alterniren; denn diese letzteren sind bereits Anlagen zu Gabeln mit Sinneskolben (vergl. oben den Fall B5). Eine der interessantesten Formen aber sind diejenigen monströsen Kränze, welche zum Theil aus polypoiden Tentakeln, zum Theil aus medusoiden Lappen zusammengesetzt sind (Fig. 40). Gerade diese und ähnliche, zum Theil schon von AGASSIZ dargestellte Abnormitäten sind sehr lehrreich und verdienen noch ein viel genaueres Studium.

**C6.** *Strobila monodisca* mit einem distalen Tentakel-Kranz und einem proximalen Lappen-Kranz. Diese einfache und nicht seltene Form stellt gewissermassen den einfachsten Fall der Form C1 vor. Das Scyphostoma bildet unterhalb seines Tentakels durch eine einzige Einschnürung nur einen einzigen Lappen-Kranz, und während der erstere abgestossen wird, verwandelt sich der letztere in eine Ephyryula, ohne dass jedoch weitere Einschnürungen folgen. Die zurückgebliebene Proximal-Hälfte des Scyphostoma, welche einen neuen Tentakel-Kranz bildet, wird wahrscheinlich dieselbe Production von einzelnen Ephyra-Knospen öfter wiederholen, ohne jedoch eine mehrgliedrige Kette zu bilden. Im Ganzen hat dieser Fall noch wenig Beachtung gefunden, oder ist wohl meistens so gedeutet worden, dass man die einzelne, allein zur Ausbildung kommende Ephyryula als — erstes oder letztes — Glied einer Kette ansah.

**C7.** *Strobila monodisca* mit einem proximalen Tentakel-Kranz und einem distalen Lappen-Kranz (AGASSIZ, L. 17, Pl. XI, Fig. 13; VAN BENEDEK, L. 20, Pl. II, Fig. 3, 4; SCHNEIDER, L. 21, Fig. 6, 7). Diese vielstüige Variation, welche ich hundertfach beobachtet habe (Fig. 20), ist gewissermassen die einfachste Form von C2 und zugleich die Umkehrung von C6. Demnach verhält sich C1 : C6 ebenso, wie C2 : C7. SCHNEIDER giebt an, dass in seinem Aquarium alle (aus Kiel gesendeten) Scyphostomen sich in dieser Form (*g*) entwickelten und immer gleichzeitig nur eine einzige Ephyryla, an der „Stirnfläche“ oder Peristomfläche, also distalwärts vom ursprünglichen Tentakel-Kranz bildeten (L. 21, p. 363). Auch in meinem Aquarium bildete in diesem Winter diese Form die weitaus überwiegende Mehrzahl aller Variationen; auch diese Brut war, wie die von SCHNEIDER, mit *Zostera*-Blättern aus Kiel geschickt worden; und zwar von meinem früheren Assistenten Dr. WILHELM HAMKE, welchem ich hier für seine Gefälligkeit, sowie für die Uebersendung einer grossen Zahl wichtiger Präparate, meinen herzlichsten Dank abstatte. Die Mehrzahl der von mir beobachteten Strobila dieser Form glich der Fig. 13, Pl. XI, von AGASSIZ, welche nach ihm „die letzte“ Ephyryla einer Kette darstellt. Für meine monodischen Strobilen ist diese Erklärung nicht möglich, da die grosse Mehrzahl der übersendeten Scyphostomen überhaupt keine polydisken Ketten bildeten, sondern nur eine einzige Ephyryla producirten, und zwar, wie SCHNEIDER ganz richtig schildert, an der Peristom-Fläche. Der ursprüngliche Tentakel-Kranz des Scyphostoma ging bald vor der Abstossung des unterhalb gelegenen Lappen-Kranzes, bald nach derselben zu Grunde; in einigen Fällen aber erhielt er sich, und nach einiger Zeit entstand oberhalb desselben aus der neuen Peristom-Scheibe eine neue Medusen-Knospe.

**C8.** *Strobila monodisca* ohne Tentakel-Kranz, nur mit einem Lappenkranz. Diese letzte Modification der Strobila repräsentirt den höchsten Grad der Rückbildung der Strobilation; sie kann kaum noch als Kette betrachtet werden, da das basale Scyphostoma ganz rudimentär ist und nur durch ein kleines Stielchen vorgestellt wird, welches sich von dem Schirm-Scheitel der wohl entwickelten einzigen Ephyryla durch eine deutliche Strietur absetzt. Fällt jenes Stielchen ganz weg, so geht diese Form in die *Ephyryla pedunculata* über (D4, Fig. 27, 28); sie unterscheidet sich aber von dieser wesentlich dadurch, dass der Stiel doch noch deutlich von der Scheibe abgesetzt ist. Immerhin nähert sie sich ihr so sehr, dass man hier fast schon von Metamorphose des Scyphostoma in die Ephyryla sprechen kann.

### III D. Variationen der Ephyryla-Bildung.

Die mannichfaltigen Monstrositäten und Varietäten, die als mehr oder minder auffallende Abweichungen von der bekannten normalen Ephyryla auftreten, sind zum grössten Theil ursächlich bereits in der knospentreibenden Amme angelegt; denn thatsächlich ist ja die medusiforme *Ephyryla* nichts Anderes, als eine umgebildete Knospe des polypiformen *Scyphostoma*. Das wird durch die zahlreichen, vorher angeführten Zwischenformen zwischen Beiden unmittelbar bewiesen. Von ganz besonderer Bedeutung sind aber einige der hier aufgeführten Ephyryla-Variationen desshalb, weil sie die unmittelbare Brücke zwischen der normalen Metagenese und der abnormen Hypogenese herstellen. Zugleich erläutern sie die Wahrheit des alten Satzes: *Pathologia Physiologiam illustrat!*

**D1.** *Ephyryla variabilis*, mit abnormen Zahlen-Verhältnissen. Dass die normale Grundzahl Vier bei *Aurelia* häufiger und in höherem Grade schwankt, als bei den meisten übrigen Medusen, ist schon seit ERHNEBERG (1835) bekannt und neuerdings hat namentlich ROMANES (1877) meh-

rere derartige Abnormitäten beschrieben. Ich selbst habe nicht allein diese, sondern auch noch mehrere andere abnorme Zahlen-Verhältnisse beobachtet, welche am besten aus der nachstehenden Tabelle und aus den Figuren 32–36 auf Tafel II ersichtlich werden. Ich nehme mit CLATS an, dass alle Zahlen-Abnormitäten der reifen *Aurelia* schon bei ihrer *Ephyryla*-Larve auftreten, und dass diese letztere sie bereits von ihrer *Scyphostoma*-Amme geerbt hat. Wenn also *Scyphostoma* nur 2 gegenständige Taeniolen besitzt, so zeigt ihre *Ephyryla* nur 2 gegenständige Filamente und die reife *Aurelia* später nur 2 gegenständige Gonaden.

Tabelle über die von mir beobachteten Grundzahl-Variationen von *Aurelia*.

Ephyryla-Variationen mit abnormer Parameter-Zahl	Sinneskolben (Rhopalien)	Ocular- lappen	Filament- Gruppen	Mund- lappen	Tafel II	Beobachtete Fälle
I. dissactis . . . . .	2	4	2	2	Fig. 32	einmal
II. triactis . . . . .	3	6	1	3	Fig. 33	einmal
III. tetractis . . . . .	4	8	2	4	Fig. 34	zweimal
IV. pentactis . . . . .	5	10	3	3	Fig. 35	dreimal
V. hexactis . . . . .	6	12	3	3	Fig. 36	viermal
VI. heptactis . . . . .	7	14	4	4		zweimal
VII. octactis . . . . .	8	16	4	4	Fig. 27 etc.	normal
VIII. enneactis . . . . .	9	18	5	5		einmal
IX. decactis . . . . .	10	20	5	5		fünfmal
X. dodecactis . . . . .	12	24	6	6		siebenmal

**D 2.** *Ephyryla connectens*, mit 4 perradialen Sinneskolben und 4 interradialen dreispaltigen Tentakeln. Diese merkwürdige Zwischenform zwischen dem polytipiformen *Scyphostoma* und der medusiformen *Ephyryla*, welche ich nur ein einziges Mal beobachtet habe, ist auf Taf. II, Fig. 40 abgebildet. Die 4 Interradien sind hier gewissermaßen in der Entwicklung zurückgeblieben und wie bei einem *Scyphostoma* mit dreispaltigen Tentakeln (Fig. 15, 16, Taf. I) gebildet; die 4 Perradien hingegen sind völlig entwickelt, wie bei einer normalen *Ephyryla*. Einige Male habe ich übrigens auch bei sonst normalen *Ephyrylen* beobachtet, dass ein oder zwei Sinneskolben durch einen Tentakel ersetzt wurden. Diese Zwischenform liefert einen neuen Beweis für meine Behauptung, dass jeder Hauptlappen der *Ephyryla* (mit einem Sinneskolben zwischen 2 Ocular-Lappen) einem dreispaltigen Principal-Tentakel von *Scyphostoma* entspricht. Man könnte auch daran denken, diese Variation von der vierstrahligen *Ephyryla* (Fig. 34) abzuleiten, so dass sich zwischen deren 4 perradialen Hauptlappen später 4 interradiale Velar-Lappen mit einem Tentakel-Düschel entwickelt hätten (wie bei der Metamorphose der normalen *Ephyryla* in die *Umaris*-Larve und in die junge *Aurelia*). Allein diese Annahme wird dadurch ausgeschlossen, dass bei der *Ephyryla connectens* (Fig. 40) alle 4 Filament-Gruppen normal, hingegen bei der *Ephyryla tetractis* nur 2 gegenständige Filament-Gruppen ausgebildet sind.

**D 3.** *Ephyryla sphinx*, mit 4 umbralen Taeniolen. Nur zweimal kam mir die interessante Zwischenform zu Gesicht, welche ich auf Taf. II, Fig. 29 und 30 abgebildet habe: eine fest-sitzende, gestielte Person, deren aborale Basal-Hälfte ein becherförmiger *Scyphostoma*-Leib mit 4 Taeniolen ist, während die orale Peristom-Hälfte in den Lappenkranz einer normalen *Ephyryla* mit 8 Sinneskolben und 16 Handlappen verwandelt ist. Die 4 gut entwickelten Taeniolen erstrecken sich von

der basalen Ansatzstelle des Stiels längs der Umbral-Wand der weiten Magenöhle bis zur Magen-Peripherie und gehen von da auf die Subumbral-Wand über, um an der Basis des sehr kurzen Mundrohres in je einem Filament zu enden. Diese Sphäx — vorn Meduse, hinten Polyp — kann unmittelbar als ein medusiform metamorphosierter Scyphopolyp betrachtet werden und wird wahrscheinlich nach der Ablösung bei der Umbrella-Bildung die 4 Taeniolen verlieren. Besonders zu betonen ist, dass bei dieser wie bei der folgenden Variation der basale Stiel unmittelbar in die Medusen-scheibe sich forsetzt, ohne die Einschnürung, welche die nächstverwandte *Strobila monodisco* C 8 zeigt. Sehr wichtig ist die Vergleichung dieser und der folgenden Variationen mit der gemeinsamen Stammform aller *Acraspeden*, *Tessera* (L. 25, p. 374, Taf. 21).

**D 4.** *Ephyryla pedunculata*, mit Scheitelstiel (Taf. II, Fig. 27, 28). Im Wesentlichen der vorigen gleichgebildet, unterscheidet sich diese Modification durch den Mangel der 4 umbralen Taeniolen. Von dem Scheitel des hochgewölbten konischen Schirms erhebt sich ein kurzer konischer hoher Stiel, wodurch die Gesamtform derjenigen des gestielten becherförmigen Scyphostoma ähnlicher wird, als der flachen Scheibe der normalen Ephyryla; aber der freie Scheibenrand ist wie bei der letzteren gebildet. Ich beobachtete diese gestielte Ephyryla nicht allein mehrmals frei schwimmend, sondern auch mit ihrem dorsalen Stiel auf Zistera-Blättern angeheftet. Hier hatte sich also entweder ein Scyphostoma, ohne ein Strobila zu bilden, unmittelbar in eine Ephyryla verwandelt, oder aus dem letzten basalen Stiel-Ueberreste eines Scyphostoma, welches bereits Ephyrylen durch Strobilation erzeugt und abgestossen hatte, hatte sich schliesslich noch eine letzte Ephyryla entwickelt. Gegen diese letztere Annahme spricht aber der Umstand, dass keine Spur einer Einschnürung des Stiels zu bemerken war, wie sie sich bei der Strobila-Form C 8 erhält.

**D 5.** *Ephyryla tesseroide*s (Taf. II, Fig. 25, 26). Von grossem Interesse ist eine nicht seltene Variation der Ephyra mit hoch gewölbtem konischen Schirm, durch dessen dicke aborale Gallert-Kuppel ein Canal vom Grunde des konisch ausgezogenen Magens bis zum Scheitel des Schirms hinaufgeht, um hier blind zu enden. Schon durch die ganze äussere Gestalt, noch mehr aber durch diesen Scheitel-Canal oder Stiel-Canal des glockenförmigen Magens, erinnert diese Form auffallend einerseits an Scyphostoma, andererseits an die wichtige Stauromedusen-Gattung *Tessera*, welche ja eigentlich „selbst im Wesentlichen nichts Anderes ist, als ein octonemales frei schwimmendes Scyphostoma“ (L. 25, p. 363). Sie kann aus der vorübergehenden *Ephyryla pedunculata* unmittelbar durch stärkere Entwicklung der Gallerte in der aboralen Hälfte abgeleitet werden. Wahrscheinlich ist aber diese Form schon direct aus der Gastrula entwickelt, durch Hypogenese (vergl. Fig. 21—26).

**D 6.** *Ephyryla gemina*. Zwillingform (Fig. 38, Taf. II). Als eine der merkwürdigsten unter den zahlreichen Monstrositäten der Ephyryla ist die Zwillinge-Ephyra hervorzuheben, welche aus 2 vollständig normal entwickelten, aber mit dem Scheitel des Rückens verwachsenen Ephyrylen besteht, und welche ich nicht weniger als 3mal in meinem Aquarium vorfand. In allen 3 Fällen waren beide Zwillinge durch einen Stiel-Canal verbunden, welcher vom Magengrunde (wie bei den vorigen Spielformen) zum Scheitel des Schirms durch die Gallerte hindurchzieht. Offenbar entstehen diese Zwillinge aus der oben erwähnten, durch einen oralen Längsspalt in 2 Hälften getheilten Scyphostoma-Form (Fig. 37), von welcher schon *Acassz* einige abgebildet hat (L. 17, Pl. X, Fig. 36a, 37).

#### IV. Die Hypogenesis von Aurelia und Pelagia.

(Directe cenogenetische Keimungs-Form der Discomedusen.)

Während der gewöhnliche Entwicklungs-Gang von *Aurelia*, dessen mannichfaltige Modificationen wir vorstehend geschildert haben, in allen wesentlichen Beziehungen der Metagenesis von *Cyanea* und *Chrysaora* gleicht, tritt an dessen Stelle unter besonderen Umständen bisweilen die Hypogenesis oder die „einfache directe Entwicklung“ (ohne Generationswechsel). Von den Haupt-Stadien jener Metagenese fallen dann die beiden mittleren, *Scyphostoma* und *Strobila*, vollständig aus, und an deren Stelle tritt die directe Entwicklung der *Gastrula* zur *Ephyra*. Diese einfachere Keimungs-Form war bisher nur von einer einzigen Discomedusen-Gattung bekannt, von *Pelagia*; und zwar war sie zuerst bei der gewöhnlichen mediterranen *Pelagia noctiluca* 1855 von KROHN (L. 15) entdeckt, darauf 1873 von KOWALEVSKY (L. 22) bestätigt worden. Auch an der nordamerikanischen *Pelagia cyanea* beobachtete AGASSIZ dieselbe Entwicklungs-Form (L. 17, 1862, Taf. XII). Ich selbst konnte die ältere Darstellung von KROHN, welche richtiger ist als die neuere von KOWALEVSKY, kürzlich bei *Pelagia perla* bestätigen. Die Fälle von Hypogenese nun, welche ich selbst bei *Aurelia aurita* beobachtete, stimmen so vollständig mit derjenigen von *Pelagia* überein, dass irgend ein wesentlicher Unterschied überhaupt nicht zu finden ist.

Die Bildung der *Gastrula* erfolgt bei der Hypogenese der *Aurelia* ganz ebenso wie bei der Metagenese, jedoch unter der in IIIA2 angeführten Modification, dass die Invagination der *Blastula incomplet* bleibt; somit erhält sich in der Aboral-Hälfte der eiförmigen *Gastrula* eine ansehnliche Gallertmasse (— „Leibeshöhle“ mancher Autoren —) (Taf. II, Fig. 21). Dieselbe trennt die kleinere Entoderm-Haube (*i*) von der grösseren sie umschliessenden Exoderm-Haube (*e*). Die Fig. 5 von KROHN, Fig. 7 von AGASSIZ, und die Fig. 4, 5 von KOWALEVSKY entsprechen genau dieser Form. Der Urdarm nimmt also nur die orale Körper-Hälfte ein, die bei den schwimmenden Flimmerlarven mit dem Urmund nach hinten gekehrt ist. Statt sich nun festzusetzen und zunächst in ein *Scyphostoma* zu verwandeln, entwickelt sich unmittelbar aus der schwimmenden einaxigen *Gastrula* die achtstrahlige *Ephyra*, und zwar in folgender Weise: der eiförmige Körper wird kegelförmig, indem seine breitere Oral-Fläche sich abflacht. Rings um den centralen Mund entsteht in der flachen Peristom-Scheibe eine ringförmige Vertiefung, und indem diese immer tiefer in das Innere sich einsenkt, tritt dagegen in der Mitte die von ihr umgebene Mundöffnung als ein konischer Wulst um so mehr hervor (Fig. 22); ebenso andererseits auch der wulstig verdickte Aussenrand des Peristoms, der zum Schirmrand wird. Die ringförmige Vertiefung ist die Anlage der Schirmhöhle, und dehnt um so mehr sich aus, je mehr jetzt der kegelförmige Larvenkörper sich abflacht und verbreitert. Nunmehr sprossen aus dem peripheren Ringwulste, der Anlage des Schirmrandes, 8 konische Wärtchen in gleichen Abständen hervor, die Anlagen der 8 Hauptplappen (Fig. 22, 23). Nach KROHN entstehen dieselben gleichzeitig, als „8 kurze, platte, in eine abgerundete Spitze auslaufende Fortsätze“ (L. 15, p. 494, Fig. 6e). Nach KOWALEVSKY hingegen bilden sich, „entsprechend den 4 Ecken der viereckigen Pyramiden-Form, 4 Ausstülpungen der beiden Schichten der Leibeshöhle“. Weiterhin theilen sich die Ausstülpungen, so dass im Ganzen 8 entstehen. Um den Mund entsteht eine Verdickung, von der 8 radiale Streifen ausgehen, wahrscheinlich als Anlagen der radialen Muskeln“ (L. 22, p. 281, Fig. 11—13). In dieser Darstellung finden sich zwei wesentliche Irrthümer, wie denn überhaupt die Angaben KOWALEVSKY'S über die Ontogenie der Discomedusen (ebenso von *Cotylophiza*, wie von *Pelagia*) mehrere starke Fehler enthalten und

offenbar sehr flüchtig ausgearbeitet sind. Insbesondere hat derselbe die Invagination des Urdarms ganz irrthümlich dargestellt und statt einer einmaligen sogar eine wiederholte dreimalige Einstülpung an der Gastrula vor sich gehen lassen! (L. 22, p. 280.) Schon CLAUS hat mit vollem Rechte diese unverständlichen Angaben KOWALEVSKY'S, durch welche ganz einfache Bildungs-Verhältnisse in räthselhafter Weise complicirt werden, als „durchaus irrthümlich“ zurückgewiesen (L. 24, p. 8). Ebenso verhält es sich auch mit den angeblichen 8 Radial-Muskeln, welche vielmehr die Anlagen der 8 principalen (von KNOX richtig erkannten) Magentaschen (oder „Nebensäcke des Magens“) sind. Ebenso ist falsch die Angabe KOWALEVSKY'S, dass die 8 Anlagen der Hauptlappen (der „Ausstülpungen des unteren Randes“) durch Theilung von 4 ursprünglichen Ausstülpungen entstehen. Niemals bilden sich die 8 Hauptlappen der Discomedusen durch Theilung von 4 ursprünglichen Lappen, sondern stets wachsen die 4 interradialen (secundären) ganz unabhängig von den 4 perradialen (primären) zwischen diesen aus dem Schirmrande hervor! Uebrigens habe ich nur einmal bei den hypogenetischen *Pelagia*-Larven die 4 interradialen Hauptlappen später als die 4 perradialen, und zwar zwischen diesen, entstehen sehen, sonst immer gleichzeitig, wie auch KNOX von *Pelagia* angiebt. Indessen ist dieses letztere Verhalten wohl als das cenogenetische, jenes erstere als das palingenetische anzusehen.

Die Umbrella der *Ephyryla*, aus dem konischen gallertigen Aboral-Stück der *Gastrula* entstanden, flacht sich nun bald beträchtlich ab und nimmt die Gestalt einer dicken, concav-convexen, später fast ebenen Gallertscheibe an. Der centrale Magenraum breitet sich ebenfalls flach scheibenförmig aus, während in der Mitte das vierkantige Mundrohr stärker vortritt. Rings um die Basis des letzteren, zwischen seinen 4 perradialen Kanten, erheben sich in der Magenböhle aus der Submbral-Wand derselben 4 interradiale solide Wurzeln, welche zu fingerförmigen beweglichen Fäden auswachsen: die 4 primären Gastral-Filamente (Fig. 24 z). Die 8 Radial-Taschen in der Peripherie des Magens treten um so deutlicher hervor, je mehr die submbrale Schirnböhle sich ausdehnt und der periphere Schirmkranz sich ausbreitet. Die 8 einfachen rundlichen Hauptlappen am Rande des Letzteren werden durch eine mediane Kerbe in 2 Lappchen getheilt, und während diese zu den Ocular-Lappen sich entwickeln, entsteht zwischen ihnen im Grunde des Einschnittes die papillenförmige Anlage des Sinneskolbens. Endlich wachsen auch in den tieferen Einschnitten des Schirmrandes, zwischen den 8 Hauptlappen, 8 kleine adradiale Lappchen hervor; diese werden bei *Pelagia* zu den 8 Tentakeln, bei *Aurelia* zu den 8 Velar-Lappen, aus deren Dorsal-Seite später zahlreiche kleine Tentakeln hervorsprossen. Zu jedem adradialen Lappen geht eine schmälere radiale Tasche, die zwischen den 8 principalen aus der Peripherie des Magens hervorwächst. Die *Aurelia*-Larve, welche auf diese Weise durch Hypogenese, ganz ebenso wie die *Pelagia*-Larve, sich direct aus der *Gastrula* entwickelt hat, ist in keiner Weise von der gewöhnlichen *Ephyryla* der *Aurelia* verschieden, welche durch Metagenese aus der *Strobila* entstanden ist.

Wie sind nun diese beiden, ansehnend so verschiedenen Formen der Aurelien-Keimung auf einander zurückzuführen? Welches ist die ursprüngliche, palingenetische, welches die modifizierte, cenogenetische Form der Ontogenese? Die Beantwortung dieser Frage ergiebt sich theils indirect aus der vergleichenden Anatomie und Ontogenie der *Acalephen*, theils direct aus den vorher mitgetheilten Erscheinungen, aus den mannichfaltigen Variationen und Modificationen des Generationswechsels selbst. Insbesondere sind hier diejenigen Variationen der Metagenese von hervorragender Bedeutung, welche im vorigen Abschnitte unter folgenden Nummern aufgeführt sind: III A 2, 4; III B 1, 3; III C 6, 7, 8; III D 2, 3, 4, 5. In der That liefern diese merkwürdigen Abnormitäten, ver-

gleichend zusammengestellt, eine ununterbrochene Kette von zusammenhängenden Entwicklungsstufen. Aus ihrer Vergleichung wird ersichtlich, wie unter gewissen Umständen nach dem Gesetze der abgekürzten Vererbung (l. 19, Bd. I, p. 184) der ursprüngliche Keimungs-Prozess sich mehr und mehr vereinfacht. Zunächst bildet sich statt der gewöhnlichen vielgliederigen Strobila-Kette eine zweigliederige (III C 7), bestehend aus einem basalen Scyphostoma und einer terminalen Ephyra (Fig. 20). Das erstere wird, indem sein Tentakel-Kranz verkümmert, rudimentär und gestaltet sich zu einem blossen Stiele der letzteren (C 8). Anfangs ist dieser Stiel noch durch eine Strictur vom Scheitel des Medusen-Schirmes abgesetzt; später verliert sich auch diese Strictur und damit zugleich die individuelle Selbständigkeit des Scyphostoma-Rudimentes (Fig. 27, 28). Wir haben nun eine einfache gestielte Ephyra vor uns, die mittelst ihres Scheitelstiels festsetzt — oder mit anderen Worten: ein einfaches Scyphostoma, dessen Tentakel-Kranz sich in einen Lappenkranz mit 8 Sinneskolben umgewandelt hat. Wahrscheinlich entwickelt sich in diesen Fällen die *Ascula*, die durch Anheftung der frei schwimmenden Gastrula entsteht, unmittelbar zur *Ephyra pedunculata*, indem ihr Peristom-Band statt eines Tentakel-Kranzes einen Lappenkranz hervorsprossen lässt; vielleicht aber entsteht zunächst der einfache Tentakel-Kranz des Scypho-Polypen, der sich dann erst in den Lappenkranz der Scypho-Meduse verwandelt. Wenn nun die freie, dergestalt sich entwickelnde Gastrula, statt sich festzusetzen und somit zunächst zur *Ascula* zu werden, ihre freie schwimmende Lebensweise nicht aufgibt, so wird sie in diesem Zustande den Lappenkranz bilden, und dann haben wir die „directe Entwicklung“, welche bisher nur von *Pelagia* bekannt war, und welche ich nunmehr als „zufällige Ausnahme“ auch bei *Aurelia* nachgewiesen habe. Die wesentlichen Glieder des Generationswechsels, welche als Scyphostoma und Strobila zwischen die beiden Stadien der Gastrula und Ephyra eingeschaltet waren, sind nun vollständig ausgefallen, und die Gastrula verwandelt sich direct in die Ephyra. Die *Metagenesis* wird dadurch zur *Hypogenesis*, die indirecte zur directen Entwicklung.

Die Ursachen, welche diese merkwürdige Abkürzung des normalen Entwicklungsganges von *Aurelia* bedingen, sind zur Zeit noch vollständig unbekannt, ebenso wie die Ursachen der meisten vorstehend beschriebenen Variationen und Modificationen. Indessen verdient doch der Umstand Beachtung, dass in diesem Winter in meinem hiesigen marinen Aquarium in Jena die aus Kiel gesendete *Aurelia*-Brut sich in überwiegender Mehrzahl — ohne eine gewöhnliche vielgliederige Strobila zu bilden — zur einfachen Strobila monodisca C 5 entwickelte, bestehend aus einem basalen Scypho-Polypen mit Tentakel-Kranz und einer terminalen Scypho-Meduse mit Lappenkranz. Und ganz dasselbe beobachtete SCHNEIDER im Winter 1870 in Gießen als allgemeine Regel bei der *Aurelia*-Brut, die ebenfalls aus Kiel gesendet war (L. 21, p. 363). Sollten die heftigen und anhaltenden Erschütterungen des längeren Eisenbahn-Transportes oder die veränderten Existenz-Bedingungen des kleinen bannländischen Aquariums Ursache dieser Veränderung sein? Unmöglich scheint dies nicht; denn die Zoologen, welche an der Meeresküste wohnen und die *Aurelia*-Brut unmittelbar aus dem Meere in ihre Aquarien bringen, klagen in der Regel umgekehrt darüber, dass die Scyphostomen sich lange Zeit nur ungeschlechtlich als Polypen fortpflanzen und erst spät (oder auch gar nicht) Medusen produciren.

Hier bietet sich nun den begünstigten, an der Meeresküste wohnenden Zoologen, welche jederzeit Medusen-Brut in Menge haben und sie unter verschiedenen Existenz-Bedingungen erziehen können, ein reiches und ergiebiges Gebiet für „Experimental-Ontogenie“. Wie wirkt verschiedene Qualität und Quantität der Nahrung, des Wassers, der Bewegung auf die Entwicklung der Medusen-Brut ein? Wie wirkt die verschiedene Temperatur und Luftzufuhr? Dass durch sehr einfache und geringfügige Veränderungen dieser Art die Entwicklung des Hühnchens im bebrüteten Ei oft in unverhält-

nissmässig hohem Grade alterirt wird, und dass viele Missbildungen des Lühchens sich dadurch künstlich hervorrufen lassen. ist durch die Experimente von DARESTE und Anderen längst bekannt. Um wie viel mehr wird die Entwicklung so zarter, weicher und verletzbarer Thiere, wie die Medusen sind, durch derartige Veränderungen der ontogenetischen Bedingungen beeinflusst werden! Ich halte es für sehr möglich, dass in nicht ferne Zeit die experimentirenden Zoologen im Stande sein werden, die Aurelien-Brut nach ihrem Belieben entweder direct aus den befruchteten Eiern zu ziehen, durch Hypogenesis, oder indirect aus Scyphostoma-Polypen, durch Metagenesis.

Dass die Hypogenesis oder die gelegentliche „directe Entwicklung“ der Aurelia aus der Gastrula — wie sie bei *Pelagia* als Regel vorkommt — als eine wahre Cenogenesis (L. 23, p. 68) aufzufassen ist, bedarf nach der vorübergehenden Darstellung wohl keiner weiteren Begründung. Denn die vergleichende Anatomie und Ontogenie der Acalephen weist unzweifelhaft auf einfache Polypen als ursprüngliche gemeinsame Stammformen sämtlicher Nesseltiere hin. Offenbar sind diejenigen wichtigen Eigentümlichkeiten, durch welche sich die frei schwimmende Meduse von dem festsitzenden Polypen unterscheidet — vor Allem die Umbildung der Mundscheibe des Letzteren zur musclosen Subumbrella und die Ausstattung des Schirmrandes mit höheren Sinnes-Organen — zunächst durch Anpassung an die freie schwimmende Lebensweise entstanden. Daher glauben wir mit vollem Rechte, die Metagenesis der Medusen oder die „indirecte Entwicklung“ mit Generationswechsel — wie sie bei *Aurelia* und *Chrysaora* als Regel vorkommt — als wahre Palingenesis beurtheilen zu dürfen (L. 23, p. 70). Die wichtigsten Stadien im Laufe dieser palingenetischen „indirecten Entwicklung“ sind folgende: 1) *Cytula*, 2) *Morula*, 3) *Blastula*, 4) *Gastrula*, 5) *Arcula*, 6) *Actinula*, 7) *Scyphostoma*, 8) *Strobila*, 9) *Ephyra*, 10) *Aurelia*. Jede dieser zehn ontogenetischen Entwicklungs-Stufen ist nach dem biogenetischen Grundgesetze (L. 23, p. 7) unmittelbar als eine „Recapitulation“ oder eine durch Vererbung übertragene Wiederholung einer entsprechenden phylogenetischen Stammform oder Ahnenstufe der Aurelia zu deuten. Bei der cenogenetischen „directen Entwicklung“ der Aurelia, deren Modificationen vorstehend geschildert sind, können nicht weniger als vier Stadien — und zwar 5, 6, 7, 8 — ausfallen, bald einzeln, bald alle zusammen; und dieser Verlust des ursprünglichen Generationswechsels ist unzweifelhaft durch Anpassung an veränderte Keimungs-Bedingungen zu erklären. Für diese Auffassung ist zugleich der Umstand von Bedeutung, dass von zwei nächstverwandten Discomedusen-Genera einer Familie sich die ältere, niedere *Pelagia* regelmässig durch Hypogenesis, die jüngere, höhere *Chrysaora* hingegen durch Metagenese entwickelt; bei *Aurelia* kommt Beides vor, ersteres als Ausnahme, letzteres als Regel.

In meinem „System der Medusen“ (L. 25) habe ich im Ganzen 61 Genera und 152 Species von Discomedusen beschrieben; von jenen 61 Gattungen sind bis jetzt nur 5, von diesen 152 Arten nur 10 hinsichtlich ihrer Ontogenese bekannt, also noch nicht einmal der zwölfte Theil der bekannten Formen! Von der Keimung aller übrigen Discomedusen — 56 Genera und 142 Species — wissen wir zur Zeit noch Nichts. Sogar die Ontogenie von zwei der grössten und häufigsten europäischen Discomedusen, von *Pilea putmo* und *P. octopus* (= *Ibichontoma Aldrovandi* und *R. Carveri*), ist uns so gut wie unbekannt; denn die fragmentarischen Angaben darüber von NOSHIN und KOVALEVSKY (L. 22) sind so unklar und widersprechend, dass sich aus denselben gar nichts Sicheres entnehmen lässt (L. 25, p. 584). Hieraus ergibt sich unmittelbar, welche grosse und dankbare Aufgabe hier der vergleichenden Ontogenie noch vorliegt. Zur Zeit lässt sich gar nicht erathen, welche von beiden Keimungsformen der Discomedusen die häufigere ist, und ob nicht vielleicht in vielen Fällen normaler Weise das Scyphostoma, ohne eine Strobila zu bilden, direct in die Ephyra sich verwandelt.

Während die meisten Zoologen noch vor wenigen Jahren geneigt waren, in dem „Modus der Ontogenese“ oder in der speciellen Form der „individuellen Entwicklung“ den sichersten Wegweiser für die Beurtheilung der phylogenetischen Verwandtschaft und der systematischen Stellung der Thiere zu erblicken, ist diese Anschauung in der letzten Zeit wieder mehr und mehr verlassen worden, oder vielmehr, sie ist einer kritischen Einschränkung bedürftig geworden. Nur der palingenetische Theil der Keimesgeschichte besitzt jene phylogenetische und systematische Bedeutung, während der cenogenetische Theil derselben entbehrt. Wir wissen jetzt, dass in vielen verschiedenen Thiergruppen oft nächstverwandte Genera — ja sogar mehrere Species eines Genus! — in ganz verschiedener Weise sich entwickeln, die einen indirect, die anderen direct; die einen mit Metagenese oder Metamorphose, die anderen ohne dieselbe. Viele einzelne Nesseltiere, Würmer und Echinodermen entwickeln sich direct durch Metagenese, während ihre nächsten Verwandten derselben entbehren. Einzelne Garnelen-Arten (*Peneus* etc.) haben die ursprüngliche palingenetische Keimungs-Form des *Nauplius* beibehalten, während fast alle übrigen Malacostraken sie verloren haben. Umgekehrt haben einzelne, auf wasserarme Inseln beschränkte Laubfrösche (*Hylas martinicensis* etc.) die palingenetische Bildung der Kiemen und Kiemenspalten verloren, während fast alle übrigen Amphibien sie beibehalten haben. Offenbar sind es die verschiedensten Anpassungs-Bedingungen der Keimung, welche dergestalt die ursprüngliche, durch Vererbung übertragene Form der Ontogenese abändern oder zuletzt ganz verwischen.

Unter allen verschiedenen Formen der Ontogenese zeigt keine mit dem charakteristischen Generationswechsel der Discomedusen grössere Aehnlichkeit, als die bekannte Strobilation der Bandwürmer. Ist doch die Uebereinstimmung der gegliederten Ephyra-Ketten der ersteren mit den entsprechenden Proglottiden-Ketten der letzteren so gross, dass man beide mit demselben Namen der Strobila belegt und die *Scyphostoma*-Amme der ersteren unmittelbar mit der *Scoter*-Amme der letzteren verglichen hat. In der That ist auch die besondere Form der „terminalen Gemination“ und der „Arbeitstheilung“ zwischen der geschlechtslosen festsitzenden Amme und den geschlechtsreif werdenden, sich ablösenden Kettenthiern in beiden Fällen ganz dieselbe. Trotzdem aber glaube ich annehmen zu dürfen, dass die phylogenetische Bedeutung Beider verschieden ist. Denn während die ontogenetischen Prozesse bei der Strobilation der Scheibenquallen grösstentheils als palingenetische zu betrachten sind, tritt bei der Strobilation der Bandwürmer ein sehr wesentliches cenogenetisches Moment hinzu, der ruhende Zustand des Blasenwurmes. Bekanntlich hat STROBIL in seiner trefflichen Abhandlung „Ueber den Generationswechsel der Cestoden“ (1850) zuerst die Behauptung ausgesprochen, dass „die Blasenwürmer als verirrte und hypodrisch entartete Bandwürmer aufzufassen“ seien. Diese Auffassung ist von den späteren Helminthologen fast allgemein verlassen und unannehmlich von LIECKERT sehr energisch bekämpft worden. Nach meiner Ueberzeugung hingegen ist STROBIL'S Auffassung der Blasenwürmer nicht allein die richtige, sondern auch die einzige phylogenetisch verständliche. Wie ich schon in der Generellen Morphologie (1866) darlegte, sind „die Cestoden durch weiter gehende parasitische Rückbildung aus den Trematoden hervorgegangen, wie diese durch Anpassung an parasitische Lebensweise aus den Turbellarien entstanden sind“ (L. 19, p. LXXX). Demnach sind als die eigentlichen typischen Bandwürmer und die Stammformen aller Cestoden nicht die gegliederten Ketten (*Syncestodes*) zu betrachten, sondern die ungliederten Caryophylliden und Amphilliniden (*Monocestodes*). Diese sind durch Rückbildung des Darmcanals unmittelbar aus Trematoden entstanden. Erst viel später sind aus jenen einfachen primären Monocestoden die secundären gegliederten Syucestoden durch terminale Knospung hervor-

gegangen. Die Finnen oder Blasenwürmer aber sind in der That „verirrte“ Monocestoden, zufällig an Orte verschlagen, wo sie nicht zur Geschlechtsreife sich entwickeln konnten, sondern durch „Anpassung“ an ungünstige Existenz-Bedingungen „hydropisch“ wurden und sich einkapselten, bessere Zeiten und günstigere Existenz-Bedingungen erwartend. Demnach hat auch hier bei der Beurtheilung der Cestoden-Metagenesis zuerst SIMON die wahre Erklärung gefunden und lange vor der späteren phylogenetischen Begründung den Weg gezeigt, auf welchem wir zu einem causalen Verständnisse der wunderbaren ontogenetischen Erscheinungen gelangen können.

## A n h a n g.

### Die Homologien beider Generationen von Aurelia.

#### I.

#### Scyphostoma.

Festsitzende polypoide Acraspeden-Form  
(Scyphopolyp).

Becherförmiger Körper: Depas  
 Convexe Aussenfläche des Bechers: Calyx  
 Concave Mundfläche des Bechers: Peristomium  
 Rüssel: Proboscis  
 Viereckige Mundöffnung  
 Gesammte Magenöhle  
 4 interradiale Taeniolen  
 Peristom-Band  
 Tentakel-Kranz  
 4 perradiale Primär-Tentakeln  
 4 interradiale Secundär-Tentakeln  
 8 adradiale Tertiär-Tentakeln  
 16 subradiale Quartär-Tentakeln

#### II.

#### Ephyra.

Freischwimmende medusoide Acraspeden-Form  
(Scyphomeduse).

Schirmförmiger Körper: Umbrella  
 Convexe Aussenfläche des Schirmes: Exumbrella  
 Concave Innenfläche des Schirmes: Subumbrella  
 Mundrohr: Tubus oralis  
 Vierlappige Mundöffnung  
 Central-Magen  
 4 interradiale Filamente  
 Schirmrand  
 Schirmkranz  
 4 perradiale Sinneskolben  
 4 interradiale Sinneskolben  
 8 Velar-Lappen  
 16 Ocular-Lappen.

## Literatur.

1. M. Sars, 1829; Bidrag til Söedyrenes Natur-Historie. I. Hæfte, p. 17—26.
2. J. G. DALYELL, 1834; On the Propagation of Scottish Zoophytes. In: Edinburgh New Philos. Journ. Vol. XVII, p. 411; Vol. XXI, p. 88.
3. M. Sars, 1835; Beskrivelser og Jagttagelser over nogle mærkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr. (*Aurelia aurita* und *Cyanea capillata*), p. 16—21, Taf. III, Fig. 7.
4. C. TH. E. VON SIEBOLD, 1839; Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. I. Ueber *Medusa aurita* (= *Aurelia aurita*), p. 1—35, Taf. I, II.
5. M. Sars, 1841; Ueber die Entwicklung der *Medusa aurita* und *Cyanea capillata*. In: Archiv für Naturgeschichte, VII, 1; p. 9, Taf. 1—IV.
6. J. J. S. STRENSRUP, 1842; Ueber den Generationswechsel. 1. Die Entwicklung der Medusen p. 1, Tab. 1.
7. J. G. DALYELL, 1847; Rare and remarkable animals of Scotland, Vol. I, p. 76, 110; Pl. 13—20; Vol. II, p. 241, Pl. 50 (*Chrysaora isosceles*).
8. C. TH. E. VON SIEBOLD, 1847; Diario di nono Congresso scientifico Italiano in Venezia No. VII, p. 54 (*Cotylorhiza tuberculata*).
9. J. REID, 1848; Observations on the development of the Medusae (*Aurelia aurita*?). In: Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. I, p. 25, Pl. V, VI.
10. DESOR, 1849; Lettre sur la génération métusaire des polypes hydraires. Annal. des Sc. nat. Tome XII, p. 204.
11. ECKER, 1849; Bericht Verhandl. Naturf. Gesellsch. Basel, VIII, p. 51 (*Cotylorhiza*).
12. BUSCH, 1851; Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbelloser Seethiere, p. 25, 30; Taf. II, III, VI (*Chrysaora* und *Cotylorhiza*).
13. FRANTZES, 1852; Ueber die Jungen der *Cephea* (= *Cotylorhiza tuberculata*). In: Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. IV, p. 118, Taf. VIII, Fig. 1—4.
14. C. GEGENBAUR, 1854; Zur Lehre von Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen, p. 2, Fig. 32—35. Die Brut der *Cassiopa borbonica* (= *Cotylorhiza tuberculata*).
15. ARDENT KROHN, 1855; Ueber die frühesten Entwicklungsstufen der *Pelagia noctiluca*. In Müll. Arch. Anat. Phys. p. 491, Taf. XX.
16. A. BOECK, 1860; Verhandl. Vidensk. Selskab. etc.
17. LOUIS ADAMSE, 1862; Contributions to the Natural History of the United States of America Vol. IV, p. 12, 128; Pl. X—XII (*Aurelia flavidula*, *Cyanea arctica*, *Pelagia cyanella*).
18. J. CLARK, 1864; Amer. Journ. Sc. and Arts, Tom. 37.
19. E. HAECKEL, 1866; Generelle Morphologie, Bd. II, Fünftes Buch. Metagenesis und Hypogenesis.
20. J. P. VAN BENEDEN, 1869; Faune littorale Belgique Pl. I, II.
21. A. SCHNEIDER, 1870; Zur Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita*. In: Arch. für Mikroskop. Anat. Bd. VI, p. 363, Taf. 19.
22. A. KOWALEVSKY, 1873; Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten (Russisch und daher ungenießbar; Auszug in HOFMANN-SCHWALBE, Jahresber. Anat. Physiol. 1875, Tom. II, p. 279). Taf. II. *Cotylorhiza tuberculata* (= *Cassiopa borbonica*). Taf. III. *Pelagia noctiluca*.
23. E. HAECKEL, 1877; Studien zur Gastraea-Theorie. II. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. 9. Die Bedeutung der Palingenie und der Cenogenie p. 61, Taf. II—VIII.
24. CLAUSS, 1877; Studien über Polypen und Quallen der Adria. 1. Ueber *Scyphistoma* und *Strobila* von *Chrysaora (mediterranea)* und *Aurelia (aurita)* p. 2, Taf. 1—IV.
25. E. HAECKEL, 1879; System der Molusen. Mit Atlas von 40 Tafeln.

## Erklärung der beiden Tafeln.

Sämmtliche Figuren beider Tafeln beziehen sich auf *Aurelia aurita*; die Bedeutung der Buchstaben ist überall dieselbe.

- |   |  |                |  |
|---|--|----------------|--|
| a | Mundöffnung (Urmund, Archistoma).                  | r              | Radial-Taschen der Magenöhle   |
| b | Magentaschen des Scyphostoma (Bursa gastrales).    | s              | Stiel-Canal (Scheidel-Canal).  |
| c | Centrale Magenöhle.                                | t              | Tentakeln (in 4 Ordnungen).  |
| d | Hautplatte (Lamina dermalis).                      | t <sup>1</sup> | Tentakeln I. Ordnung: 4 perradiale (später 4 primäre Sinneskolben).      |
| e | Exoblast (Hautblatt, Aeusseres Keimblatt).         | t <sup>2</sup> | Tentakeln II. Ordnung: 4 interradiale (später 4 sekundäre Sinneskolben). |
| f | Stützplatte (Lamina fulcralis).                    | t <sup>3</sup> | Tentakeln III. Ordnung: 8 adradiale (später 8 Velar-Lappen).             |
| g | Darmsplatte (Lamina gastralis).                    | t <sup>4</sup> | Tentakeln IV. Ordnung: 16 subradiale (später 16 Ocular-Lappen).          |
| h | Furchungshöhle (Blastocoeloma).                    | u              | Umbrella, Gallertschirm.   |
| i | Endoblast (Darmblatt, Inneres Keimblatt).          | v              | Taeniolen oder gastrale Längleisten.                                     |
| k | Radial-Rippen der äusseren Schirmfläche (Costae).  | w              | Taeniolen-Flügel.  |
| l | Lappen des Schirmrandes (16 subradiale).           | z              | Gastral-Elemente.  |
| m | Muskelplatte (Lamina muscularis).                  |                |  |
| n | Nesselorgane (Nematellen).                         |                |  |
| o | Sinneskolben (Rhopalien).                          |                |  |
| p | Stiel (pedunculus) = Scheitel-Ansatz des Schirmes. |                |  |

## Tafel I.

- Figur 1. Blastula (Hohlkugel, von einschichtigen Blastoderm gebildet).
2. Blastula invaginata (Bildung der Gastrula durch Einstülpung der Blastula).
3. Gastrula (mit offenem Mund).
4. Gastrula mit einer lateralen Knosp.
5. Gastrula mit zwei lateralen Knospen.
6. Gastrula in Längsteilung, an Aboral-Pol beginnend.
7. Schwimmende Actinula (oder Gastrula mit 4 Tentakel-Knospen).
8. Clistogastrula (oder Planula); Gastrula nach Schliessung des Urmundes.
9. Tetraneurale Actinula (Hydropolyp ohne Taeniolen, mit 4 Tentakeln).
10. Octoneurale Scyphostoma (Scyphopolyp mit 4 Taeniolen, mit 8 Tentakeln).
11. Polyneurale Scyphostoma (Scyphopolyp mit 4 Taeniolen, mit 16 Tentakeln).
12. Querschnitt durch Scyphostoma, um die breiten Axial-Platten der Taeniolen zu zeigen, welche die Peripherie des Magens in 4 perradiale Taschen theilen.
13. Querschnitt durch einen Tentakel von Scyphostoma.
14. Längsmuskel des Taeniols, beiderseits Entoderm-Falten.
15. Strobila mit 3 Lappenkranzen (3 Ephyralen) und einem terminalen Tentakel-Kranz, der aus 8 dreispaltigen principalen und 8 einfachen adradialen Tentakeln besteht.
16. Oral-Ansicht einer Strobila mit einem terminalen Tentakel-Kranz, gleich dem vorigen; an der Basis der 8 dreispaltigen Tentakeln ein Ocellus.
17. Strobila mit 3 Tentakel-Kranzen hinter einander, ohne Lappenkranz.
18. Längsschnitt durch eine gewöhnliche Strobila-Form, mit 6 Ephyryla-Scheiben und einem terminalen Tentakel-Kranz. Die gemeinschaftliche centrale Magenöhle ist der ganzen Länge nach von den 4 Taeniolen durchzogen, neben deren Längsmuskel starke Querfalten des Entoderms vortreten.
19. Strobila mit 3 basalen Tentakel-Kranzen und 6 Lappenkranzen, sowie einem terminalen Tentakel-Kranz.
20. Strobila mit einem basalen Tentakel-Kranz und einem distalen Lappenkranz (einer Ephyryla).

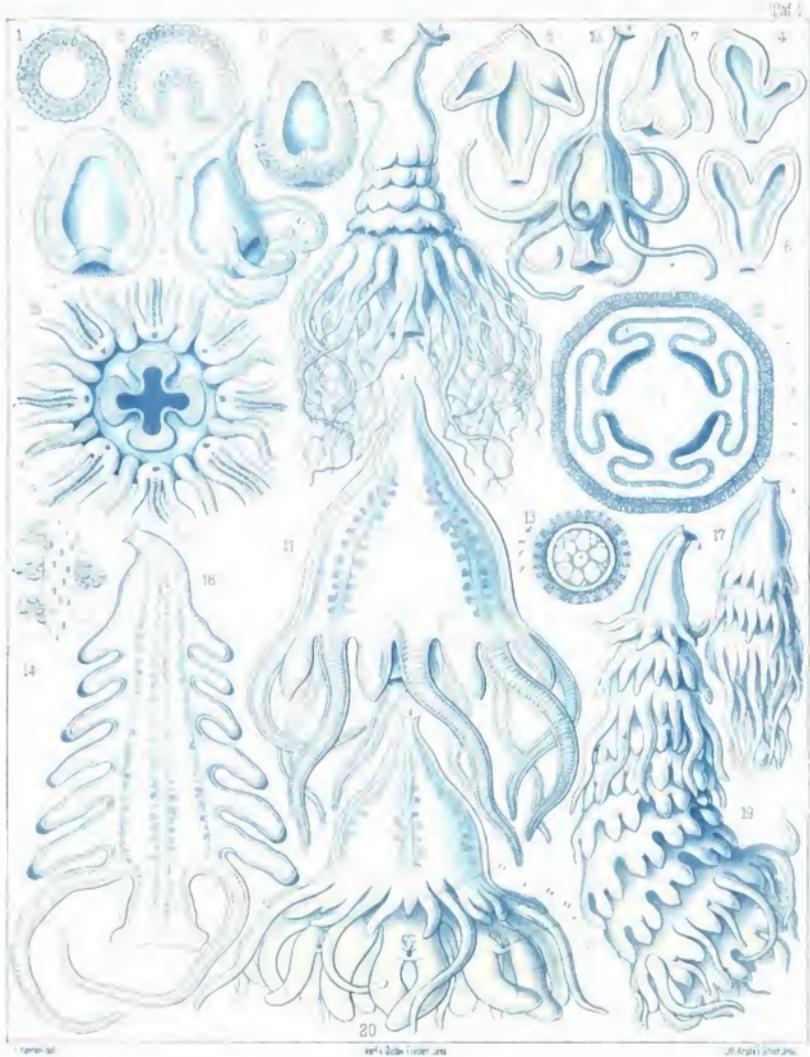
## Tafel II.

- 21—20. Directe Entwicklung der Ephyryla aus der Gastrula.
21. Gastrula incompleta, durch unvollständige Invagination der Blastula entstanden; die Gallerte des Blastocoelom (A) wird zur Umbrella.

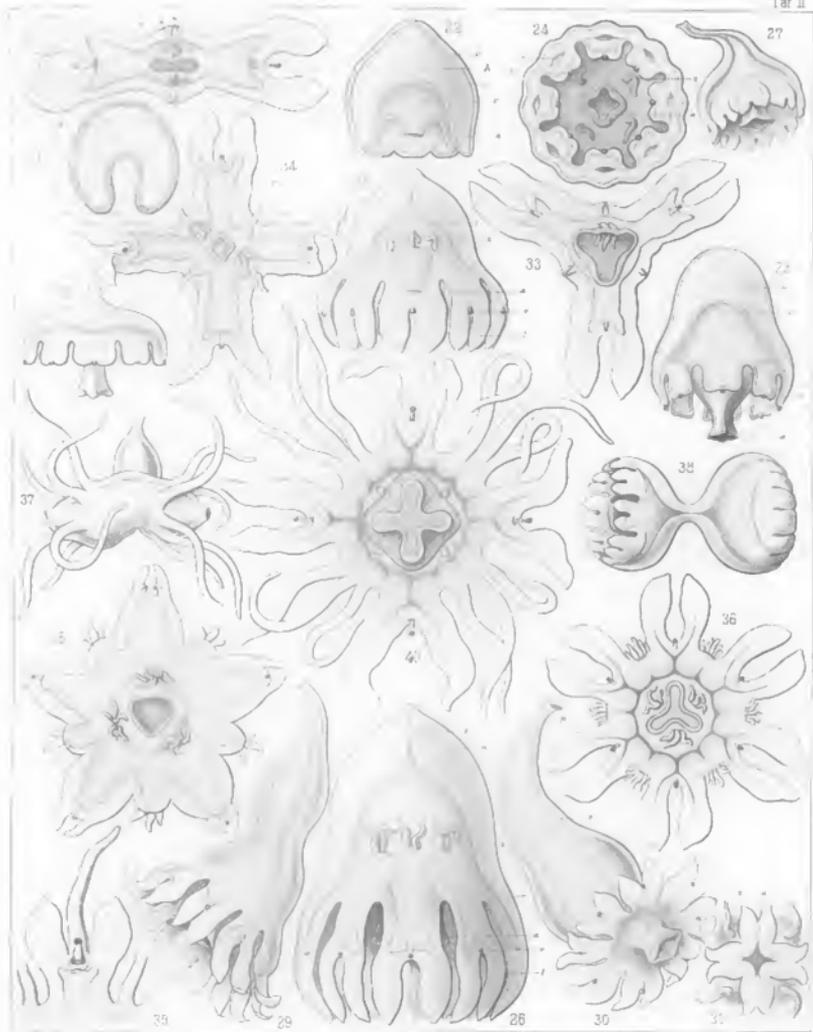
- Figur 22.** Frei schwimmende Zwischenstufe zwischen der Gastrula (Fig. 21) und der Ephyryla (Fig. 23); am Schirmrande beginnt die Bildung der 8 Lappen.
- „ 23. Ephyryla, direct aus der Gastrula entwickelt (Fig. 21, 22). In Ausrandungen der 8 Lappen sind die 8 Sinneskolben angelegt; das Mundrohr ragt weit aus der Schirmhöhle vor.
- „ 24. Subumbrel-Ansicht einer direct aus der Gastrula entwickelten Ephyryla (Fig. 21—23). Durch die dünne Subumbrel-Wand der Magenöhle schimmern die 4 Gastral-Filamente durch.
- „ 25. Tesseralförmige Ephyryla mit konischem Schirm, wahrscheinlich direct aus der Gastrula entstanden. An der Grenze von Subumbrella und Mundrohr sitzen 4 einfache Gastral-Filamente.
- „ 26. Tesseralförmige Ephyryla mit konischem Schirm, gleich der vorigen, aber etwas weiter entwickelt, mit 8 Gastral-Filamenten, wahrscheinlich ebenfalls direct aus der Gastrula entstanden (vergl. Fig. 21—26).
- „ 27. Ephyryla pedunculata, mittelst eines schlanken aboralen Stieles an einem Zostera-Blatte befestigt, aber bereits klappende Contractionen der Subumbrella ausführend.
- „ 28. Ephyryla pedunculata, abgelöst und frei schwimmend, weiter entwickelt als die vorige.
- „ 29. Ephyryla sphinx; die aborale Hälfte ein festsetzender Scypho-Polyp, mit 4 Taeniolen; die orale Hälfte ein medusoïder Lappenkranz mit 8 Sinneskolben.
- „ 30. Ephyryla sphinx; ein anderes Exemplar, gleich Fig. 29, aber mit längerem Rüssel.
- „ 31. Mund einer normalen Ephyryla, mit 4 abnorm vergrößerten und zweispaltigen Mund-Lappen, umgeben von 4 einfachen interradialen Gastral-Filamenten. Die 8 Mundlappen erinnern an die 8 Mundarme von Aurosa und den Rhizostomen!
- „ 32—36. Ephyrylae variabiles, mit abnormen Zahlen-Verhältnissen der Parameren (statt der normalen 8 Parameren weniger, 2—6).
- „ 32. Ephyryla dissactis, mit 2 Parameren (2 Gabeln, 2 gastraln Filament-Gruppen oder Phacellen, 2 Mundlappen).
- „ 33. Ephyryla triactis, mit 3 Parameren (3 Gabeln, 1 Phacellus, 3 Mundlappen).
- „ 34. Ephyryla tetractis, mit 4 Parameren (4 Gabeln, 2 Phacellen, 4 Mundlappen).
- „ 35. Ephyryla pentactis, mit 5 Parameren (5 Gabeln, 3 Phacellen, 3 Mundlappen). Von den 5 Sinneskolben ist einer doppelt.
- „ 36. Ephyryla hexactis, mit 6 Parameren (6 Gabeln, 3 Phacellen, 3 Mundlappen).
- „ 37. Scyphostoma bifidum, eine Scyphopolypen-Amme, deren Basal-Hälfte einfach, deren Oral-Hälfte mit dem Tentakel-Kranz und Mund doppelt ist (durch unvollständige Längstheilung entstanden).
- „ 38. Ephyryla gemina, Doppel-Missbildung, bestehend aus 2 völlig entwickelten Ephyrylen, die an der Scheitelfläche des Schirms durch einen Stielcanal zusammenhängen; wahrscheinlich Product eines Scyphostoma bifidum, gleich Fig. 31.
- „ 39. Ein Gabeln einer Ephyryla mit 16 Tentakeln, die oberhalb jedes Sinneskolbens ein Tentakel-Rudiment trägt, und ebenso zwischen je 2 Gabeln.
- „ 40. Ephyryla connectens, mit 4 perradialen Gabeln mit Sinneskolben, und 4 interradialen dreispaltigen Tentakeln.

## Inhalt.

	PAGE.
I. Die Ontogenese der Diacomedusen . . . . .	7
II. Die Metagenese von Aurelia und Chrysaora . . . . .	10
A. Formation der Gastrula . . . . .	10
B. Formation des Scyphostoma . . . . .	11
C. Formation der Strobila . . . . .	16
D. Formation der Ephyryla . . . . .	17
III. Modificationen und Variationen der Metagenese . . . . .	18
A. Variationen der Gastrula-Bildung . . . . .	18
B. Variationen der Scyphostoma-Bildung . . . . .	20
C. Variationen der Strobila-Bildung . . . . .	22
D. Variationen der Ephyryla-Bildung . . . . .	25
IV. Die Hypogenese von Aurelia und Pelagia . . . . .	28



SCYPHOSTOMA AURELIAE



1902 52

von E. Fischer, Leipzig, 1902

in Ver. E. Fischer, Leipzig

**EPHYRA AURELIAE.**





