

III. d

Scyphozoa

von THILO KRUMBACH, Berlin

Mit 54 Abbildungen

32689

Charakteristik Die *Scyphozoa* sind Coelenteraten von octomerer Grundform; mit Nesselzellen; mit zellenhaltiger Gallertschicht zwischen äußerer und innerer Körperwand; mit gastral gelagertem Keimepithel und mit einem auf die Grundzahl 4 gestellten Septalapparate.

1. Die Wahl des Ausdruckes *Scyphozoa* zur Bezeichnung der Klasse statt der gebräuchlicheren *Scyphomedusae* oder *Medusae acraspedae*, will vor der Vorstellung warnen, daß hier immer nur

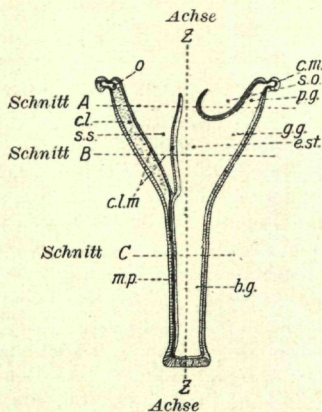


Fig. 1. *Haliectylus octoradiatus*, schematischer Längsschnitt (zugrunde liegt ein jüngeres Tier [vgl. Fig. 13]). Der Schnitt liegt links im Septenkreuze (interradial), rechts im Mundkreuze (perradial). — *b. g.* Stielkammer, Akrogaster; *c. l.* Septum; *c. l. m.* Trichterwandung; *c. m.* Randsinneskörper, Rhopaloid; *e. st.* zentrale Gastralhöhle, Magen; *g. g.* gastrale Tasche; *m. p.* septaler Längsmuskelzug; *o.* randständige Öffnung im Septum, Gastral-Ostium, „Ringkanal“; *p. g.* randständiger Teil der gastralen Tasche; *s. o.* Hohlraum der Subumbrella; *s. s.* Trichterhöhle. — Nach WIETRZYKOWSKI 1912.

medusiforme Tiere in den Begriff eingingen; denn eine ganze, klar umschriebene Ordnung dieser Tiere (die der *Lucernariida*) ist rein polypiform gebaut, und eine andere (allerdings in Nord- und Ostsee nicht vertretene, die der *Coronata*) könnte als medusopolypoid oder polypomedusoid gewertet werden müssen.

2. Architektonisch betrachtet sind die bisher in Nord- und Ostsee nachgewiesenen Scyphozoen becher-, schalen- oder schirmförmige Körper (Fig. 14, 15, 22), die um die heteropole Achse herum

aus 8 gleichen Parameren bestehen, die der Lage und Form nach sich so verhalten, daß die benachbarten immer wie Bild und Spiegelbild zueinander stehen und jedes dritte dem ersten in dem Sinne kongruent ist, daß sie sich bei Verschiebung um die Achse herum decken oder ersetzen (Fig. 2, 3). Die Scyphozoen sind also in allererster Linie Achsentiere (Fig. 1): ihre Grundform ist „nicht mehr“

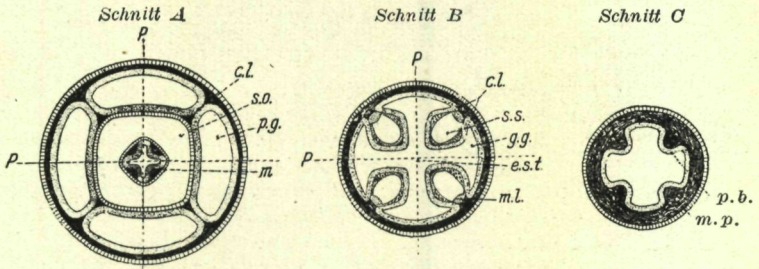


Fig. 2. *Haliclystus octoradiatus*, schematische Querschnitte, A in der Höhe der Subumbrella, B durch die zentrale Gastralhöhle, C durch den Stiel mit Akrogaster (dem Schema liegt ein junger Polyp zugrunde [vgl. Fig. 1, 13]). P. P die Mundkreuz-Radien (Perradien); c. l Septum; m Mundrohr; m. l Längsmuskeltzüge in den Septen; m. p Längsmuskeltzüge im Stiel; e. s. t Zentrogaster, Magen; p. g gastrale Tasche; g. g gastrale Furche; s. o subumbrellarer Hohlraum; s. s Trichterhöhle; p. b septale Leisten im Akrogaster, Taniolen.
Nach WIETRZYKOWSKI 1912.

einem Punkte und „noch nicht“ einer Ebene zugeordnet, die Achse hat 2 ungleichwertige Pole (einen Mundpol und einen Scheitelpol), und von der Achse gehen mindestens 8 paarweise ungleichwertige Ebenen nach der äußeren Umwandung aus, den Körper in 8 Segmente oder Paramere zerteilend. Zu dem Begriffe Paramer gehört also, daß die eine der Schnittebenen einen anderen Wert hat als die andere (organologisch gesprochen, daß von der einen andere Organe oder andere Stellen eines Organs geschnitten werden als von der anderen); das Paramer ist nicht mehr teilbar, der Begriff Antimer (in dem Sinne eines halben Paramers) entfällt bei dieser Auffassung der Architektonik. Die Hydrozoen bestehen aus x Parameren, die Scyphozoen aus 8, die Anthozoen aus 2 und die Ctenophoren aus 4. (Unter Ebenen werden hier immer nur von Radien, nicht von Diametern beherrschte Flächen verstanden; jede Ebene beginnt innen, an der Achse, und endet außen, an der Umwandung, zerspaltet also den Körper nicht, wie die Ebene der Bilaterien es tut. Mit der Verringerung der Körpersegmente von x auf 8 und schließlich 4 oder gar 2, und mit aller damit einhergehenden Entwicklungshöhe der Formengruppe bleibt die Form doch immer eine Achsenform, weshalb auch z. B. die Symmetrie des Anthozoos niemals als bilaterale Symmetrie angesprochen werden darf.)

Die von der Literatur (Fig. 3) zur leichteren Beschreibung der Form benutzte Terminologie der Radien — „Perradien, Interradien und Adradien“, „Radien, Interradien und Nebenradien“, „Radien 1., 2., 3., xter Ordnung“ — wirkt leicht verwirrend und sollte durch Bezeichnungen wie „Mund-

radien, Taschenradien, Septenradien . . .“, „Mundkreuz, Taschenkreuz, Septenkreuz . . .“ verdrängt werden. Solche freiere Art der Nomenklaturbildung beugt auch dem Scheine vor, als sollten hier tierische Formen mit

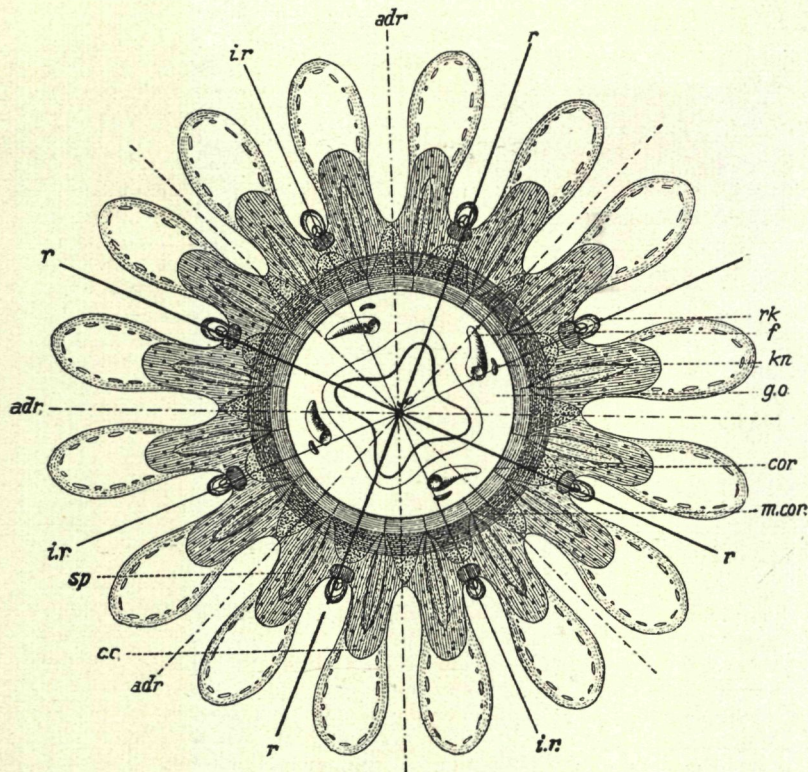


Fig. 3. Grundschemata eines Scyphozoons, zur Erläuterung der anatomischen Nomenklatur: von der Mundseite. — o Mund in dem 4-kantigen Mundrohr. Das Mundrohr bestimmt durch seine kreuzförmige Gestalt die 4 Ebenen 1. Ordnung: das Mundkreuz, anders ausgedrückt: die 4 Radien 1. Ordnung, *r-r*, die Perradien. In den 4 Ebenen 2. Ordnung liegen die Gastralfilamente, *f*, an den 4 septalen Verbindungen von Ex- und Subumbrella, *k.n.*; das Septenkreuz liegt, anders ausgedrückt, in den 4 Radien 2. Ordnung, *i.r.*, den Interradien. Am Rande dieser beiden Kreuze liegen die Sinneskörper, *r.k.*, oder Rhopalien. Je 2 benachbarte Ebenen der beiden Kreuze schließen $\frac{1}{2}$ des ganzen Körpers ein, ein Paramer. Durch jedes Paramer geht ein Radius 3. Ordnung, *i.r.*, ein Adradius. Am Rande ist der Körper in Lappen ausgezogen, die in vorliegendem Schema durch die 8 Sinneskörper zu 8 Paaren zusammengefaßt werden. Der weite gastrale Hohlraum besteht aus dem an das Schlundrohr sich anschließenden zentralen Hauptteile, dem Zentrogaster oder Magen, und 4 von diesem peripheriewärts strebenden Gastroburzen, *g.o.*, die in Form eines Kranzdarmes, *c.c.*, in alle Randkörper (Lappen und Rhopalien) eindringen. Besonders eingengt werden diese peripheren Hohlräume durch 16 Gallertspangen, *sp*, die die exumbrellare und die subumbrellare Wand des äußeren Gastralraumes miteinander verlöten, die Cathammallstellen. In der Subumbrella liegt ein Muskel *m.cor.*, in der Exumbrella zuweilen eine Ringfurche *cor.* — Die Figur würde besser so stehen, daß das eine *r-r* in die Vertikale, das andere *r-r* in die Horizontale zu liegen käme. — Nach einer ephyr-Larve der Meduse *Nausithoe* darstellenden Abbildung von CLAUS (1883) aus BRONN 1890.

den Denkmitteln der Kristallographie oder Stereometrie bewältigt werden was sachlich und logisch nicht zulässig wäre.

3. Organologisch betrachtet sind die Scyphozoen a) *Coelenteratae*, Tiere, deren heteropole Achse (Fig. 1) eine Darmhöhle durchsetzt, die nicht mehr schlechthin (wie bei den Hydrozoen) wie ein Sack geformt, sondern (wie bei den Anthozoen und Ctenophoren) streng in Schlundrohr und Magen gegliedert und (nur für sie allein charakteristisch) in der Richtung radialer Ebenen (Fig. 2, 3) durch 4 primitive und untereinander ganz gleiche Septen in Gastroglyphen im Umkreise des Magens, und Gastrobursen im Umkreise des Pharynx zerteilt ist; b) *Phacellotae*, Tiere, in deren Hohlraum von den freien Rändern der Septen her Filamente, gastrale Tentakel (Fig. 3) ragen; c) *Entocarpae*, Tiere mit entodermal und septogastral (Fig. 4) gelagertem Keimepithel; d) *Diploblasticae*, Tiere mit äußerer und innerer Körperwand (Fig. 4, 5), die durch eine zellenhaltige Gallertschicht voneinander getrennt sind; e) *Cnidariae* oder *Nematophorae acalaphae*, Tiere mit Nesselzellen, sphodritischen Organellen in der äußeren Körperschicht; und endlich f) *Choanatae*, Tiere mit 4, in den septalen Radien gelegenen, vom Mundfelde her parallel zur Körperachse vordringenden trichterförmigen Höhlen (Fig. 1, 2, 5) (Infundibula, Cavernae infundibulares, Subgenitalhöhlen).

Der äußeren Gestalt nach sind die Scyphozoen unseres Gebietes entweder a) becherförmig: Bechertiere, *Calycozoa* (Fig. 11, 14) oder b) schalen- (und schirm-)förmig: *Discophorae* (Fig. 15). Die becherförmigen sitzen zeitlebens mit dem Scheitelpole fest, die scheibentragenden schwimmen als reife Tiere, als Disco-Medusen, frei herum.

Mit dem Ausbau der inneren Körperform durch Gliederung des Darmes in axialer und radialer Richtung ist der Weg zur Entfaltung der Scyphozoen-Grundform nur eben erst beschritten: neue und größere Möglichkeiten entfalten sich mit und nach der Grundgliederung in der Höhe des Schlundrohres. Ob das Tier becherförmig, schalenförmig oder schirmförmig (Fig. 11, 15) gestaltet ist, ob es über viel oder wenig Raum zwischen Mundkreuz und größtem Umkreis verfügt: die höchste Summe seiner Umbildungen erreicht es stets erst im Mundfelde. Das Mundrohr selbst wird lang ausgezogen (Fig. 6), sodann am Grunde mit einer Rinne umgeben (Fig. 4) und endlich mit Rinne und angrenzender Partie des Mundfeldes um ein Stück nach innen versenkt (Fig. 16). Am äußersten Rande aber des Mundfeldes, an der Peripherie des Körpers, bildet sich (Fig. 6, 3) ein Randbehang heraus, der äußerlich und innerlich dem Tiere ein charakteristisches Gepräge gibt, äußerlich durch Zerklüftung in allerlei Organe, innerlich durch Fortbildung der gastro- und septoradialen Darmtaschen im Zusammenhange mit den Randorganen. Die eigentümlichsten Bildungen aber dieser Region (und überhaupt des Scyphozoenkörpers) entfalten sich in den Septenradien, zwischen Zentrum und Rand des Mundfeldes (Fig. 1, 2, 5), als umfangreiche Trichter, die, parallel zur Achse, sich in das Innere senken. Vollendet ist die Form erst, wenn sich am reifenden Tiere an gewissen Stellen der freien Ränder der Septen gastrale Tentakel (Fig. 3, 5) und an den Seiten der Septen in gewisser Nähe der gastralen Tentakel Genitaldrüsen gebildet haben (Fig. 5).

4. Ontogenetisch betrachtet ist in erster Linie von Interesse, daß in unseren Meeren sowohl Formen wohnen, die zeitlebens an feste Unterlagen gebunden sind, wie solche, die nur auf der Hochsee leben, und endlich solche, die in der Jugend an feste Unterlagen gebunden sind, als reife Tiere aber frei herum schwimmen. Zeit ihres Lebens von polypenähnlichem Habitus (wie Fig. 6, 7, 9) sind die an Algen, Muscheln und Steinen sitzenden *Lucernariida*: *Halicystus* Clark 1863, *Craterolophus* Clark 1863 und *Lucernaria* O. F. Müller 1776. Zeit ihres Lebens eine Bewohnerin des freien Wassers, besonders der Hochsee, ist die fahnenmündige Meduse *Pelagia* Péron & Lesueur 1809 (Fig. 15). In der Jugend an feste Unterlagen gebunden und zugleich polypenartig gebaut, im Alter dann aber in das freie Meer übergehend und alsdann von medusoidem Habitus sind (Fig. 31) die übrigen Semaestomeen des Gebietes: *Chrysaora* Péron & Lesueur 1809, *Cyanea* Péron & Lesueur 1809, *Aurelia* Péron & Lesueur 1809, sowie die am weitesten aus wärmeren Gebieten vordringende wurzelständige *Rhizostoma* Cuvier 1799 s. restr.; alle diese zuletzt genannten, alle also aus festsitzenden Polypenstadien hervorgehenden Scyphozoen, und nur diese, machen die Prozesse durch, die man mit dem Terminus Strobilation bezeichnet hat (Fig. 32); es gehört somit durchaus nicht schon zum Begriffe des Scyphozoons, daß eine Strobila in der Reihe seiner Entfaltungsstadien auftritt.

5. Ökologisch betrachtet sind die in den deutschen Meeren heimischen Scyphozoen durchweg Tiere, die beträchtliche Schwankungen der Temperatur, des Salzgehaltes, der Dichte des Wassers und der Intensität des Lichtes verlangen. Einzig die von der subtropischen Hochsee in die Nordsee verschlagene *Pelagia* (Fig. 15, 39) scheint nur in reifer Form und auch dann nur ganz kurze Zeit das temperierte Klima unserer Gewässer zu ertragen. Etwas härter ist schon die ihr in bezug auf das Verhalten zum Klima verwandte *Rhizostoma*, von der aber nur erst einmal eine Ephyra in der Nordsee erbeutet ist (Fig. 26). Von *Chrysaora* (Fig. 18) läßt sich annehmen, daß sie in wärmeren Jahren in allen Stadien in der Nordsee zu finden sein wird. *Cyanea*, *Aurelia* und die 4 *Lucernariida* aber, Tiere, die vorwiegend die Küsten bewohnen, vermögen alle Schwankungen der Temperatur, des Salzgehaltes, der Dichte und der Belichtung zu ertragen, denen das Gebiet in kürzeren wie längeren Perioden unterworfen ist (Fig. 19, 22, 9, 12, 14).

6. Geographisch betrachtet sind die Scyphozoen der deutschen Meere entweder Bewohner des weitaus größten Teiles der Oberfläche des Weltmeeres, wie die fahnenmündige *Aurelia*, oder sie sind Glieder der benachbarten subarktischen und subtropischen Gebiete des Atlantiks wie alle übrigen Arten, und erscheinen als solche, soweit das nordische Gebiet in Betracht kommt, in durchweg kleinerem Format und eintönigerer Ausbildung als die arktischen Verwandten, soweit die subtropische Nachbarschaft in Betracht kommt, aber mehr als sommerliche Irrgäste aus dem wärmeren Meere.

Systematik Von den 5 Ordnungen der Scyphozoen — *Lucernariida*, *Carybdeida*, *Coronata*, *Semaeostomeae* und *Rhizostomeae* — sind 2 in Nord- und Ostsee ohne Vertreter: die rein tropischen Medusen (*Carybdeida*) und die typischen Tiefsee-Medusen (*Coronata*); von den übrigen 3 Ordnungen sind die *Lucernariida* mit 3 Gattungen (und 4 Arten), die *Semaeostomeae* mit 4 Gattungen (und 4 Arten), und die *Rhizostomeae* mit 1 Gattung (und 1 Art) vertreten.

1. Ordnung: *Lucernariida*.

Die *Lucernariida* sind Scyphozoen mit einer Haftscheibe am Scheitelpole und rein tentakuloidem Randbehang.

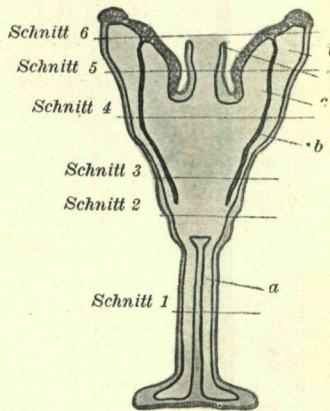


Fig. 4. *Craterolophus tethys*, konstruierter Längsschnitt, der im Mundkreuze (den Radien 1. Ordnung, Perradien) liegt; Schnitt 1 bis 6 geben die Lage der 6 in Fig. 5 vereinigten Querschnittsbilder an. *a* ist eine der 4 Kammern des Stieles; *b* das Claustrum; *c* die innere Tasche des im Mundkreuze liegenden Taschen-Paares, die Mesogontasche; *d* die äußere Tasche dieses Paares, die Exogontasche; *e* das Mundrohr. — Nach J. Gross 1900.

Über die einem jeden Scyphozoon zukommenden Eigenschaften hinaus ist also die *Lucernariida* ausgestattet mit einem Haftorgan am Scheitel und mit tentakelähnlichen Körperchen am Rande.

Von den bei uns vorkommenden 4 Arten ließe sich noch das als gemeinsam hervorheben (wie früher als für alle Arten gültig angenommen wurde), daß der Rand zerklüftet ist durch 8 tiefe Buchten (4 im Mundkreuz und 4 im Septenkreuz liegende) in 8 hohle Lappen oder „Arme“ (Fig. 6, 7, 9, 14).

Die *Lucernariiden* unseres Gebietes lassen sich nach der Ausbildung der Gastral taschen ordnen zu einer primitiven Reihe mit ganz einfachen Darmtaschen, und einer höheren Reihe mit Taschen, die durch eine Ringfalte von der Subumbrella her in radialwärts hintereinander liegende Taschenpaare gegliedert sind (Fig. 1, 2; 4, 5). In der primitiven Reihe ist die ganze Tasche „Enteron“ und „Coelom“ zugleich, in der höheren Reihe ist die innere Tasche, die achsiale, nur „Coelom“, Gonadial-

raum, und die äußere, die distale, rein vaskuläres Enteron. — Ob es zweckmäßig ist, in dem Gesamtgebiete der Lucernariologie außer diesen 2 Reihen noch einige andere zu unterscheiden, wie UCHIDA es (1929) vorgeschlagen hat, läßt sich mit dem heute bekannten atlantischen Materiale nicht entscheiden: wir haben deshalb auch bei der Charakterisierung

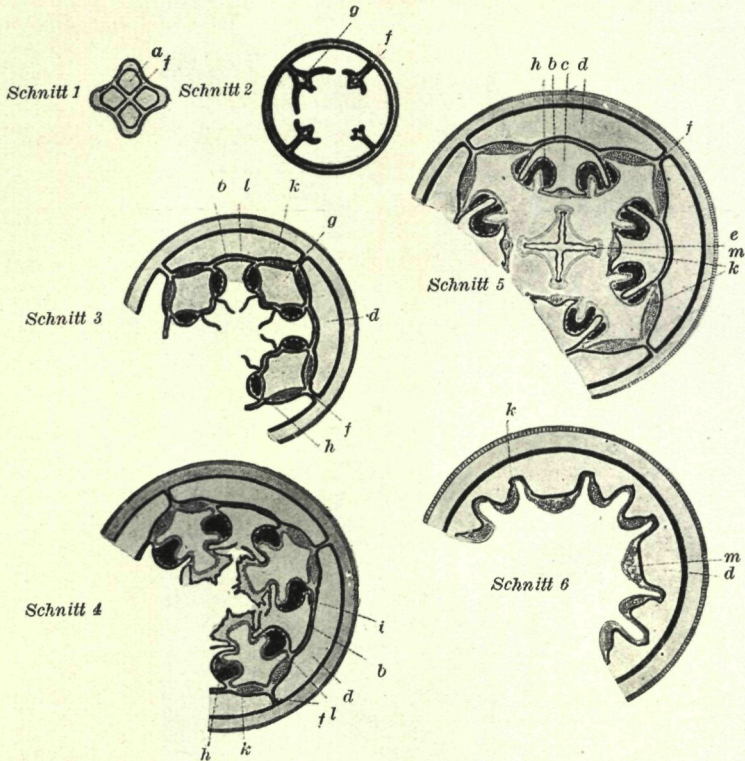


Fig. 5. *Craterolophus tethys*, Querschnitte; die Lage der Schnitte ist in dem Längsschnitte in Fig. 4 eingezeichnet. — *a* die 4 Kammern des Stieles; *b* das Claustrum; *c* die innere Tasche des im Mundkreuze liegenden Taschen-Paares, die Mesogontasche; *d* die äußere Tasche dieses Paares, die Exogontasche; *e* das kreuzförmige Mundrohr; *f* die 4 Septen; *g* die 4 Trichterhöhlen; *h* die 4 Paar Gonaden; *i* ein Ausführungsgang einer Gonade; *k* die Züge der Längsmuskeln; *l* die Gastralfilamente; *m* Nesselbatterien. Nach J. Gross 1900.

unserer Familien auf etwaige andere Familien keine Rücksicht genommen, es würde sich überdies auch kaum eine andere Kennzeichnung ergeben haben als die von uns vertretene.

Wiewohl die wenigsten Autoren glauben, daß die Lucernariiden Medusen sind, gebrauchen doch alle eine Nomenklatur, als ob sie es wären (das Gegebene wäre ja wohl gewesen, die bei dem Scyphistoma bewährte Terminologie aufzunehmen und auszubauen) (Fig. 1, 2, 4, 5). Die ganze äußere Becherwand, zusamt dem Scheitelaufsatz und dem Haftorgan,

heißt demgemäß Exumbrella, und die innere, das ganze Mundfeld und das Mundrohr umfassende, Subumbrella. Unter allen Scyphozoen haben die Lucernariiden die reichst ornamentierte Exumbrella.

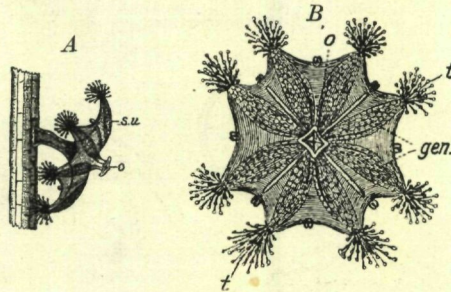


Fig. 6. *Halietylostus avicula* (aus der Massachusetts Bay); A von der Seite, B von oben gesehen (in dieser Haltung erinnert das Tier am meisten an eine *Solanum*-Blüte).
o der Mund, der (A) am Ende des vorgezogenen Mundrohrs erscheint;
s, u Subumbrella, Unterseite des Schirmes, nach außen umgestülpt;
gen die 4×2 adradial liegenden Gonaden, innen, an der subumbrellaren Wand der
4 weiten gastraln Taschen liegend; t die 4×2 adradial liegenden Büschel geknöpfter
Tentakel, am Ende je eines adradial vorgezogenen „Armes“ stehend.
Etwa nat. Gr. — Nach HENRY JAMES CLARK 1878.

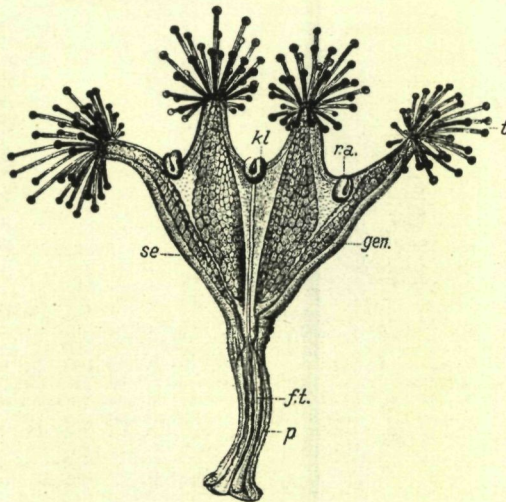


Fig. 7. *Halicystus auricula* (aus der Massachusetts Bay).
 p Stiel mit dem Akrogastrer, der durch 4 Tännölen (*f. t*) gekammert ist; *se* Septen, die Fortsetzungen der 4 Tännölen in dem großen keilförmigen Teile des Tieres;
gen die 4×2 Gonaden an der subumbrellaren Wand der 4 großen Taschen des gastraln Hohlraumes (vgl. Fig. 6 B); *r*, *a* 8 Randanker, Rhopallioide: 4 im Mundkreuze, 4 im Septenkreuze liegend, durch kaffeebohnenförmige Klebkissen, *kl*, am Grunde des tentakelartigen Körpers ausgezeichnet; *t* 4×2 Büschel geknöpfter (und in den Knöpfen mit Nesselzellen bewehrter) Tentakel, an den Enden der in den 8 Internadien ausgezogenen „Arme“ liegend. — Nach HENRY JAMES CLARK 1878.

In der Ausgestaltung des Schirmes gibt es 2 Typen: kurzachsige (*Halicystus* Clark; Fig. 1, 6) und langachsige (*Craterolophus* Clark; Fig. 4), mit anderen Worten: Schirme mit tiefer Glockenhöhle und Schirme mit flacher Glockenhöhle. Die kurzachsigen sind außerordentlich kontraktile im Schirm; sie können zu jeder Zeit die verschiedensten Formen und Stellungen annehmen; die langachsigen sind formbeständiger, und wohl stets urnenförmig.

Aus der Mitte der Subumbrella hängt als ein vierseitig prismatischer Körper von größter Dehnbarkeit das Mundrohr herab (Fig. 6). Der Mundrand ist in 4 Ecken ausgezogen und bestimmt durch das Mundkreuz das Grund- oder Hauptradien-System des Körpers. In den dazwischenliegenden Radien senkt sich die Subumbrella tief in den Körper hinein und bildet so 4 Trichterhöhlen (Fig. 1, 2, 5). Da, wo Subumbrella und Exumbrella zusammenstoßen, an der äußersten Peripherie des Körpers, ist der Schirm in 8 hohle „Randlappen“ oder „Arme“ ausgezogen (Fig. 6, 7). Am tiefsten durch die „Arm“-bildung zerklüftet ist er bei *Lucernaria quadricornis*. *Craterolophus lethys* ist auffallend kurzarmig (Fig. 14). An der subumbrellaren Seite der Arme und immer möglichst nach dem äußersten Rande hin gerückt hängen zahlreiche kleine, hohle und geknöpfte Tentakel, die zudem reich mit Nesselbatterien bestückt sind (Fig. 6, 7). Auf der Exumbrella, nahe dem äußeren Rande des Schirmes, sitzen an einer besonders vorgezeichneten flachen Grube, der Koronalfurche (besonders ausgesprochen bei *Craterolophus*), oder an nur leicht angedeuteten Grübchen die 8 Rhopalioiden, die Randkörper der Lucernariiden. Sie sind starre, geknöpfte Tentakel oder daraus modifizierte Gebilde (Fig. 8, 35, 36, 37). Am höchsten ausgebildet sind sie bei *Halicystus*, wo sie als Randanker, Randpapillen, Colletocystophores, Ventousen beschrieben worden sind. Sie sind äußerst kontraktile und wirken, wenn einmal das Tier die Haftscheibe an seinem Scheitelpole gelöst hat, so lange als kräftige Anker, bis wieder ein sicherer Stützpunkt gefunden worden ist. Jeder dieser Randanker besteht nämlich außer dem tentakelförmigen Teile aus einem Haftpolster oder Klebkissen, das aus zahlreichen Klebdrüsen gebildet ist und daneben Pigment- und Nesselzellen enthält. Besonders große Haftpolster erlangen bisweilen die Gestalt einer Kaffeebohne (Fig. 8, 7).

Mit Muskulatur ist nur die Subumbrella versehen. Das Muskelsystem besteht aus einem randständigen Kranzmuskel und 8 radial verlaufenden Septalmuskeln (Fig. 1, 2; 4, 5).

Von Nesselkapseln scheint es bei den Lucernariiden stets 2 Formen zu geben, kleine stabförmige und große rundliche. Sie stehen geordnet

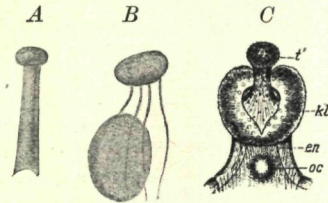


Fig. 8.
Tentakeln (A, B) und Randanker (C).
Tentakeln von *Lucernaria campanulata*,
A aus der Mitte, B vom äußeren Rande
eines Armbüschels (daher mit
Klebkissen versehen).
Nach KEFERSTEIN 1862.
Randanker von *Halicystus auricula* (C).
v Nesselknopf des dem Organ zugrunde-
liegenden Tentakels;
kl kaffeebohnenförmiges Klebkissen am
Grunde des Tentakelstieles;
oc „Augenfleck“; en Gefäßkanal.
Nach HENRY JAMES CLARK 1878.

oder dicht zu Batterien zusammengedrängt auf Sub- und Exumbrella, kommen gelegentlich aber auch, da sie Sphodriten, Wanderzellen sind, im Entoderm vor (Fig. 5).

Anomalien in der Zahl und Anordnung der Organe werden oft beobachtet. Die Fähigkeit zu regenerieren ist enorm.

1. Familie: *Eleutherocarpidae* Henry James Clark 1863
(*Halicystidae* Ernst Haeckel 1880).

Lucernariida, deren große gastrale Höhlen in der Höhe der Subumbrella aus den Gastroglyphen nur 4 einfache Taschen entfalten: die „Gastrogenitaltaschen“, Taschen, die Gastral- und Genitalhöhlen zugleich sind (Quadrant-Kammern, CLARK; breite taschenförmige Radiär-Gefäße, KEFERSTEIN; Radiär-Kanäle, TASCHEBERG; Radiär-Kammern, KLING; Radial-Kammern oder Radial-Taschen, HERTWIG; Bursae radiales, HAECKEL; Radial-Taschen, GROSS) (Fig. 1, 2).

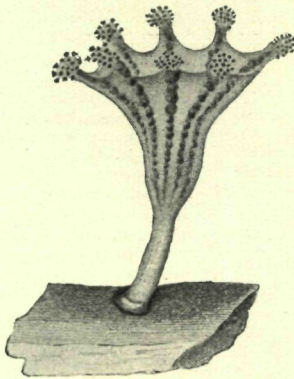


Fig. 9.
Lucernaria (Lucernariopsis) campanulata,
aus Calvados (Bretagne).
Nat. Gr.
Nach MILNE-EDWARDS (-CUVIER) 1839.

Diese 4 flachen, taschenartigen Hohlräume, die sich zwischen Subumbrella und Exumbrella bis zum Schirmrande hin ausdehnen, werden durch die 4 (interradialen) Septen (Septal-Leisten, Verwachsungs-Streifen) getrennt, Scheidewände, in denen die Subumbrella mit der Exumbrella verwachsen ist. „Da diese Verwachsung aber nicht bis zum Schirmrande reicht, kommunizieren die 4 Taschen hier, an den distalen Enden der Septen, durch 4 interradiale Circular-Ostien, so daß am Schirmrande eine ringförmige Kommunikation, eine Art ‚Ringkanal‘, hergestellt wird“ (HAECKEL 1880) (Fig. 1).

Mehrere, zum Teil noch sehr unzureichend erforschte Gattungen, deren höchstentwickelte Vertreter auch in unseren Meeren leben.

1. Gattung: *Lucernaria* Otto Friedrich Müller 1776.

Eleutherocarpidae mit nur ein-kammerigem Akrogaster in dem Stiele, aber mit 4 flachen Septen (Täniolen) darin (wie bei dem jungen Tiere in Fig. 2 C, das aber nicht zu dieser Gattung gehört.).

Ob es richtig ist, weiterhin auch noch so zu definieren (wie HAECKEL 1880 und A. G. MAYER 1910 getan haben), daß man hinzusetzt: ohne Rhopalioide (Randanker, marginal anchors, Randpapillen, marginal papillae), ist fraglich, da HORNELL (1893) angibt, daß er bei einem jungen Tiere von *L. campanulata* 8 „marginal anchors“ gefunden hat, die allerdings bei dem alten nicht mehr vorhanden sind; immerhin mag man in einer reifen eleutherocarpiden Lucernariide, die keine Rhopalioide hat, immer zuerst eine *Lucernaria* vermuten.

Ob es endlich notwendig ist, wie ANTIPA 1891 wollte, von der Gattung *Lucernaria*, als durch einfache Struktur der Gonaden ausgezeichnet, eine durch zusammengesetzte Struktur der Gonaden gekennzeichnete Gattung *Lucernosa* abzuspalten, dazu Stellung zu nehmen, gibt das Material unseres Gebietes nicht hinreichenden Anlaß; immerhin sei

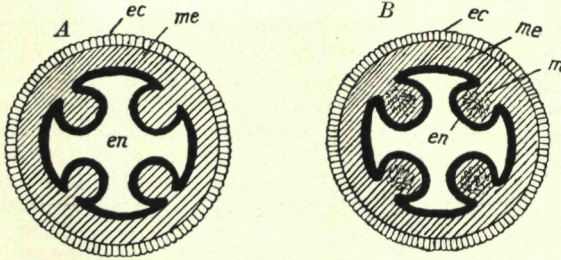


Fig. 10. *Lucernaria* (*Lucernariopsis*) *campanulata*, Querschnitte durch den Stiel. A ist näher der Fußscheibe, B näher dem Kelche geführt. In dem höher gelegenen Querschnitt (B) treten 4 Muskelbündel (m) auf (Der Stiel ist einkammerig, aber mit 4 Gastroglyphen versehen!); ec Ektoderm; en Entoderm; me mesogloea Mittelschicht. Nach TASCHENBERG 1877.

zustimmend hervorgehoben, daß A. G. MAYER (1910) und MAX EGON THIEL (1927) die Berechtigung solcher Unterscheidung bestritten haben.

Die häufigste Art unserer heimischen Meere ist

1. *Lucernaria quadricornis* Otto Friedrich Müller 1776. — Becher bis zu 50 und 60 mm Durchmesser und, zusammen mit dem Stiele, 50 bis 70 mm Höhe; von der Gestalt eines 4-seitigen Trichters und etwa 2mal so breit wie hoch; Stiel etwas länger als die Höhe des Bechers und mit 4 langen, im Septenkreuz gelegenen Streifen von Muskelfasern; Rand des Bechers in 8 Arme geteilt, die dadurch paarweis zusammenstehen, daß die Einbuchtungen im Mundkreuz etwa 2mal so weit und tief sind wie die im Septenkreuz gelegenen; jeder Arm trägt ein pinselförmiges Büschel von 100 bis 120 geknöpften Tentakeln; in jeder der 4 Gastrobursen 1 Paar tief in den Becher hinunterreichende Gonaden; da die Gonade in der Seite eines Septums liegt, sind immer die Gonaden zweier benachbarter Gastro-Genitaltaschen einander näher gerückt als die zu einer Tasche gehörigen.

Färbung sehr verschieden: grau, grün, gelbbraun, rotbraun, tief dunkelbraun, schwarzbraun.

Fundorte: Auf *Fucus*, *Laminaria*, *Zostera* und anderen Meerespflanzen (SARS 1846) „in tiefem Wasser“, bis zu 13 m (JOHNSTON 1847), und selbst bis zu 45 m (LEVINSEN 1893); aber auch schon an Steinen in der Ebbe-Zone (bei Ardrossan im Mai nach JOHNSTON 1847); im N-atlantischen Ozean an der amerikanischen Küste N der Massachusetts Bay, in Grönland bis 65° 30' (KRAMP 1914), im Weißen Meere (LINKO 1900), längs der ganzen norwegischen Küste, im Kattegat und Sund (STEENSTRUP), an der schwedischen Küste bei Strömstad (SARS 1846), bei Kristineberg (CARLGREN 1909), in der W-Ostsee in der Kieler Bucht (MÖBIUS 1873), im Stoller Grund und in der

Hohwachter Bucht (THIEL 1927), im Kanal, an den britischen und irischen Küsten, und bei den Færøern und den Shetlands.

Die durch THIEL (1927) aus der westlichen Ostsee bekannt gewordenen Exemplare bleiben hinter den oben angegebenen Maßen beträchtlich zurück. Die Gesamtlänge des größten (unter 11) ist 10 mm, die des kleinsten 4 mm; die Zahl der Tentakel eines Büschels beträgt 25 bei einem Tier von 6 mm Höhe und 30 bei einem von 9 mm. Das könnte mit dem Alter zusammenhängen, da, wie bereits SARS (1846) wußte, die Zahl der Tentakel nach dem Alter verschieden ist (100 bis 120 bei Alten und nur 12 bis 16 bei Jungen, 40 bei anderen beträgt). Es könnte aber, mit THIEL, auch so zu deuten sein, daß die Ostsee nur Kümmerformen beherbergt. Bekannt ist ja (KRUMBACH 1925), daß die großen und größten Formen der Lucernariiden nur in Gebieten kalten Wassers gefunden worden sind und sich in wärmeren Meeren nur kleine und kleinste Formen nachweisen ließen, weshalb auch für die vorliegende Art angenommen werden darf, daß sie im kalten Wasser ihre volle Ausbildung erfährt und dort große und sehr große Exemplare zeitigt, in wärmerem aber klein bleibt. Solche kleinen Wuchsformen aber Zwerg- und Kümmerformen zu nennen, geht schon zu weit, da nichts darauf hindeutet, daß die Lucernarien der Ostsee etwas Krankhaftes an sich hätten.

Im übrigen gewinnt der Gedankengang THIELs (1927) an Wahrscheinlichkeit durch den Nachweis, daß die beiden größten Lucernarienformen, die von ANTIPA (1891) *Lucernosa küenthali* und *walteri* genannten Tiere aus O-Spitzbergen, die bis zu 200 mm groß geworden sind und noch größer werden können (das Nordsee-Museum in Helgoland besitzt



Fig. 11.

Lucernaria (Lucernariopsis) campanulata
(von St. Vaast [Normandie]):

Zwei Individuen auf gemeinsamem Stiele.
„Ob man das auf Knospung zurückführen kann oder nicht, ist schwer zu sagen. Es könnte auch eine Regenerationserscheinung sein.“

Nach KASSIANOW 1901.



Fig. 12.

Lucernaria (Lucernariopsis) campanulata,
von der Seite gesehen, mit eingezogenen

Armen und Tentakeln.
Nach TASCHENBERG 1877.

Das Tier gleicht im Habitus sehr dem
Craterolophus, Fig. 14!

Vergl. aber den inneren Bau des Stieles
in Fig. 10 und 5!

> 200 mm große von der «Olga»-Fahrt HARTLAUBs) und die von HAECKEL (1880) als *pyramidalis* beschriebene *Lucernaria* von der Küste Labradors mit unserer alten *quadricornis* in einen einzigen Formenkreis gehören, der durch den Namen *quadricornis* zu bezeichnen ist.

Über die weitgehende Reproduktionskraft der Art hat CARLGREN (1909) berichtet; wahrscheinlich gehen auch AD. MEYERs Mitteilungen von 1865 über das Thema auf diese Art (Kieler Bucht?) zurück.

2. Als eine zweite Art wird genannt *Lucernaria campanulata* Lamouroux 1815 von Calvados (Fig. 9, 10, 11, 12). KEFFRSTEIN (1862) und KASSIANOW (1901) melden sie von St. Vaast in der Bretagne, auch TASCHENBERG's (1877) Tiere stammten wohl von der Bretagne, KORTNEFF (1876) fand sie bei Roscoff (stets unterhalb der Gezeitenzone), THIEL (1927) kennt sie von den Scilly-Inseln (St. Marys), ELMHIRST (1922) von der Isle of Man, von Leith, Scarborough und aus dem Kanal, STIASNY (1919, nach Funden HUBRECHT's aus dem Jahre 1877) von Helgoland (!), KRAMP (1914) aus W-Grönland (72° 80' N aus 100 m Tiefe), MAYER (1910) von den europäischen Küsten vom Schwarzen Meere an bis S-England, Irland und Wales, LEVINSSEN (1893) von Proven (Oltrik, 90 m Tiefe) und HUTTON (1880) sogar, doch ohne jeden näheren Nachweis, von Neu-Seeland!

Sie mißt bis 30 mm im Durchmesser und erreicht eine Gesamthöhe von 40 mm; sie ist regelmäßig achteckig gestaltet, ihre Arme stehen in Winkeln von 45° zueinander, und die Längsmuskeln setzen sich nicht aus den Septen in die Täniolen des Akrogasters fort. — Die Färbung fand KASSIANOW (1901) prachvoll smaragdgrün bis schön tiefkarminrot. — An dieser Art hat KOWALEVSKY (1884) im Schwarzen Meere die ersten Beobachtungen über die Ontogenie der *Lucernariida* gemacht. HORNELL (1893) sah, daß ein „early stage of life“ 8 marginal bodies hatte.

HURST (1893) fand im Anschluß an diese Notiz HORNELL's und an die weitere Tatsache, daß bei *Halicystus* die Zahl und die Ausbildung der marginal bodies stark variiert, daß es geraten erscheine, *Lucernaria* mit *Halicystus* zu vereinigen, generically — to say nothing of specifically, was ähnlich, aber mit anderen Gründen und noch umfassender, 1858 schon REAY GREENE befürwortet hatte.

Das weitere Urteil über diese Frage sei dahingestellt; näher liegt hier die Anregung, es möchte untersucht werden, ob nicht auch *Lucernaria vanhoeffeni* Browne (1910) in den Formenkreis unserer Art gehöre. Es würde damit ein (oder bereits schon noch ein) antarktischer Fund (von Kap Adare, aus 50 m Tiefe) in den Kreis einer auf der N-Halbkugel reich entfalteten Gattung eingetreten sein. Der Stiel der *vanhoeffeni* ist, wie bei der europäischen *campanulata*, hohl, ein-kammerig, und mit 4 Täniolen versehen; die Arme sind kurz und dick; wie bei *campanulata* sind die Tentakel der äußeren Reihe jedes Bündels mit Klebkissen versehen; Höhe und Durchmesser erreichen 60 mm. UCHIDA (1929) schlägt inzwischen bereits bestimmter vor, es möchten die beiden Spezies *campanulata* und *vanhoeffeni* im Genus *Lucernariopsis* Uchida vereinigt werden. Die Art (oder, wenn UCHIDA recht hat, die Gattung) ist bisher stiefmütterlich behandelt worden und bedarf einer neuen Bearbeitung.

2. Gattung: *Halicystus* Henry James Clark 1863.

Eleutherocarpidae mit 4-kammerigem Akrogaster in dem Stiele (Fig. 13, 1, 2), also mit 4 in der Achse des Stieles miteinander vereinigten

Septen (Täniolen) und mit 8 in Mund- und Septenkreuz liegenden Rhopalioiden (Fig. 6, 7, 8).

Die 8 Rhopalioiden (Prinzipal-Tentakel, premiers tentacules, Ventousen, Randkörperchen, Randpapillen, adhäsive Randanker, *Ancorae marginales*, Colletocystophores, Sinneskolben) sind im einfachsten Falle — und stets

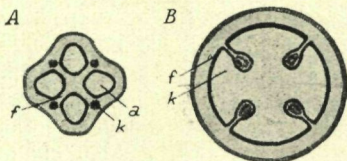


Fig. 13.

Haliclystus octoradiatus,
Querschnitte durch ein altes Exemplar
(ein junges liegt Fig. 1, 2 zugrunde).
A geht durch den Stiel und zeigt den
4-kammerigen Akrogastrer (a) mit den in
der Achse vereinigten 4 Täniolen oder
Septen (f);

B geht durch den Kelch, da wo die
4 Septen mit den Längsmuskelszüge
(f) getrennt liegen und die 4 Kam-
mern zu Rinnen (k) geworden sind.
Nach J. Gross 1900.

der ersten Anlage nach (Fig. 35) —
starre, geknöpft Tentakel mit Nessel-
zellen in dem Kopfe, und in dieser
Form — und zu dieser Zeit — den
zu Quasten, Büscheln oder Pinseln
vereinigten eigentlichen (Succursal-)
Tentakeln an der exumbrellaren Seite
der Arme völlig gleich gebaut, und
zunächst nur durch sehr frühzeitige
Entfaltung und Lage an den Enden
der 8 Hauptradien von ihnen unter-
schieden. Zu Randpapillen werden
diese primären Tentakel, indem die
Stiele innen ihren Hohlraum erwei-
tern und außen durch abaxiale An-
schwellungen Haftapparate bilden,
die beim Kriechen des Tieres als

Anker zum Festkleben benutzt werden können. Über den fertigen Rand-
anker s. S. III. d 9 und Fig. 8, den werdenden S. III. d 67/69, Fig. 35/37.

Ob man das Organ auch schon Sinneskolben nennen kann, wie SCHLA-
TER (1891) will, weil es nach CLARK (1878) bereits auch ein Auge (!)
in Gestalt eines Pigmentfleckes nebst Linse (?) enthalte, bleibe dahin-
gestellt. Diese Organe variieren unabhängig von der Zahl der anderen
Organe (nach BROWNE 1896); manche haben dann auch ungewöhnliche
Plätze. Nach HORNELL variieren bei Jersey 33% aller Exemplare; 66%
hatten einen geknöpften Tentakel als Spitze des Randankers, einige
haben nur eine leichte Schwellung der Spitze mit wenigen Nesselzellen,
manche einen ganz normalen Tentakel. Man sollte bei der Beurteilung
dieser Funde immer auch das Alter des Tieres berücksichtigen.

Über die Entfaltung der Embryonen hat zuerst BERGH (1888) ge-
schrieben; er nannte sein Tier *Lucernaria*; später und eingehender hat
WIETRZYKOWSKI (1909, 1912) berichtet. — KASSIANOW (1901) hat
eine ähnlich große Reproduktionskraft, wie sie an *Haliclystus* und *Lucer-
naria* beobachtet ist, bei *Craterolophus* bemerkt.

Bei uns nur eine Art:

Haliclystus octoradiatus Henry James Clark 1863 (Fig. 1, 2, 13, 35,
36, 37). — Umbrella 20 bis 30 mm im Durchmesser und, zusammen mit
dem Stiele, 20 bis 30 mm hoch; flach, für sich allein 2- bis 3 mal so breit
wie hoch. Die 8 Arme stehen regelmäßig um 45° auseinander (stehen
also nicht wie bei *auricula*, wo sie eher [also nicht immer: THIEL 1927]
zu Paaren [Fig. 6, 7] zusammengefaßt sind); jeder Arm trägt eine Quaste
von 30 bis 60 Tentakel; große Exemplare von Plymouth haben 120
(*auricula* hat 100 und mehr). Die 8 Rhopalioiden sind eiförmig und etwa

$\frac{1}{4}$ so lang wie der Durchmesser des Stieles (bei *auricula* sind sie kaffeebohnenförmig, auf kurzer, zylindrischer Basis: Fig. 8; bei jüngeren Tieren [THIEL 1927] ist die Kaffeebohnenform noch nicht deutlich); Stiel zylindrisch, ohne Längsfurchen und mit 4 Muskelsträngen in den Septen. Gonaden, 8, voneinander separiert; reichen weder bis in das Ende der Arme, noch bis an das Ende der Septen in der Schirmhöhle; jede Gonade enthält nur 2 Reihen alternierend angeordneter breiter Genitalsäckchen, bei Plymouth, nach BEAUMONT, aber 6 bis 7 Reihen (bei *auricula* sind sie nach oben und unten länger [Fig. 7] und bestehen aus 6 bis 8, ja, nach CLARK 1878, bis 10 Reihen).

Färbung sehr variabel: gräulich-gelb, bräunlich-gelb oder graubraun; in Wimereux im allgemeinen rot auf roten Algen (*Plocamium*, *Polyides*) und grün auf grünen Algen (PLATEAU 1892). VERNEUIL (1913) sagt (oder berichtet nach dem Maler MÉHEUT), daß die Exemplare in der Bretagne immer so gefärbt sind, daß sich die Färbung der Quasten komplementär zur Färbung des übrigen Tieres verhält, so daß, wenn der Körper grün mit helleren Streifen erscheint, die Quasten rot sind, oder daß, wenn der Körper karminrot ist mit gelbgrünen Streifen, die Quasten sattgrün erscheinen. Wahrscheinlich hängt aber die Färbung, ganz wie bei *Craterolophus* (und den in Küstennähe lebenden Lucernariiden überhaupt), von der Alge ab, auf der das Tier gerade lebt.

Fundorte: Im Kanal, bei den Scilly-Inseln, in der Kieler Bucht, bei Helgoland, an den nördlichen atlantischen Küsten Europas, Spitzbergens und Grönlands. Seit rund $\frac{5}{4}$ Jahrhunderten bekannt und bald *auricula* (MONTAGU 1808, SARS 1829), bald *octoradiata* (LAMARCK 1816, STEENSTRUP 1859) genannt. Sollte es sich herausstellen, daß die von H. J. CLARK (1878) so ausführlich beschriebene *auricula* aus der Massachusetts Bay, von Labrador, Neufundland und Neu-England, von O-Spitzbergen (THIEL 1927), von den nördlichen Küsten Europas, von Alaska und Japan mit der japanischen *tenuis* Kishinouye 1910 und unserer, unter diesen 3 am weitesten nach S vorgedrungenen *octoradiatus* einer Art sei, so wäre die Form zirkumpolar verbreitet, was ja schon der Fall ist (wie THIEL 1927 zeigt), wenn zunächst nur *auricula* mit *tenuis* vereinigt wird.

Beschreibung: SARS 1829, KEFERSTEIN 1862, KOROTNEFF 1876, BROWNE 1895, GROSS 1900. — Über die Variabilität haben berichtet: HORNELL 1893, BROWNE 1896, BEAUMONT 1900; das Tier ist eine der variabelsten Formen. — Die erste, kurze Studie über die Ontogenie stammt von BERGH (1888), die zur Zeit letzte von WIETRZYKOWSKI (1909, 1912). — Die nahestehende Form *auricula* (H. J. Clark 1863) ist neuerdings von UCHIDA (1929) näher geschildert worden. Vergl. dazu BEAUMONT (1900).

2. Familie: *Cleistocarpidae* Henry James Clark 1863 (*Halicyathidae* Ernst Haeckel 1880).

Lucernariida, deren große gastrale Höhlen von der Subumbrella aus durch eine ringförmige Falte, das Claustrum, 4 doppelte Taschen entwickeln: axial die Gastrogenitaltaschen (Mesogontaschen) und abaxial die Kranzdarmtaschen (Exogontaschen).

Die *Cleistocarpidae* (Fig. 4, 5) haben dort 4 Taschen-Paare, wo die Eleutherocarpiden nur 4 einzelne Taschen (die Gastrogenitaltaschen) haben, und diese Paare kommen dadurch zustande, daß sich innen an der Subumbrella, von einer Linie aus, die den Ansatz des Mundrohres in einiger

Entfernung umkreist, eine Scheidewand in die Darmhöhle vorschiebt. Da sich dieses Claustrum zugleich fest an die Septen heftet, und zwar hinter dem distalen Rande der Gonaden, so entstehen nahe der Achse des Tieres, vor dem Claustrum, Gastrogenitaltaschen, und nach der Peripherie hin, hinter dem Claustrum, Kranzdarmtaschen. Die einzelnen Kranzdarmtaschen sind wie bei den *Eleutherocarpidae* unterhalb des Schirmrandes durch Ostien miteinander verbunden. Die Rhopalioiden sind, wenn sie überhaupt auftreten, nur einfach, tentakelförmig. — Nur wenige und begrifflich noch nicht scharf voneinander geschiedene Gattungen, darunter nur eine in unseren Meeren.



Fig. 14.
Craterolophus tethys
(aus Helgoland), von der Seite
gesehen. — Nat. Gr.
Nach TASCHENBERG 1877.
Verwechslung im Habitus mit
Lucernariopsis in Fig. 11 und 12
möglich!
Vergl. aber den inneren Bau des
Stieles in Fig. 4 und 5 mit 10.

Gattung *Craterolophus* Henry James
Clark 1863.

Tief glockenförmige, also langachsige *Cleistocarpidae*. Arme schmal und nur kurz ausgezogen; Akrogaster im Stiel 4-kammerig; meist ohne Rhopalioiden, die zudem nur tentakelförmig und klein sind (Fig. 4, 5, 14).

Es ist nur zu wahrscheinlich, daß *Craterolophus* von Helgoland, von den Küsten des Kanals, der Großen Fischerbank und aus der W-Ostsee sich von *Halimocyathus* Clark aus der Massachusetts Bay (dort in Chelsea Beach nur in 1, noch dazu nur kleinem Exemplare — daher denn mit 8 marginal anchors — von CLARK 1863 gefunden) in nichts unterscheidet. Ob dann aber die Gattung nicht *Halimocyathus* heißen müßte? — Bei uns nur eine Art:

Craterolophus tethys Henry James Clark 1863 (Fig. 14). — Umbrella höher als breit, 25 bis 30 mm hoch, zusamt dem Stiele, und 15 bis 25 mm breit; Stiel kurz, 4-seitig prismatisch, $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ so lang wie die Glockenhöhe, ohne Längsmuskel; Arme kurz, gleich weit voneinander entfernt, mit 60 bis 80 geknöpften Tentakeln in jedem Büschel; gewöhnlich (im Alter immer) ohne Rhopalioiden.

Färbung sehr veränderlich: olivgrün, gelblichbraun, dunkelbraun; hängt von der Farbe der Alge ab, auf der das Tier lebt (*Ulva*, *Chorda*, *Fucus*, *Halidrys*) und der es den Farbstoff entnimmt.

Fundorte: siehe oben. Lange Zeit galt Helgoland als der einzige Ort des Vorkommens, und die Art zugleich als die einzige Helgoländer Lucernariide.

Die Aufhellung des Baues stammt von GROSS 1900; vergleiche aber auch TASCHENBERG 1877, KLING 1879, HERTWIG 1879, HAECKEL 1880, ANTIPA 1892, KASSIANOW 1901, WIETRZYKOWSKI 1912, THIEL 1927; farbiges Habitusbild eines Helgoländer Stückes bei KUCKUCK 1905. — S. auch S. III. d 85.

2. Ordnung: *Semacostomacae*

(*Semostomae* Haeckel 1880; *Discomedusae* [part.] Haeckel 1880;

Semacostomae A. G. Mayer 1917).

Die *Semacostomeen* sind medusenförmige Scyphozoen, mit hohlen Rhopalien und Tentakeln und mit einem Mundrohre, das an den 4 Kanten

mit faltigen Mundarmen — in Form von „Fahnen“ oder „Gardinen“ — ausgestattet ist.

Medusen (Fig. 15) sind diese Scyphozoen, weil sie sich durch eine elastische Scheibe mit Ringmuskel und durch höhere Sinnesorgane, Rhopalien, unterstützt frei im Wasser bewegen. Und sie sind, gegenüber den *Carybdeidea* und *Coronata*, bereits schon höhere Medusen, weil

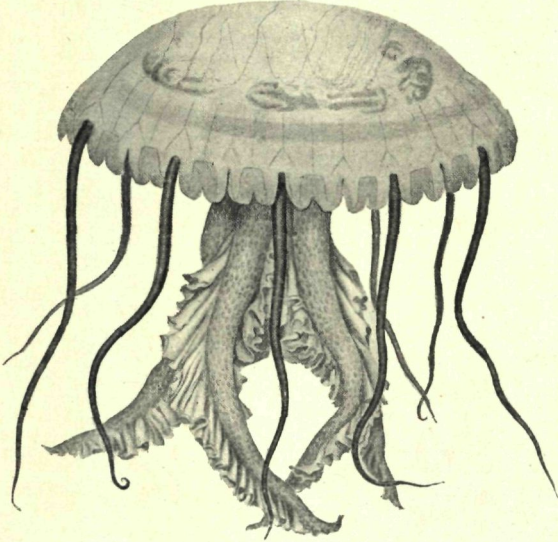


Fig. 15. *Pelagia noctiluca*.

Zu jedem Oktanten gehört nur 1 Tentakel (vgl. *Chrysaora*, Fig. 16 und 17).

Nach L. MÜLLER-Mainz aus STEUER 1910.

sie durch die faltigen Mundarme an den Kanten und Ecken des Mundrohres, als einer Art neuer und höherer Tentakel, befähigt sind, ganz als Räuber zu leben.

Die Rhopalien hängen, zumindest 8 an der Zahl, unter gut ausgebildeten Paaren von Randlappen. Die Tentakel (Fig. 16) schieben sich, aus parallel gelegenen Kranz kommend, zumindest 8 an der Zahl, zwischen oder unter den Randlappen vor. Der eigentliche Körper des Tieres ist hutpilz- oder schildförmig, also flach. An Stelle der 4 langen, tiefen Trichter der Lucernariiden haben die Semaestomeen nur 4 kurze, flache Trichter, die nicht mehr in Beziehung zu Septen stehen, Peristomtrichter, und — da keine eigentlichen Septen mehr vorhanden sind — auch nur 4 spärlich entwickelte Gruppen von Gastralfilamenten. Das tektonische Schwergewicht der Semaestomeen liegt am Mundpole: einerseits wegen des neuen Tentakelkranzes, der sich in Form der 4 Fahnen dort entwickelt hat, und andererseits, weil die Gastralhöhle in dem peripheren Binnenraum des Schirmes durch eine Zahl von mindestens 8×2 Radialkanälen — 8 in der rhopalaren und 8 in den tentakularen Radien —

eingehender gegliedert ist, als das bei den 4' Kranzdarmtaschen der höheren Lucernariiden der Fall ist.

In der Jugend macht die Scyphomeduse ein Polypenstadium (Fig. 31, 41) durch, das entweder sehr rasch die polypenhaften Züge aufgibt und unmittelbar zur Meduse wird (Fig. 39), oder durch Querteilungen, die stets das gesamte Mundfeld und ein Stück der Exumbrella mit dem peripheren Rande enthalten (Fig. 32), flache, des freien Schwimmens fähige Larven abgibt (Strobila — Ephyra; Fig. 43).

1. Familie: *Pelagiidae* Gegenbaur 1856.

Fahnenmündige Scypho-Medusen (Fig. 16) mit 8×1 (oder 8×2) Rhopalien am Schirmrande; mit 8×1 oder 8×3 (oder 8×5 oder 8×7 [oder 8×21]) Tentakeln in den Buchten zwischen den Randlappen; mit 8×2 oder 8×4 (oder 8×6 oder 8×8) Randlappen. Der Mund ist einfach und kreuzförmig und liegt am Eingange eines Mundrohres, dessen 4 perradiale Ecken 4 lange, schlanke, zugespitzte Mundfahnen mit gekräuselten Rändern bilden. Von dem einfachen, linsenförmigen Zentrogaster (Magen) geht der radial gegliederte Koronaldarm in Form von 8×2 vollständig voneinander getrennten, unverzweigten Radialkanälen aus (die sich nicht zu einem Ringkanale zusammenschließen und nur kurze Fortsätze in die Rhopalien, Tentakel und Randlappen senden). Die Gonaden entstehen als 4 interradiale Falten im Boden der Magenöhle und bleiben entweder in der Gastral- oder in der Schirmseite ver-

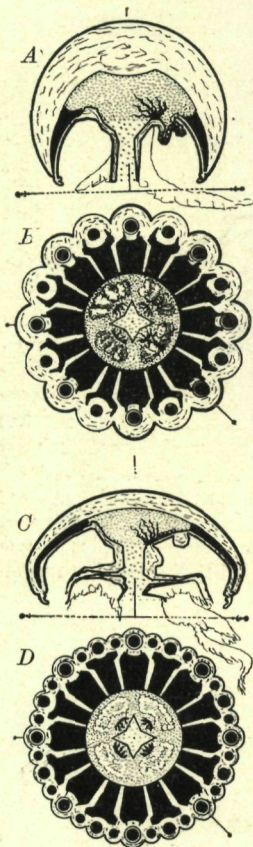


Fig. 16.

A, B *Pelagia*, Schemata.

Vom Zentrogaster, Magen, gehen vollständig voneinander getrennte unverzweigte Radialkanäle aus, die sich nicht zu einem Ringkanal zusammenschließen. Die Tentakel hängen am Rande des Schirmes, in den Buchten der Randlappen. 8×1 Rhopalien (durch umringelte Kreise angedeutet); 8×1 Tentakel (durch einfache schwarze Kreise angedeutet); 8×2 Randlappen;

16 Radialkanäle.

C, D *Chrysaora*, Schemata.

Vom Zentrogaster, Magen, gehen vollständig voneinander getrennte unverzweigte Radialkanäle aus, die sich nicht zu einem Ringkanal zusammenschließen; die Tentakel hängen am Schirmrande, in den Buchten der Randlappen. 8×1 Rhopalien (durch die umringelten schwarzen Kreise angedeutet); 8×3 Tentakel (die einfachen schwarzen Kreise); 8×4 Randlappen; 16 Radialkanäle.

Nach KRUMBACH 1925.

Die geknüpften Striche an den kreisförmigen Bildern deuten an, wie die darüber gezeichneten Längsschnitte geführt sind.

borgen oder hängen durch die Trichteröffnungen in die Schirmhöhle hinein.

6 oder 7 (in 2 Reihen geordnete) Gattungen, an der Oberfläche aller

wärmeren Meere, davon je ein Vertreter der 2 niedrigsten in unseren Meeren.

1. Gattung: *Pelagia* Péron & Lesueur 1809.

Mit 8×2 breiten Radialkanälen (Radialtaschen), von denen jeder 2 Zipfel in die 8×2 Randlappen entsendet, so daß jeder Randlappen je 1 Zipfel von 2 benachbarten Radialtaschen aufnimmt; mit 8×1 Rhopalien, die mit 8×1 Tentakeln abwechseln; Mundarme distal verschmälert. — Die Berechtigung der zahlreichen Arten ist noch nicht sichergestellt (VANHÖFFEN 1906). — Bei uns nur eine Art:

Pelagia perla Slabber 1781 (Fig. 15). — „Unter diesem ältesten Namen,“ urteilt VANHÖFFEN (1906), „der auch beibehalten werden müßte, wenn

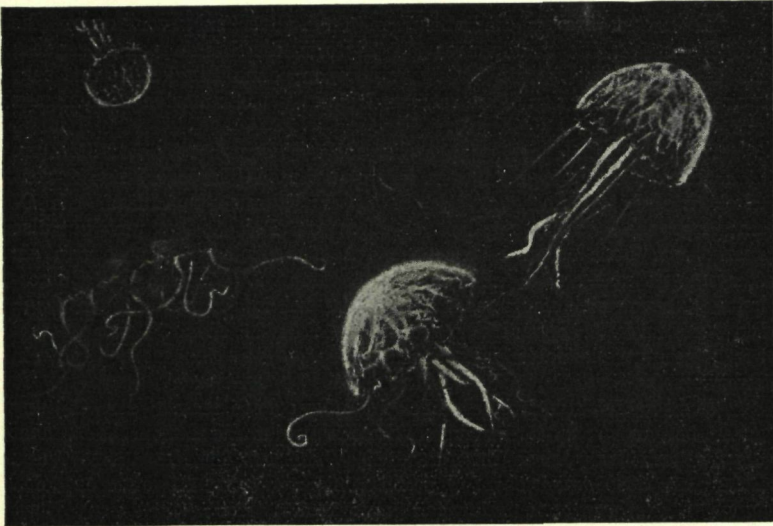


Fig. 17. *Pelagia noctiluca*, leuchtende Exemplare im Neapeler Aquarium. Einige Tiere sind gerade mit einem Glasstabe gereizt worden.
Nach DAHLGREN 1916.

sich alle übrigen *Pelagia*-Arten als Synonyme erweisen würden, wurde die an der atlantischen Küste Europas auftretende *Pelagia* beschrieben. SLABBER beobachtete sie an der holländischen Küste, MC ANDREW und FORBES wiesen sie in den britischen Gewässern bei Cornwall nach, HAECKEL fand sie im Kanal und BROWNE an der Küste Irlands bei Valencia. Die N-Grenze ihres Vorkommens scheint bei 57 bis 58° N zu liegen, wo ich Ende IX. 1893 zwischen 22 und 28° W einen großen Schwarm derselben antraf.“ Der Schirm erreicht 50 bis 60 mm Breite bei 40 bis 50 mm Höhe.

Die Färbung ist sehr variabel: gelblich, bräunlich bis rötlich und violett. Kräftiger sind Nesselwarzen, Gonaden und Tentakeln gefärbt,

am tiefsten die Mundarme. Diese Tönung ist, nach BROCH (1913), charakteristisch für einen typischen Bewohner der photischen Zone. Tiere, die der »*Michael Sars*« aus größeren Tiefen meldet, mögen bereits beim Hinunterlassen des Netzes erbeutet sein. Die Meduse leuchtet stark im Dunkeln (DAHLGREN 1916, PRATJE 1923; Beobachtungen darüber in der Zoologischen Station Neapel; Fig. 17).

Nach A. G. MAYER (1910) scheint *P. perla* eine N-atlantische Varietät der *P. cyanella* Péron & Lesueur (1809) zu sein, von der er sagt, „this American medusa is very closely related to the European *P. noctiluca* (Fig. 15), of which it is apparently only a local variety“, die er selbst genauer von Neapel kennt und in die wärmeren Regionen des Atlantik verweist.

2. Gattung: *Chrysaora* Péron & Lesueur 1809.

Mit 8×2 breiten Radialkanälen (Radialtaschen), von denen die rhopalaren je 2, die tentakularen je 4 Zipfel in die Randlappen entsenden; mit 8×3 Tentakeln; mit 8×4 Randlappen; ohne Ringkanal; mit sehr kurzem oder fehlendem Mundrohr und distal verschmälerten Mundarmen (VANHÖFFEN 1906) (Fig. 16).

In der Jugend durchläuft die *Chrysaora*-Meduse ein *Pelagia*-Stadium, d. h. die junge *Chrysaora* hat in jedem Oktanten (Paramer) nur 1 Tentakel, wie die erwachsene *Pelagia*. (Ganz ähnlich durchläuft die O-amerikanische *Dactylometra*-Meduse zuerst ein *Pelagia*-Stadium [hat also zuerst nur je 1 Tentakel zwischen je 2 Sinneskolben] und sodann ein *Chrysaora*-Stadium [hat also alsdann 3 Tentakel zwischen je 2 Sinneskolben], bevor sie, als reifes Tier, 5 Tentakel in jedem Oktanten trägt. Die O-asiatische *Kuragea*-Meduse mit 7 Tentakeln in jedem Oktanten durchläuft, vermutlich, nacheinander ein *Pelagia*-, ein *Chrysaora*- und ein *Dactylometra*-Stadium.)

Sehr auffallend ist der Hermaphroditismus der Gattung gegenüber dem sonst herrschenden Gonochorismus der Scyphozoen. Über die Zwitterbildung haben DERBÉS 1850, WRIGHT 1861, CLAUS 1877 und HAECKEL 1880 geschrieben. Wie CLAUS hat HAECKEL gefunden, „daß junge Chrysaoren rein männlich vorkommen, solche mittleren Alters meistens Hermaphroditen sind, und endlich ganz alte Tiere meistens nur weiblich sind, oft noch mit Überresten männlicher Organe. Während viele *Chrysaora*-Individuen wahrscheinlich diese 3 Stufen in ihren Einzelheiten durchlaufen, scheint es doch auch andere, gonochoristische, Individuen zu geben, die zeitlebens bloß männliche oder bloß weibliche Organe bilden. Während die Produktion der Eier auf das Entoderm der Gonaden beschränkt bleibt, bilden sich rundliche Hodensäckchen in ganz unregelmäßiger Zahl, Größe und Form aus dem Entoderm nicht allein der Gonaden, sondern auch anderer Teile der subumbrales Magenwand, Taschenwand und Armwand, besonders an den Gardinen der Mundarme“. — Bei uns nur eine Art:

Chrysaora hysoscella Linnaeus 1766 (Fig. 18). — Sie ist, nach VANHÖFFEN (1906), charakterisiert durch flach gewölbten Schirm mit fast halbkreisförmigen Randlappen, von denen die rhopalaren weniger als die tentakularen vorspringen; die Radialkanäle (Radialtaschen) sind in der Mitte

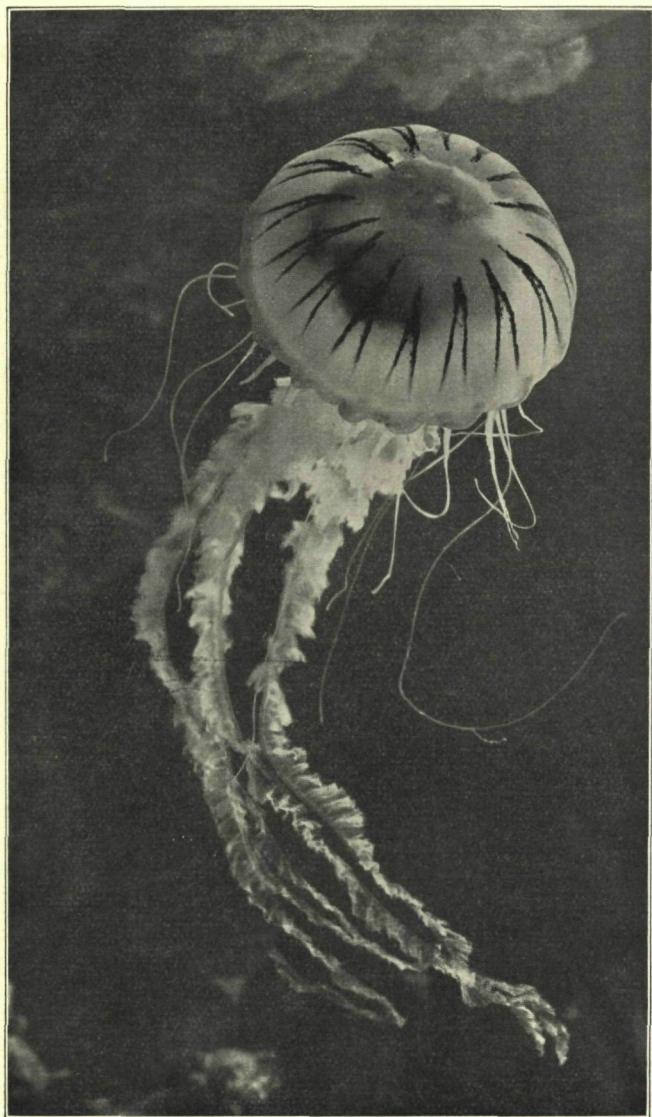


Fig. 18. *Chrysaora hysoscella* (aus Helgoland).

Zu jedem Oktanten gehören 3 Tentakel (vgl. *Pelagia*, Fig. 15 und 16); die 4 Mundarme können sich bis zu 2 m Länge ausdehnen.

Aus dem Bild-Archiv der Biologischen Anstalt auf Helgoland; F. SCHENSKY phot.

gleich breit, am Rande aber sind die tentakularen 3 mal so breit wie die rhopalaren; Mundarme von der Länge des Schirmdurchmessers, an der Basis etwas eingeschnitten, nach dem Ende verschmälert. „Selten findet man Exemplare (HARTLAUB 1913), bei denen diese Mundarme vollkommen erhalten sind, nur bei anhaltend ganz ruhigem Wetter kommen solche zur Beobachtung. Ihre Länge erreicht 1.5 bis 2 m, und fragt es sich wohl, ob wirklich, wie HAECKEL meint, die mediterrane Art noch längere Mundarme besitzt.“ Schirmbreite bis zu 200 mm bei 60 mm Höhe. „Sie erreicht bei Helgoland höchstens einen Durchmesser von 300 mm“ (HARTLAUB 1913).

Färbung. „Der Schirm ist gelblich bis weißlich mit bräunlicher oder rötlicher Sternzeichnung, die Mundarme sind blaßrötlich, die Gonaden weißlich, gelblich oder rötlich gefärbt“ (VANHÖFFEN 1906). „Es kommen ganz ungefärbte Exemplare vor“ (HARTLAUB 1913).

Fundorte. Sie wurde (VANHÖFFEN 1906) „an den französischen und britischen Küsten im Kanal, bei Helgoland und im Skagerak gefunden. Nach RATHKE und ZADDACH (Preußische Provinzialblätter, März 1849) soll ein Schwarm dieser Meduse 1848 bei Zoppot in der Danziger Bucht erschienen sein. Da mehrere Exemplare davon nach Königsberg gesandt wurden, dürfte die Bestimmung wohl richtig sein. Seitdem ist sie nie wieder in der Ostsee gesehen.“ Im Spätsommer, besonders im September, erscheint sie alljährlich in Scharen vor Helgoland (HARTLAUB 1913). Sie unterscheidet sich (VANHÖFFEN 1906) nur unwesentlich von *Chrysaora mediterranea* Péron & Lesueur, deren Artherechtigung HAECKEL vertritt, während CLAUS sie nicht anerkannte. Kritische Untersuchung ist notwendig (VANHÖFFEN 1906, BROCH 1913). A. G. MAYER (1910) erkennt in der mediterranen und unserer heimischen Form zusammen die *hysoscella* Eschscholtz 1829 und fragt sich, ob nicht auch noch die *Chrysaora* der Chesapeake Bay in Amerika hierher gehört (wenn sich nicht etwa diese Chesapeake-Meduse als eine Brackwasser-Varietät der *Dactylometra quinquecirrha* herausstellen sollte, die mit 8×3 Tentakeln bereits reif geworden ist).

2. Familie: *Cyaneidae* Louis Agassiz 1862.

Fahnenmündige Scypho-Medusen (Fig. 20) mit 8×1 Rhopalien am Rande des Schirmes; mit 8×1 adradialen Gruppen von Tentakeln (in meist U-förmiger, mehrreihiger Anordnung) an der Unterseite des Schirmes; mit 8×3 bis 8×± 18 Lappen am Rande des Schirmes; mit einem 4-seitigen Munde am Ende eines sehr kurzen Mundrohres, dessen 4 Ecken in kurze, ausgebreitete, unten abgestutzte, krause Mundgardinen ausgezogen sind; mit einem linsenförmigen Zentrogaster (Magen), von dem der radial gegliederte Kranzdarm in Form von 8×2 vollständig voneinander getrennten, bis in die Tentakel, Rhopalien und Randlappen verzweigten Radialkanälen ausgeht; mit 4 Gonadensäcken, die als mächtige, stark gefaltete Austaschungen der subumbrellaren Magenwand in den Septen-Radien in die Schirmhöhle hineinhängen.

In 4 (in 2 Reihen geordneten) Gattungen über alle Meere verbreitet, wo sie jedoch Hoch- und Tiefsee meiden und sich an die Nähe der Küsten halten.

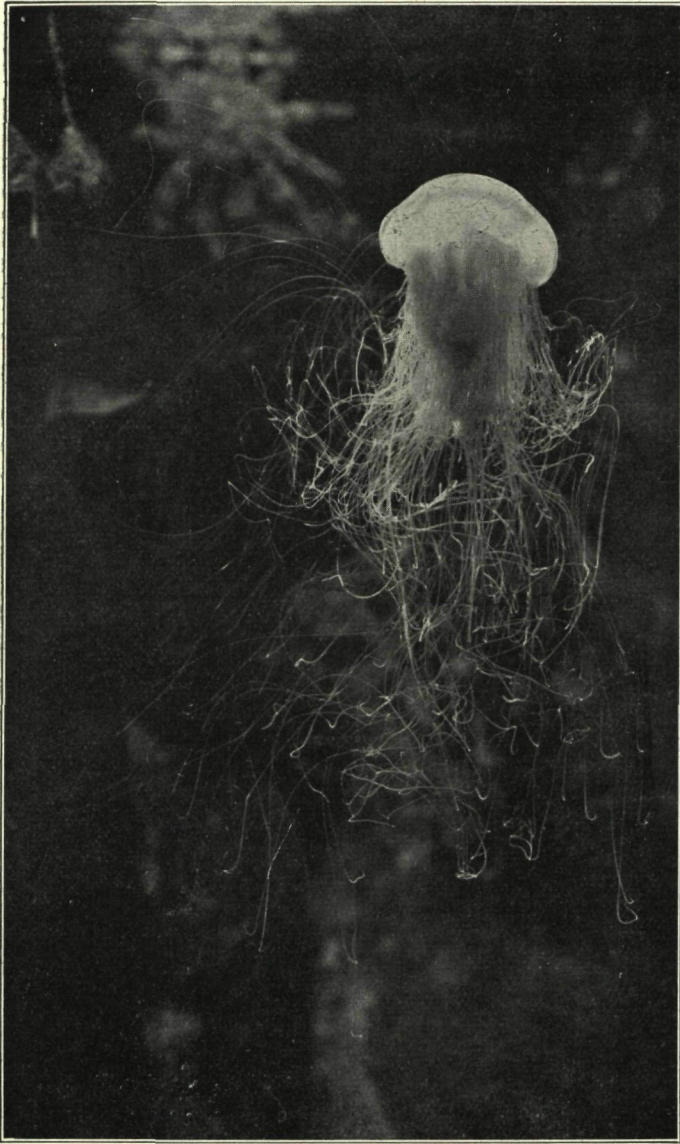


Fig. 19. *Cyanea lamarcki* (aus der Nordsee, bei Helgoland).
Zeigt die Qualle „in energischer, nach oben schwimmender Bewegung. Man sieht an den aufwärts gerichteten Fangfäden, daß sie sich eine Zeitlang sinken ließ, nun aber die ersten kräftigen Kontraktionen der Glocke machte, um in raschen Stößen an die Oberfläche zu kommen“ (HARTLAUB 1922).

Aus dem Bild-Archiv der Biologischen Anstalt auf Helgoland; F. SCHENSKY phot.

Die jungen Medusen ähneln sehr den *Pelagidae*: Zentrogaster und Koronaldarm sind noch einfach, und die Tentakel erscheinen zuerst in den Buchten zwischen den Lappen. Die Wege trennen sich, sobald die Ränder beginnen, die Basen der Tentakel zu überwachsen. Ursprünglich gehören bei allen Medusen die Tentakel der Subumbrella an.

Bei uns nur eine

Gattung *Cyanea* Péron & Lesueur 1809.

Mit 8×2 Radialkanälen (Radial-Taschen), die außer Zipfeln noch verästelte Kanäle in die Randlappen entsenden; mit 8×1 Rhopalien; mit 8×1 Bündeln von Tentakeln, die dem hufeisenförmig nach außen geöffneten Rande der Ring- und Radialmuskeln folgen (je älter das Tier, desto größer ist die Zahl der Reihen, in denen die Tentakel angeordnet sind); mit 8×2 kleineren (rhopalaren) und 8×2 größeren (tentakularen) Randlappen und mit 4 gardinenartig verbreiterten Mundarmen. (Nach VANHÖFFEN 1906.)

Die Artfrage ist für unser Gebiet noch nicht geklärt. HARTLAUB schreibt 1922: *Cyanea lamarcki* (Fig. 19) ist wahrscheinlich nur eine Farbenvarietät der *C. capillata* Eschscholtz 1829. Gute Spezies-Charaktere

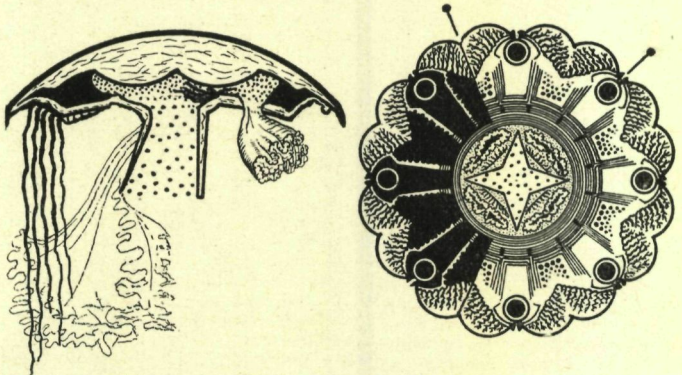


Fig. 20. *Cyanea*, Schemata. — Vom Zentrogaster, Magen, gehen vollständig getrennte verzweigte Kanäle aus, die sich nicht zu einem Ringkanal vereinigen. Die Tentakel hängen an der Unterseite, also an der Subumbrella, in Gruppen geordnet herab. 8×1 Rhopalien (durch die umringelten schwarzen Kreise angedeutet); Tentakel in 8 adradialen U-förmig angeordneten Gruppen (durch Anhäufung von Punkten angedeutet); mit kräftigen radialen und zirkularen Muskeln in der Subumbrella. Nach KRUMBACH 1925.

haben sich bis jetzt nicht an ihr feststellen lassen, so sehr die äußere Erscheinung, der viel geringere Durchmesser der Scheibe (20 bis 30 cm) und vor allem das entzückende kornblumenblaue Kolorit zur Unterscheidung verlockten. Es scheint, daß noch eine größere Zahl früher als Arten getrennter Cyaneen zu *C. capillata* Linnaeus 1746 gehört und nur als Lokalformen derselben aufzufassen sind, die besonders ihre Färbung voneinander unterscheidet. Die größte unter ihnen ist die im hohen Norden heimische *Cyanea arctica* Péron & Lesueur 1809, die bisweilen einen Schirmdurchmesser von 2.3 m und eine Schweiflänge von 20 bis 30 m erreicht. Die blaue *Cyanea* ist rein europäisch und hat nur beschränkte

Verbreitung. Sie fehlt in der Ostsee, kommt aber im Kattegat vor und ist im übrigen an den Küsten der Nordsee, im Kanal, an der N-französischen Küste und rings um Großbritannien heimisch. Bei Helgoland tritt sie zur Sommerzeit in ungeheuren Scharen auf; man sieht sie rings um die Landungsbrücke herum massenhaft an der Oberfläche treiben, will man sie aber in ihrer vollen Schönheit beobachten, muß man bei stiller, klarer See vom Boot aus in die Tiefe blicken.“ — Bei uns nur eine Art:

Cyanea capillata Linnaeus 1746, die gelbe Haarqualle (Fig. 21), soll 1 bis 1.3 m im Durchmesser erreichen können. „Die größten Exemplare, die ich kenne“, sagt VANHÖFFEN (1906), „waren nicht über 500 mm breit. Es ist wünschenswert, daß sehr große Individuen gemessen werden.“

Fundorte: „*Cyanea capillata* ist nicht selten im Kanal, an den Küsten der Nordsee und in der Ostsee, wo sie noch an der ganzen ostpreußischen Küste vorkommt. Dagegen wurde sie nicht mehr, nach M. BRAUN, am Eingange des finnischen Meerbusens gefunden. Ihre Nordgrenze ist unbekannt, weil sie von den arktischen Arten oder Formen noch nicht genügend zu unterscheiden ist.“ Was MEYER & MÖBIUS (1862) als *Cyanea capillata* Bast. aus der Kieler Bucht melden, bezieht sich wohl auf diese Art. „Intensiv rot oder bräunlich gefärbte Ephyren, die man im Winter gelegentlich erhält, dürften Larven dieser Spezies sein“ (HARTLAUB 1894).

Cyanea arctica Péron & Lesueur 1809 „ist die größte von allen Semaestomen-Medusen, da sie bis 2 m Schirmbreite erreichen soll. Sie vertritt *C. capillata* an der atlantischen Küste von Nordamerika und geht über Grönland und Island zum nördlichen Norwegen und bis Spitzbergen hinauf“ (VANHÖFFEN 1906). — Siehe S. III. d 86.

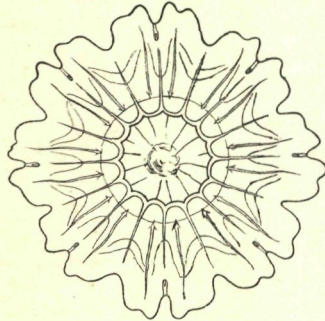


Fig. 21.
Cyanea capillata,
Schirm, von oben gesehen. — $\frac{1}{4}$ nat. Gr.
Nach VANHÖFFEN 1906.

3. Familie: *Ulmaridae* Haeckel 1880, sens. ampl.

Fahnenmündige Scypho-Medusen mit 8×1 (oder 8×2) Rhopalien am Rande des Schirmes; mit wenigen (oder vielen) Tentakeln am Rande des Schirmes (oder an der Unterseite des Schirmes); mit 32 bis sehr vielen Lappen am Rande; mit Fahnen an den Ecken des kreuzförmigen Mundes; mit linsenförmigem oder viereckigem oder kreuzförmigem Zentrogaster; mit röhrenförmigem einfachen oder verzweigten oder einfachen und verzweigten Radialkanälen, die sich nahe dem Rande des Schirmes durch einen Ringkanal verknüpfen und außerdem Rhopalien, Tentakel und Randlappen versorgen; mit 4 Gonaden als reichgefalteten Aussackungen der subumbrellaren Magenwand (Fig. 22, 23, 24).

3 Unterfamilien, von denen bei uns nur der Vertreter der höchstentwickelten lebt, der

Aureliinae A. G. Mayer 1910.

Ulmaridae mit vielen Tentakeln und Randlappen; mit einem breiten Velarioid vor der Zone der Tentakel und Randlappen; mit 4 in die Zentrogasterhöhle eingestülpten Gonaden; mit „Subgenitalhöhlen“ (Trichterhöhlen). — Nur eine fast über alle Meere verbreitete

Gattung *Aurelia* Péron & Lesueur 1809.

Aureliinae mit 8×1 Rhopalien; mit 8×1 breiten, wenig hervortretenden adradialen Velarioiden (Bildungen der Subumbrella), die am äußersten Rande des Schirmes zahlreiche kurze Tentakel alternierend mit kleinen Lappen tragen; mit 8 verästelten Rhopalarkanälen; mit 8 einfachen oder verästelten Tentakularkanälen und häufig mit Anastomosen zwischen den Verästelungen.

In den nordischen Meeren sind verschiedene Arten unterschieden worden, deren Berechtigung aber in Frage steht. — Bei uns nur die eine Art:

Aurelia aurita Linnaeus 1746 (Fig. 22, 24, 53). — VANHÖFFEN beschreibt sie 1906 so: „Die bekannte Ohrenqualle unserer Meere erreicht eine

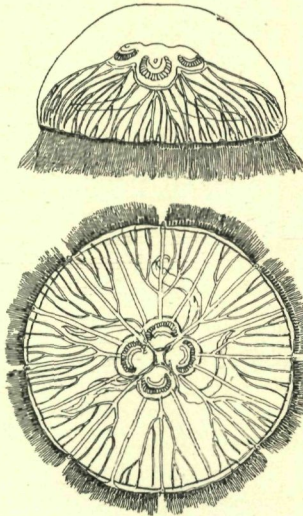


Fig. 22.

Aurelia aurita, aus der östlichen Ostsee; 14 cm Durchmesser.
Nach VANHÖFFEN 1906.

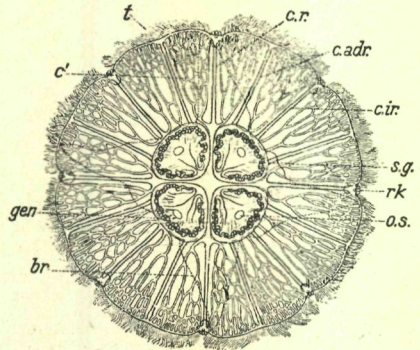


Fig. 23.

Aurelia (von der O-amerikanischen Küste), von der Exumbrella aus gesehen.
s. g die 4 im Septenkreuz liegenden Subgenitalhöhlen; *o. s* Subgenitalostien;
c. r Radiargefäße im Mundkreuz;
c. ir Radiargefäße im Septenkreuz;
c. adr Radiargefäße in den Adradien;
c netzförmige Gefäßverästelung; *t* Tentakeln;
br die von der Unterseite her durchschimmernden Mundarme.
Nach L. AGASSIZ 1860.

Schirmbreite von 300 bis 400 mm, hat farblosen Schirm, durch den die gelblichen bis rötlichen oder violetten Kanäle und Gonaden hindurchschimmern, gelbliche oder rötlich violette Mundarme und Tentakel. Sie ist an den atlantischen Küsten Amerikas und Europas verbreitet und dringt in der Ostsee bis zum finnischen Meerbusen vor, von wo sie von M. BRAUN erwähnt wird. Die Exemplare der östlichen Ostsee sind meist von geringerer Größe

und haben, wie Fig. 22, S. III d 26, zeigt, je einen einfachen Tentakularkanal zwischen 2 verästelten Rhopalarkanälen. In der westlichen Ostsee werden die Tiere erheblich größer. Dann können die äußersten Seitenzweige der verästelten Kanäle beim Heranwachsen des Magenraumes frei werden, und die Äste der Kanäle können untereinander zuweilen auch mit den einfachen Tentakelkanälen Anastomosen bilden, so daß ein weitmaschiges Kanalnetz mit langen Maschen entsteht. Solche großen Tiere sind dann nicht von Individuen aus der Nordsee, vom Kanal oder von den atlant-

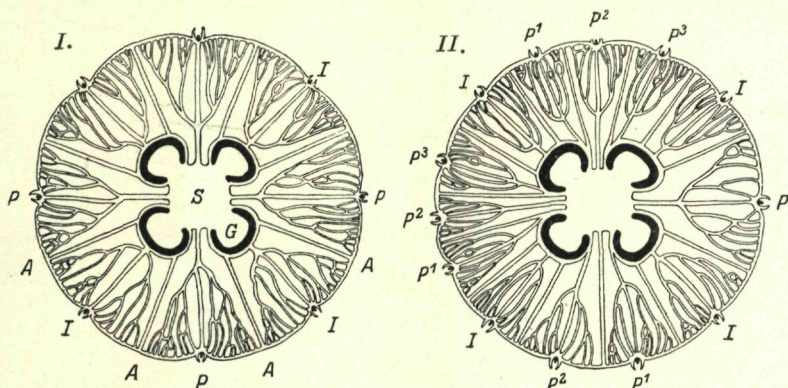


Fig. 24. *Aurelia aurita* (aus dem Kanal).

I. Die Ordnung der radialen Kanäle des Kranzdarmes in einem normalen Exemplare.

P—*P* Perradien, Mundkreuzradien; *I*—*I* Interradien, Septenradien, Gonadialradien;
A—*A* Adradien, Nebenradien; *G* Genitalhöhlen mit Gonaden; *S* Magen, Zentrogaster;
 bei *P* und *I* die 8 Rhopalien, Randsinnesorgane, Randkörper.

II. Die Anordnung der radialen Kanäle bei einem Exemplare mit 13 Rhopalien:
 periradial stehen 3. 3. 1. 2.; interradial 1. 1. 1. 1.

Nach EDWARD T. BROWNE 1901.

tischen Küsten Nordamerikas (Fig. 23) zu unterscheiden. Wie weit *Aurelia aurita* nach N geht, ist nicht mit Sicherheit festzustellen.“

Bei reifen Tieren sind die Geschlechter leicht zu unterscheiden: die ♂ haben milchweiße, die ♀ blaßrosa oder purpurrote Gonaden.

Sie ist außerordentlich variabel und regeneriert sehr leicht (BALLOWITZ 1899, BROWNE 1901). Die Anatomie haben geschildert VOGT & YOUNG 1885 und WIDMARK 1911; die Ontogenie HEIN 1900, FRIEDEMANN 1902 und PERCIVAL 1923 (doch s. auch FRANK SMITH 1891 über die Gastrulation of *Aurelia flavidula* Péron & Lesueur [Fig. 23]).

3. Ordnung: *Rhizostomeae*.

Scypho-Medusen, deren Randbehang aus 2 Kreisen — Rhopalienkranz und Lappenkranz — besteht und deren Mundrohr durch seitliche Faltungen in 1 oder 2 Horizonten mit unendlich vielen Neben-Mundöffnungen versehen ist.

Die Rhizostomeen (Fig. 25) erreichen die Höhe der Entfaltung am Rande des Schirmes und am Mundrohre. Sie entfalten aber nur 2 Kreise von Randorganen, Rhopalien und Lappen; Tentakel haben sie nicht. Ihre Kranzdarmkanäle sind unter allen Umständen netzartig miteinander verknüpft. Besonders ausgezeichnet ist die Tektonik des Mundrohres. Das Mundrohr ist ein massiges, gallertiges, ziemlich starres Gebilde. Es nimmt die

von den Semaestomeen am Mundrande begonnene strahlige Gliederung in Mundarme auf und führt sie in 1 oder 2 Kränzen unter lebhaftester Krausenbildung weiter. Es entstehen damit unendlich viele, unendlich feine

Neben-Mundöffnungen. Die ursprünglich vorhandene große, zentrale Mundöffnung bleibt bei einigen Formen zeitlebens erhalten; bei der Rhizostomee unseres Gebietes tritt sie nur noch in der Jugend auf, später schließt sie sich, durch Verwachsung der Mundpfeiler.

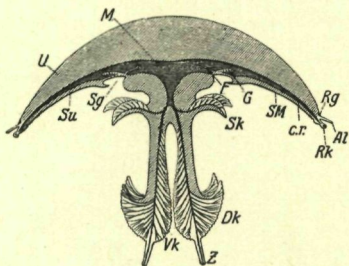


Fig. 25.

Schematischer Längsschnitt durch eine wurzelmündige Qualle.

U gallertiger Schirm, „Scheibe“ der Meduse; Su subumbrellare Gallerte; Sg Subgenitalhöhle; SM Muskelschicht der Subumbrella; RK Sinneskörper, Rhopalium; Al Deckklappen, Augenläppchen, über dem Sinneskörper; Rg „Riechgrube“ in dem Bereiche der Sinneszone; c. r. radialer Darmkanal; M Zentrogaster; F Gastralfilamente; G Gonade; Sk Schulterkrausen mit dem oberen Kranz von Mundöffnungen; Dk Dorsalkrausen und Vk Ventralkrausen mit dem unteren Kranz von Mundöffnungen; Z Endzapfen an den Ventralkrausen.

Nach CLAUS aus BRONN 1890.

Unterordnung *Dactyliophorae* Stiasny 1923.

Bauplan des Koronaldarmsystems: der primäre ephyrale Sinus bleibt klein. Die Bildung des Anastomosennetzes geht vom Ringkanal aus durch Ausstülpung. Der zwischen 2 benachbarten Radiärkanälen liegende Teil des interzirkulären Anastomosennetzes (die Zentripetalkanäle) steht nie mit dem Magen in direkter Verbindung. Exumbrales Sinnesgrübchen mit Falten; mit Subgenitalpapillen; mit Ringmuskulatur; meist mit tripteren Mundarmen.

Die hierher gehörige Gruppe der *Scapulatae* hat 8×2 Skapuletten, 4 getrennte Subgenitalhöhlen, Netzarkaden und in der Jugend einen Ringkanal, der später meist schwindet (nach STIASNY 1923).

1. Familie: *Rhizostomatidae* Stiasny 1923.

Mit wenig verwachsenen, unten 3-flügeligen (tripteren) Mundarmen (Fig. 26).

Hierher 2 Gattungen, davon nur eine mit einem Vertreter in unserem Gebiete, die

Gattung *Rhizostoma* Cuvier 1799.

Skapulate Rhizostome mit 3-flügeligen, an den Oberarmen $\pm$ miteinander verwachsenen Mundarmen, die lange Endkolben, sonst keinerlei Anhänge zwischen den Saugkrausen tragen; mit 8×2 Skapuletten; mit Ringkanal, 8 rhopalare, 8 interrhopalare Radialkanäle, die sämtlich bis zum Schirmrand reichen; extrazirkuläres feinmaschiges bis in die Randläppchen reichendes enges Anastomosennetz; intrazirkuläre, weitmaschige, aus wenig Netzmaschen bestehende blind endigende zentralwärts nicht weit reichende Netzarkade zwischen je 2 Radialkanälen; 4 getrennte Subgenitalhöhlen; Subgenitalostien breit, spaltförmig; Subgenitalpapillen mächtig ausgebildet; Magenkreuzschenkel breiter als lang; zirkuläre Mus-

kulatur weit zentralwärts reichend, längs der 16 Radiärkanäle unterbrochen, so daß 16 dreieckige Muskelfelder entstehen; 8 Rhopalien; exumbrales Sinnesgrübchen mit radiären Falten (STIASNY 1921). — Bei uns nur eine Art:

Rhizostoma octopus Linnaeus 1788 (Fig. 26). — „Aus der Ferne schon“, schreibt VANHÖFFEN (1906), „ist die einzige Rhizostome, die

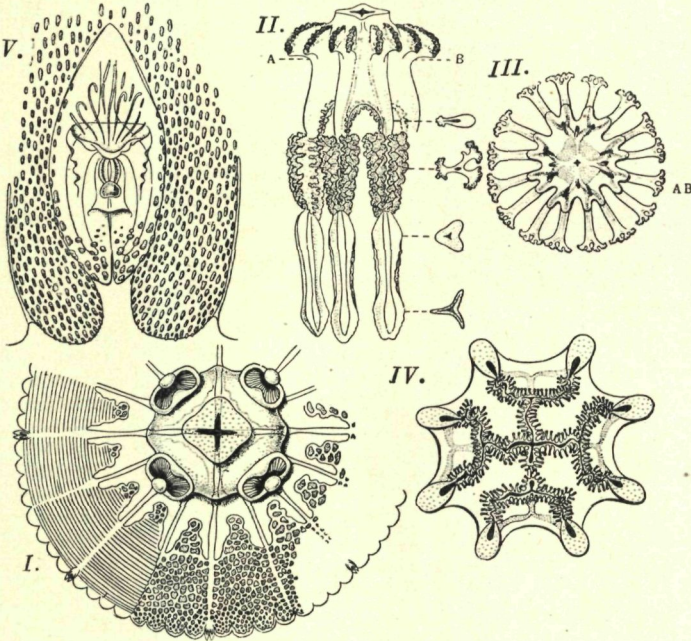


Fig. 26. *Rhizostoma pulmo* (aus Neapel, XII. 1907). — I. Von der Unterseite des Schirms; Mundarme entfernt; links ein Sektor mit Muskelfeldern und muskelfreien Stellen; rechts scheint das Kanalsystem durch; II. Mundarme von der Seite und in Querschnitt; III. Querschnitt AB durch die Armscheibe, unmittelbar unter den Schulterkrausen; IV. Blick auf die orale Seite der Armscheibe, die persistierende zentrale Mundöffnung; V. Rhopalium von der exumbrellaren Seite.

Nach A. G. MAYER 1910.

in die kalten Meere eindringt, an der milchweißen, etwas bläulichen Farbe zu erkennen. Die Randlappen sind blau oder blau gerandet, die Saugkrausen der Arme gelblich oder violett gefärbt. Der hutförmige Schirm, bis 600 mm breit, hat bei großen Exemplaren in jedem Oktanten 10 bis 12 große Velarlappen zwischen 2 kleinen Rhopalarlappen. Der Oberarm ist kürzer als der Unterarm. Letzterer endigt mit 3-kantigem Gallertknopf, dessen Basis stielartig verdünnt ist.“ Über das Kanalsystem macht STIASNY (1921) einige Bemerkungen: Das Gefäßsystem des Schirmes entspricht der obigen Genus-Definition. Nur sind die 4 rhopalaren Kanäle des Mundkreuzes etwas kolbenförmig verdickt und unterscheiden

sich dadurch von den schmäleren, unverdickten übrigen 4 Kanälen. Das Manubrium hat ein ähnliches Kanalsystem wie bei der tropischen Gattung *Rhopilema*. Das Gefäßsystem der Mundarme entspricht dem allgemeinen Schema (EYSENHARDT 1821, BRANDT 1838 haben es anders dargestellt und ebenso CLAUS-GROBBEN 1916 [s. unser Schema Fig. 25]).

Fundorte: Nach VANHÖFFEN (1906) wurde die Art „an den atlantischen Küsten von Europa, im Kanal und in der Nordsee, bei Helgoland und im Limfjord in Schwärmen beobachtet. Einzelne Exemplare sind von AURIVILLIUS bei Frederikshavn Juni 1898 und von MÖBIUS bei Kiel 1873 beobachtet worden“. A. G. MAYER (1910) gibt dasselbe Gebiet an und bemerkt dazu, daß reife Tiere in großen Schwärmen im IX. und X. erscheinen und oft in großer Zahl an das Land geschwemmt werden. MAYER nennt die Art *Rhizostoma pulmo* var. *octopus* Oken, weil er sie für eng verwandt ansieht der *Rhizostoma pulmo* L. Agassiz 1862 aus dem Mittelmeer (Fig. 26) wie der *Rhizostoma pulmo* var. *lutea* Eschscholtz 1829 aus der Straße von Gibraltar. Er wird wohl damit recht haben, daß wir die 3 Formen als lokale Varietäten derselben Art betrachten müssen. STIASNY (1921) sieht hier 3 gut unterschiedene Arten; für Lokalvarietäten seien ihm die Unterschiede, die hier durch HAECKEL (1880), dort durch GRENACHER & NOLL (1876) bereits klar hervorgehoben seien, denn doch zu groß, und so unterscheide er *Rhizostoma octopus* Linné (non Oken), die er von der holländischen Küste kenne, von *Rhizostoma pulmo* L. Agassiz, die er durch HAECKEL aus St. Nazaire sur Loire kennen gelernt habe, und *Rhizostoma luteum* Esch. (syn. *Orithya lutea* Quoy & Gaimard), die GRENACHER & NOLL (1876) von Gibraltar kenntlich beschrieben hätten.

Über die Anatomie vergleiche MILNE-EDWARDS (-CUVIER) 1839, BRANDT 1870, GRENACHER & NOLL 1876, HAECKEL 1880, A. G. MAYER 1910, STIASNY 1921 und 1923; über die Ontogenie CLAUS 1878 und 1883 (und STIASNYs Kritik darüber, 1921).

Technik der Untersuchung

1. Fang. — Lucernariiden liest man zur Ebbezeit in der Gezeitenzone auf und trägt sie mit den Tangen und Steinen, auf denen sie sitzen, nachhause, oder man dredgt die Seegraswiesen nach ihnen durch. — Die großen, freischwimmenden Medusen schöpft man vom Boot aus einzeln aus dem Meer heraus. Man erzeugt über der Meduse mit einem weiten Gefäße einen Strudel, taucht das Gefäß schnell bis unter das Tier und hebt es damit behutsam heraus. Medusen, die man zufällig mit Netzen oder Dredgen erbeutet hat, sind immer verletzt, namentlich solche mit vielen Tentakeln. — „In der freien Natur resp. in den frischen Fängen der Schleppnetze kommen Scyphistomen schwer zur Beobachtung, bei letzteren besonders deswegen, weil sie, an und für sich schon klein, sich zu winzigen unkenntlichen Klümpchen zusammenziehen. Leicht bemerkt man sie dagegen im Aquarium“, wenn sie sich dort aus dem Ei entwickelt haben (HARTLAUB 1922).

2. Haltung im Aquarium. — In sachverständig angelegten und sorgfältig überwachten Aquarien halten sich Lucernariiden leicht. Man gibt ihnen Tange zum Festsetzen und füttert sie mit winzigen Schnecken (*Rissoa*, *Lacuna*) und Krebschen. — Cyaneen und die anderen großen Medusen halten sich im Aquarium „leider nur wenige Tage. Aber wäh-

rend dieser Zeit entleeren die geschlechtsreifen Exemplare ihre Gonaden; das Wasser wimmelt bald von der mikroskopisch kleinen Brut, die sich an den felsigen Wänden festsetzt, um hier als Scyphistoma-Polypen (Fig. 32) heranzuwachsen. Erst Mitte Winter schreiten diese dazu, sich durch Querteilung in Stücke zu zerschnüren. Dann füllen sich die Aquarien mit vielen Tausenden dieser jungen Quallenbrut“ (HATRLAUB 1922). — „Die Scyphostomen in ausreichender Anzahl von den zoologischen Stationen zu erhalten, ist erfahrungsgemäß nur ausnahmsweise möglich. Man zieht sie und die Ephyren am besten selbst in einem größeren Seewasser-aquarium. In dem Aquarium des Berliner Zoologischen Instituts gehören diese Tiere seit Jahren zu den ständigen, reichlich vorhandenen Bewohnern, ohne daß sie ursprünglich mit Absicht eingesetzt worden wären. Sie gelangen gelegentlich immer wieder mit Sendungen lebender Tiere und Pflanzen in das Aquarium und vermehren sich stark. Die Strobilation, die hier normal gewöhnlich im II. oder III. erfolgte, kann man künstlich beschleunigen. Herr Dr. SCHULZE machte die Beobachtung, daß in Petri-Schalen (6 cm Durchmesser) gebrachte Polypen z. T. schon am folgenden Tage, andere etwas später zur Strobilation schritten und Ephyren produzierten. Bei den größeren Polypen, die vorher keine Spur beginnender Strobilation erkennen ließen, erfolgte die Bildung zahlreicher Ephyren, während die kleinsten Polypen nur wenige (1 bis 3) auffallend kleine Ephyren abschnürten. Durch Übertragen in kleine Schalen hat man es also in der Hand, Zustände der Strobilation und lebende Ephyren zu dem Zeitpunkte zu erhalten, in welchem man ihrer bedarf“ (DEEGENER 1923). Wenn man sich nur innerhalb dieser engen Grenzen bewegen will, wird man mit der Methode zufrieden sein können; will man aber in binnenländischen Aquarien ältere Stadien züchten, so lasse man sich durch die Erfahrungen SCHNEIDERS (1870) in Gießen und HAECKELS (1881) in Jena warnen, die mit den entstandenen Monstrositäten der *Aurelia* wahre Schreckenskammern hätten füllen können. „Sollten die heftigen und anhaltenden Erschütterungen des längeren Eisenbahntransportes oder die veränderten Existenzbedingungen des kleinen binnenländischen Aquariums Ursache dieser Veränderung sein?“ fragt HAECKEL selbst. „Unmöglich scheint dies nicht. Denn die Zoologen, welche an der Meeresküste wohnen und die Aurelienbrut 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 produzieren.“ Es wird nichts helfen: wer normale Brut züchten will, wird entweder große Freilandbecken anlegen oder im freien Meere experimentieren müssen. Die Freilandbecken sollen tief und rund sein und oben möglichst mit der Erdoberfläche abschließen: tief sein, damit die Medusen absinken können, rund, damit das pulsierende Tier sich nirgends festfahren kann, und den Wasserspiegel mit der Erdoberfläche gleich hoch gestellt haben, damit in dem Becken möglichst wenig Strömung entsteht. Dafür, wie im freien Meere zu experimentieren ist, lassen sich allgemeine Vorschriften nicht geben; den jeweilig besten Rat in diesen Dingen und die allein wirksame Hilfe wird man bei den zoologischen Stationen finden. EIMER (1878) hat wohl als erster im freien Meere experimentiert, — eine rühmliche Tat!

3. Konservierung und Präparation. — Für alle Scyphozoen ist heute Formol das beste Konservierungsmittel. BROWNE (1901) tötet *Aurelia* in einer 5%igen Lösung von Formalin in Seewasser (5 ccm Formaldehyd und 95 ccm Seewasser). Darin sterben sie schön ausgestreckt ab. Dann fügt er 100 ccm starkes Formaldehyd zu und läßt die Tiere unter gelegentlichem Umrühren 6 Stunden darin. Sodann führt er sie über in eine Mischung von 9 Teilen 10% Formalin in Süßwasser mit 1 Teile 5%iger Chromsäurelösung und läßt sie darin 24 Stunden, unter gelegentlichem Umrühren und Zufügen von starkem Formaldehyd. Es ist sehr wichtig, daß die Medusen gänzlich mit Formalin durchtränkt werden. Aufbewahrt werden sie in 10% Formalin in Süßwasser. Die Verwendung von Chromsäure macht die Gallerte durchsichtiger und elastisch. — Zur Betrachtung der Medusen empfiehlt sich die Verwendung schwarzer Schalen. — Zum Studium der Gastralräume muß man die Tiere injizieren. Zu diesem Zwecke hat CUVIER die Gefäße mit Milch injiziert, die er darauf durch starken Essig zur Gerinnung brachte. — BANNWARTH hat in Suez (mündliche Mitteilung) dem Wasser, in dem er die Rhizostomeen lebend hielt, Tinte zugesetzt und sah dann sehr bald, wie die Tiere sich die großen Hohlräume mit der dunklen Flüssigkeit vollpumpten. — Bei *Cyanea* und *Aurelia* ließ sich mit Tusche und Karmin ein regelmäßiger Kreislauf des Wassers in dem ernährenden Kanalsystem nachweisen. Schon EHRENBURG (1835) beobachtete, daß Aurelien im Wasser verteilten Indigo spontan in die Darmröhren aufnehmen; er machte diesen Versuch, „um die Ernährungsorgane für das Auge zu isolieren“, und bemerkt, daß er auf das Vollständigste gelang, so oft er ihn wiederholte. BRANDT (1870) hat konservierten Rhizostomen Karmin oder Indigo injiziert, einfach mit Wasser oder mit Zusatz warmer Gelatine, von dem abgeschnittenen Ende eines Saugarmes aus. LIGHT (1914) hat DELAFIELDsches Hämatoxylin bei der Injektion angewendet und dadurch sehr klare Bilder erhalten. Auch bei STIASNYs Arbeiten hat sich das unverdünnte DELAFIELDsche Hämatoxylin bewährt, weil sich dadurch die Gallerte nicht verfärbt, und weil es auch später nicht in die Gallerte diffundiert, sondern verblaßt. Injiziert hat STIASNY (1921) mit einer kleinen PRAVAZschen Spritze von der Exumbralseite aus durch einen Stich durch die Schirmgallerte und Einführung der Spritze in den „Magen“. Durch Wenden und Drücken tritt der Farbstoff aus dem „Magen“ in die peripheren Teile ein. Jeder weiter notwendig werdende Handgriff ergibt sich von allein. — Um Medusen (und andere „Glastiere“) zu kinematographieren, haben JULIUS & MARIE VON RIES (1924) deren Oberfläche intravital rot gefärbt, z. B. durch Neutralrot oder Eosin. „Auch das Zirkulationssystem konnte durch vorsichtige Injektion der Farblösungen mittels einer mit feinsten Kanüle armierten Spritze sichtbar gemacht und gut photographiert werden.“

4. Versand lebender Tiere. — EHRENBURG hat sich schon 1835 und 1836 *Aurelia* aus Wismar und Stralsund, und *Cyanea* aus Kopenhagen nach Berlin schicken lassen. Die Aurelien kamen lebend an, nachdem viel Wasser fassende lange Zylindergläser mit großem Korkpfropf „mit Ausschluß eines Verbandes von Blase und mit Einschluß von etwas, aber wenig Luft“ angewendet worden waren. Bei der kühlen

Witterung des XI. gelang der Versuch selbst bei der langsamen Post der damaligen Zeit. — Bessere Erfolge dürften die von MAX GUNDELACH und KRUMBACH (1914) angebahnten Versuche haben, Medusen in geräumigen Gefäßen zu verschicken, die (1) bis an den Rand mit Wasser gefüllt sind, (2) sodann mit Pergamentpapier abgeschlossen werden und (3) mit einer Glocke überdeckt, die ganz mit Sauerstoff gefüllt wird.

Eidonomie und Anatomie

1. Die Grundform des Scyphozoons, sowohl die festsitzende wie die freischwimmende, ist in der Biosphäre mehrfach ausgebildet worden: rein äußerlich und stark verkleinert im Bereiche der Einzelligen die polypoide Form bei den *Suctorio* und die medusoide bei den Cystoflagellaten *Craspedotella pileolus* Kofoid und *Leptodiscus medusoides* R. Hertwig wie bei der Phytomonadine *Medusochloris phale* Pascher, weitgehend bis ins Innere durchdifferenziert aber und selbst auch schon nahezu bereits in gleicher absoluter Größe beide Grundformen, Polyp wie Meduse, aber bei den Hydrozoen. „Später“ nimmt noch einmal eine pelagische Holothurie, *Pelagothuria* Ludw., die Form der Medusen auf. Auch einige Cephalopoden, wie *Cirrothauma* Chun, *Stauroteuthis* Verrill und *Opisthotentacles medusoides* Thiele sind ausgesprochen medusenförmig. Aus solcher Formenähnlichkeit die Abstammung der Sexualgeneration des Scyphozoons von der Sexualgeneration des Hydrozoons erschließen zu wollen, wäre aber gewagt; gilt doch bereits (GOETTE 1907) unter den Hydrozoen die Glocke der Narkomedusen als unabhängig erworbener Charakter und keineswegs homolog der Glocke der leptolinen Medusen, und darf doch das „Velum“ der *Carybdeidae* und das „Velarioid“ der *Aureliinae* unter den *Scyphozoa* (als eine Bildung allein der Subumbrella) nicht gleichgesetzt werden dem Velum der *Hydrozoa* (das eine Bildung sowohl der Sub- wie der Exumbrella ist).

An Stelle des Nervenringes in der Exumbrella der meisten Hydromedusen haben die Scyphomedusen einen Plexus von Nervenfasern in der Subumbrella, der sich zwischen den Sinnesorganen am Rande erstreckt und in den Sinnesorganen seine Zentren hat; außerdem liegt noch ein ektodermales epitheliales diffuses Nervennetz in der Subumbrella.

Die Gonaden der Scyphozoen liegen im Entoderm, während die der Hydrozoen gewöhnlich dem Ektoderm angehören.

Die 4 gastraln Längsleisten (Septen, Tännolen), die das Scyphozoon bereits als Polypen kennzeichnen, sind in keinem Stadium des Hydrozoons vorhanden. Auch die gastraln Filamente an den Septen in der Nähe der Gonaden sind ein die Scyphozoen gegenüber den Hydrozoen auszeichnendes Charakteristikum, das eher geeignet ist, sie den Anthozoen näher zu stellen. Doch soll mit dieser Bemerkung nicht Partei für GOETTES Lehre von der engeren Verwandtschaft des Scyphopolypen mit dem Anthopolypen genommen werden, da HADŽIS Erörterung von 1911 endgültig (s. u. a. bereits FRIEDEMANN 1902) gezeigt hat, daß der Schlund und die gesamte Muskulatur des Scyphopolypen ektodermaler Natur ist (wie bei dem Hydropolypen), das Vorhandensein einer Metagenese aber und die Entstehung der Medusen durch Strobilation, also Querteilung, die Gruppe sowohl von den Anthozoen wie von den Hydrozoen absondert, so daß also

3 Cnidarier-Klassen gleichberechtigt nebeneinander stehen: *Hydrozoa*, *Scyphozoa* und *Anthozoa*.

2. Was zur äußeren und inneren Anatomie der einzelnen (bei uns vertretenen) Ordnungen zu sagen ist, ist in knappster Form bereits in dem Abschnitt Charakteristik bemerkt worden. Hier sei nur auf einige Organe noch etwas näher eingegangen.

Die Nesselzelle tritt zwar am häufigsten im Ektoderm auf, doch darf man (HADŽI 1911) aus der Gegenwart der Nesselzellen keineswegs auf den ektodermalen Charakter eines Gewebes schließen; denn es finden sich bei dem *Scyphistoma* (besonders bei jenem der *Chrysaora*) überall auch im Entoderm Nesselzellen mit sich entwickelnden und fertigen Kapseln. HADŽI sah auch an ganz jungen Scyphopolypen, daß indifferente sowie junge Nesselzellen aus dem Ektoderm durch die Stützelamelle hindurch in das Entoderm einwanderten, wo dann die Nesselkapseln in großer Anzahl und überall gebildet wurden.

In der Lehre von der Nervenzelle der Coelenteraten hat sich in der neuesten Zeit eine verschiedene Abwendung von der Kontinuitätstheorie vollzogen. Hatte bisher — wenn auch keineswegs ganz unbestritten (SCHAEFFER 1879; R, HERTWIG 1878, 1880; GROSELJ 1909) — der Satz BETHEs gegolten, daß in dem Nervenetz der *Rhizostoma* alles mit allem zusammenhänge, so zeigte BOZLER (1927) an derselben Meduse, daß außer einer Summation der Reize auch einzelne bestimmte Leitungsbahnen vorhanden sind. BOZLER zeigte weiter — und brachte damit einen alten Fund SCHAEFFERS (1879) an *Aurelia aurita* wieder zu Ehren —, daß die Nervenfasern der von ihm nachgewiesenen bipolaren Ganglienzellen mehrere mm lang geradlinig verlaufen und da, wo sie mit anderen Fasern zusammentreffen, sich lediglich überkreuzen. Die Verbindung der Nervenfasern kommt dadurch zustande, daß sich von einem „Endknöpfchen“ eine bis mehrere Fasern von äußerster Feinheit abzweigen und an eine andere dicke Nervenfasern anlegen. Die Erregungsleitung vollzieht sich durch den feinen Kontakt der Endfasern der bipolaren Ganglienzellen mit den Fasern anderer solcher Zellen. Über den feineren Bau dieser im lebenden Zustande beobachteten Neurofibrillen gibt BOZLER an, daß sie eine weiche Konsistenz besitzen und nicht elastisch sind. Sie können deshalb nicht als formgebende Struktur der Nervenzellen aufgefaßt werden und dürften also wohl eine leitende Funktion haben. Die Form der Zelle wird durch die Zellmembran erhalten. „Die Erklärung der entgegengesetzten Resultate, zu denen BETHE an demselben Material gekommen ist, findet BOZLER in der von BETHE verwendeten Technik, die eine Verklebung der feinen, in Kontakt miteinander stehenden Fasern herbeiführten.“ „Es wäre gewiß tragisch (HANSTRÖM 1928), das stolze Gebäude der Kontinuitätstheorie zum großen Teil auf einige geschrumpfte Präparate gefußt zu finden, aber die Resultate BOZLERs lassen kaum eine andere Schlußfolgerung zu“, und so gilt nunmehr die Neuronen-Theorie auch für die Coelenteraten.

Über den Bau der Rhopalioiden vgl. S. III. d 9 und Fig. 8, 35, 36, 37; über den Bau der Rhopalien deutet Fig. 26 einiges an. Der Bau des Stieles und der Sohle der Lucernariiden wird in Fig. 1, 2,

4, 5, 10, 27, 35/38 näher erörtert. *Lucernaria quadricornis* scheidet, nach SIEDENTOP (1926), unter der Stielsohle eine feine Platte aus organischen Substanzen ab. Die Platte kann auch frei im Wasser gebildet werden. Sie sieht leuchtend weiß aus und erinnert an Kalk, schäumt aber nicht in Salzsäure auf.

Die junge Larve von *Halicystus* steckt in einer „chitinigen“ Hülle (Fig. 27). „Chitinhüllen“, wie sie die Stiele der Scyphistomen von *Chrysaora* (und auch *Aurelia*) ausscheiden können, verdeutlicht Fig. 41, und „Peridermnäpfe“ der *Aurelia*-Polypen Fig. 46. Die Podozysten stecken in „chitinigen“ Kapseln (Fig. 34).

Über den Bau der Genitalorgane vgl. S. III. d 59.

3. Über die Färbung, in der die einzelnen Arten erscheinen, sind oben bereits alle notwendigen Angaben zusammengestellt worden. Die auf Meerespflanzen festsitzenden Lucernariiden gewinnen wohl alle das Farbkleid, in dem sie erscheinen, durch Anätzen der Algenart, auf der sie jeweilig leben, und zwar immer in der Weise, daß sie die grüne Farbe des Chlorophylls in ihrem Entoderm aufspeichern und das Blau, Braun oder Rot im Ektoderm deponieren. Das Anätzen geschieht durch die Drüsen in der Haftscheibe des Tieres (Fig. 27). Die Färbung einer Lucernarie ändert sich also mit der der Algenformen, die sie im Laufe ihres Lebens besiedelt. Auf Steinen oder in größeren Tiefen lebende Lucernariiden mögen also wohl „farblos“, das ist ohne bestimmte auffällige Tinten, angetroffen werden.

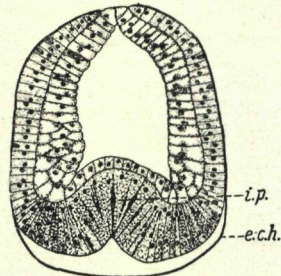


Fig. 27.
Halicystus octoradiatus
(aus Roscoff), junge Larve nach
Bildung der drüsigen Eindellung
i. p. an der Fußscheibe (s.
Fig. 35, 36):
e. c. h. chitinige Hülle.
Etwa 300:1.
Nach WIETRZYKOWSKI 1912.

Zu der Färbung der *Pelagia perla* bemerkt BROCH (1913), daß sie charakteristisch sei für einen typischen Bewohner der photischen Zone.

Über die Tönung der *Aurelia aurita* stellen JULIUS & MARIE VON RIES (1924) die folgende Betrachtung an: „Es ist sehr wohl möglich, daß die niederen Tiere auch die für uns unsichtbaren ultravioletten Strahlen des diffusen Tageslichtes empfinden. Bei sonst glasklaren Medusen (*Aurelia aurita*) deutet z. B. häufig ein leichter blau-violetter Schimmer einzig eine Pigmentierung an. Wurden Quallen mit Sonnenlicht beleuchtet, welches einen das Ultraviolett absorbierenden Filter passierte, so verschwand die soeben erwähnte Fluoreszenz, um nach Entfernung des Filters sofort wiederzukehren. Chinin- und Aesculin-Lösungen erscheinen unserem Auge auch klar durchsichtig und werden, ähnlich wie die Medusen, durch das Ultraviolett zur Fluoreszenz gebracht. Dieses Verhalten könnte dahin gedeutet werden, daß die Medusen nur eines Schutzes speziell gegen das Ultraviolett bedürfen. Dabei erscheinen sie — ähnlich wie das Aesculin — unserem Auge allerdings farblos, während sie in Wirklichkeit die unsichtbaren ultravioletten Sonnenstrahlen an ihrer infolge davon schimmernden Oberfläche absorbieren.“

„Die übrigen Sonnenstrahlen sind möglicherweise für die poikilothermen »Glastiere« bei den kleinen Temperaturschwankungen des sie umgebenden Meerwassers von geringerer Wichtigkeit. Wir konnten aber die Empfindlichkeit der Medusen gegen Sonnenbestrahlung steigern, indem wir deren Oberfläche intravital rot färbten. Während nun die rotgefärbten Tiere im Dunkelzimmer gut gediehen, suchten sie bei Belichtung schattige Bassinecken auf und gingen bei weiterer Bestrahlung bald ein (Lichttod). Anscheinend bewirkte die gesteigerte Absorption ungewohnter Strahlengattungen, welche durch die rote Pigmentierung zustande kam, diese Schädigung. Mit Viologen (violett) oder Methylenblau gefärbte Medusen vertrugen vorzüglich die Sonnenbestrahlung. Durch die blauviolette Färbung wurde sicherlich eine vermehrte Absorption von Wärmestrahlen bedingt. Die stete Bewegung im kühlen Wasser verhinderte aber wahrscheinlich eine schädigende Temperaturerhöhung. Eigenartige Temperaturunterschiede konstatierten wir dagegen an der Scheibe der großen *Rhizostoma*-Meduse. Diese sonst farblose Scheibenqualle ist an ihrer Schirmpерipherie schön blauviolett pigmentiert. Die kompakte, kristallklare Masse der Scheibe ist ungefähr 10 cm dick, die sie kreisförmig umziehende blauviolette Kante hingegen etwa $1\frac{1}{2}$ cm. Auch die Fangarme“ (lies: kolbenförmige Anhänge am Mundrohre) „dieser Medusen sind an verschiedenen Stellen und an ihren Enden pigmentiert. Während der Sonnenbestrahlung zeigten nun unsere Wärmemessungen, daß im umgebenden Meerwasser die gleiche Temperatur wie im Innern des Quallenschirmes herrschte. Wurde aber die Thermometerkugel aus der glasigen Gallerte hervorgezogen und unter den pigmentierten Rand geschoben, damit die Lichtstrahlen durch die bedeckende blaue Kante hindurch mußten, so sank die Quecksilbersäule (bei Fixation des Schirmes) um 1 bis $1\frac{1}{2}^{\circ}$. Wurde nun die Kugel in die blaue Randgallerte hineingestoßen, so zeigte sich gegenüber der glasklaren Zentralmasse sofort eine Temperaturerhöhung. Die Differenz betrug häufig $2\frac{1}{2}$ bis 3° C. Ebenso schnell wie sich der blauviolette Rand bei Sonnenbestrahlung erhitze, nahm er im Schatten wieder die umgebende Temperatur an. Etwas geringere Temperaturdifferenzen, die aber nach beendeter Bestrahlung im Schatten länger anhielten, zeigten sich zwischen dem rotbraun pigmentierten Eingeweideknäuel der Salpen und deren glasklarer übriger Körpermasse.“ (Die Versuche sind in Rovigno angestellt.) — Zu dem Thema, was es mit der Bedeutung der glasartigen Durchsichtigkeit vieler Wassertiere auf sich hat, äußert sich TSCHULOK (1910), daß er glaubt, „daß, falls die Untersuchungen von PÜTTER über die Ernährung der Meerestiere in ihren Ergebnissen bestätigt werden, die Durchsichtigkeit der pelagischen Tiere vielleicht ungezwungener in Beziehung zum Bedürfnis der Durchtränkung des ganzen Körpers mit den gelösten organischen Substanzen zu setzen sein wird, statt der heute noch herrschenden Deutung, die das Unsichtbarsein für den verfolgenden Feind als den Kern des Ökologismus ansieht.“

4. „Die Gestalt und Lage der einzelnen Körperteile von *Rhizostoma Cuvieri* weist auf einen gewissen Übergang vom radiären zum bilateral-symmetrischen Bauplan hin“ (BRANDT 1870). Diese längst vergessene These kann, sofern sie richtig ist, vielleicht bei

Betrachtung der Schwimmbewegungen von Bedeutung werden. Sie besagt indessen genau betrachtet nichts für bilaterale Symmetrie (die bei Achsentieren ja ausgeschlossen ist: auch die Ctenophoren sind in keinerlei Sinne bilateral-symmetrisch), sondern betont nur, daß die Meduse von ovalem (und nicht von kreisrundem) Umriss ist. Sie bedeutet z. B., daß der axilläre Hauptkanal ein ungleichseitiges Parallelepipeton und der Boden der zentralen Kavität eine ungleichseitige Pyramide ist. „Nimmt man die Mundöffnung für transversal, wobei man sich auf die Homologie mit den Ctenophoren berufen kann, so würde durch ihre Richtung die Lage einer Fläche gegeben sein, welche die vordere und hintere Körperhälfte voneinander scheidet, während eine andere senkrecht auf die erst einfallende Fläche die beiden lateralen Körperhälften voneinander trennt“ (BRANDT 1870).

5. Die Konsistenz einer *Rhizostoma* „ist die einer steifen Gallerte und an den dickeren Stellen selbst die eines weichen Knorpels“ (BRANDT 1870). In der „weichen gallertigen Konsistenz“ der *Aurelia* der Ostsee sah EHRENBERG (1836) „ein großes Hindernis für ihre Untersuchung“; alle Versuche, die zarten und voluminösen, schon beim Aufheben mit der Hand aus dem Wasser zerreißen und zerfließenden Organismen lebend über kurze Landstrecken zu transportieren, mißlangen ihm. Vergleichende Untersuchungen sollten feststellen, ob, wie zu erwarten ist, die Aurelien salzreicherer Meere überhaupt von härterer Konsistenz sind als die der verschiedenen Bezirke der Ostsee. Die interessante Beobachtung MIELCKs (1926; vgl. S. III. f 47), wonach die Ostsee-*Pleurobrachia* viel zarter ist als die der Nordsee, rechtfertigt wohl solche Fragestellung hinreichend.

Vorkommen

1. Die bisher bekannt gewordenen Fundorte sind bereits bei den Einzelbeschreibungen (S. III. d 11 bis 30) für jede einzelne Art angegeben.

2. Horizontale Verbreitung. — a) *Lucernariida*. — Helgoland hat lange Zeit als der einzige Ort gegolten, an dem die METTEN-HEIMERSche „*Lucernaria*“ (n. sp.?)“ (1853), der *Craterolophus tethys*, zu finden sei, und fast eben so lange sollte dieser *Craterolophus* das einzige festsitzende Scyphozoon Helgolands sein. Jetzt weiß man, daß alle in Nord- und Ostsee anzutreffenden Lucernariiden auch in Helgoland vorkommen, und hat Grund anzunehmen, daß *Craterolophus*, wie die meisten übrigen Lucernariiden, weiter nach W und N verbreitet ist. Am seltensten bei Helgoland ist wohl die *Lucernaria* (*Lucernariopsis*) *campanulata*, die erst 1919 durch STIASNY, nach Funden HUBRECHTs aus dem Jahre 1877, als Helgoländer Art bekannt geworden ist. Die Besiedelung des Helgoländer Felsenstrandes mit Lucernarien dürfte — die Vorzeit bleibe hier außer acht — von den Küsten des Kana's aus erfolgt sein und — nach dem Prinzip des Schrotschusses — auch immer wieder von dorthier erfolgen. Angenommen, daß eine zwischen Dover und Calais auf einer losgerissenen Alge abtreibende Lucernarie mit der geringsten dort auftretenden Stromgeschwindigkeit (von 2.5 Sm. im Frühjahr — nach CARRUTHERS 1928 —, die stärkste ist 3.4 Sm. im Herbst) auf Helgoland zutreibt, so hätte sie Aussicht, den rund 600 km langen Weg der normalen Strömung in 4 Monaten und 8 Tagen zu vollenden, was vollkommen hin-

reichen würde, sie in guter Verfassung in Helgoland anzuschwemmen und bei günstiger Jahreszeit auch noch zum Ansiedeln zu bewegen.

Außer an günstigen Punkten der Nordsee kommen Lucernarien nur noch im westlichen Teile der Ostsee vor, wo der südlichste Fund, wie THIEL 1927 feststellte, der REHS (1895) in der Hohwachter Bucht ist. THIEL wird Recht haben, wenn er geneigt ist, dieses Auftreten der *Lucernaria quadricornis* auf die S-wärts gerichteten Tiefenströme aus dem Großen und Kleinen Belt zurückzuführen. Da weiterhin feststeht, daß die größeren und großen Lucernariiden nur im Gebiete kalten Wassers auftreten (bei Spitzbergen und an der Küste Labradors), so läßt die Kleinheit der in der Ostsee gefundenen Formen — sofern sie sich durch weitere Messungen nach Art der THIELschen, die leider erst die ersten sind, bestätigen sollte — wohl den Schluß zu, daß *quadricornis* sich hier nahe der S-Grenze ihrer Verbreitung befindet; in Amerika dringt sie (MAYER 1910) nicht über die Massachusetts Bay nach S vor. Daß sie aber in der O-Ostsee, trotz deren nördlicherer Lage, nicht erscheint, mag auf die Aussüßung des Wassers zurückzuführen sein; jedenfalls ist überhaupt noch keine Lucernariide aus Gewässern mit dauernd geringem Salzgehalte gemeldet worden. — Der *Haliclystus* unseres Gebietes gehört (UCHIDA 1929) einer O-atlantischen Form an, die von Grönland, Spitzbergen und den N-Küsten Europas bis ins Mittelmeer [?] reicht, und kommt bei uns wohl auch schon nur noch in seinen kleineren Wuchsformen vor, so daß zu erwarten ist, daß die in der Kieler Bucht lebenden Exemplare bereits zu den kleinsten gehören, die es überhaupt gibt.

Wie die Lucernarien „ursprünglich“ in unser Gebiet gekommen sind, läßt sich mit den heute zur Verfügung stehenden Zeugnissen nicht entscheiden. Ihre Verwandtschaft bewohnt in weit größeren Individuen und wohl auch weit reicherer Anzahl die arktischen Gebiete, und sie selbst gehören (mit Ausnahme der primitivsten Formen) zu den so ziemlich am weitesten nach S vorgeschobenen Posten der ganzen Sippe; mehr läßt sich vorläufig mit gutem Gewissen nicht sagen.

b) *Semacostomea*. — *Pelagia perla* ist ein atlantisches Hochseetier, das zuzeiten in beträchtlichen Schwärmen an der W-Küste Irlands und Schottlands erscheint (BROWNE 1900). Nach BROCH (1913) ist sie eine tropische und subtropische Spezies, die durch den atlantischen Strom nach N verfrachtet wird, bis die arktischen Ströme ihr Halt gebieten. Sie wird daher über den Neufundland-Bänken vermißt und ist ein seltener Gast in den norwegischen Gewässern. DELAP (1906) notiert für Valencia Harbour in Irland mehrfach (1902/04) kleinere oder größere Schwärme vom VIII. ab bis in den XII. hinein. FORBES fand sie 1846 in der Mounts Bay in Cornwall. HAECKEL fing sie zu wiederholten Malen an der französischen Küste (im Herbst 1878), an der S-Küste der Bretagne bei St. Nazaire und an der W-Küste der Normandie bei Granville; auch bei der Überfahrt von Queensborough nach Vlissingen beobachtete er sie (im IX. 1876), sah wenigstens „einen orangefelben Pelagien-Schwarm, der jedenfalls dieser Art angehörte“. HAECKEL zweifelt auch nicht, daß die holländische *Medusa perla* von SLABBER zu dieser Art gehört. Nach diesen Feststellungen käme also das Tier nur im SW-

Winkel unseres Gebietes, im Kanal und in den Hoofden, vor, und tauchte dort auch nur im Herbst auf. Dieser kurze Vorstoß eines zumeist aus den Subtropen kommenden Hochseebewohners in die Nordsee ist vielleicht so zu verstehen, daß das Tier sich in dem wärmsten (im IX. $\pm 16^{\circ}$) und zugleich salzreichsten (35.00/00) Teile dieses Meeres gerade noch hält, bei weiterem Vordringen mit der Strömung aber an der sinkenden Temperatur und der zunehmenden Aussüßung zugrunde geht. Daß das Tier aber nicht auch noch in der ähnliche Bedingungen aufweisenden See um O-Schottland auftritt, mag daher kommen, daß es durch den am N-Teile der Nordsee vorüberziehenden Arm des Golfstromes festgehalten wird (und dann vor der Küste von Norwegen, dem nördlichsten Gebiete, das sie erreicht, zugrunde geht).

Chrysaora hysoscella wird bereits ein ständiger Bewohner der Nordsee sein. Wenn im IX. die blauen Cyaneen seltener werden, erscheint für einige Wochen bei Helgoland *Chrysaora*, sagt HARTLAUB (1894). Im Spätsommer 1892 fand sich nicht ein einziges Exemplar. Im IX. 1893 waren sie wieder wie gewöhnlich in ziemlicher Menge da, und verschwanden Anfang des X. wieder (HARTLAUB 1894). F. E. SCHULZE sah bereits am 26. VIII. eine bei Helgoland; auch GRIMPE kennt sie aus dem VIII. von dort her. Auch HAECKEL nennt sie für Helgoland und beobachtete im IX. 1878 im Kanal bei Granville (Normandie) einen großen Schwarm dieser Art. Bei Liverpool, dem Ozean zu, tritt sie, nach BREYLEY, selten, nach WALKER häufig auf. Im Valencia Harbour ist sie in der Mitte des Jahres sehr häufig (BROWNE 1900), Ende des V. und im VI. schon sehr gemein, häufiger noch im VII., und immer erscheinen zuerst Junge, dann Alte (DELAP 1906). Ist es auch wahrscheinlich, daß die Art ständig in der Nordsee lebt, so deuten doch die von VANHÖFFEN (1906) zusammengestellten Fundorte (Küsten des Kanals, Helgoland und Skagerak — und vielleicht sogar auch Ostsee) ebenso wahrscheinlich einen Weg an, auf dem die Nordsee durch sie alljährlich immer wieder neu besiedelt wird. *Pelagia* gegenüber erweist sich *Chrysaora* als härter, als widerstandsfähiger gegen sinkende Temperatur und abnehmenden Salzgehalt.

Die Cyaneen der Nord- und Ostsee hängen durch den Kanal und durch den nördlichen Eingang der Nordsee mit denen des offenen Ozeans zusammen. Die blaue *Cyanea* ist, nach HARTLAUB (1922), rein europäisch und hat nur eine beschränkte Verbreitung. Sie „fehlt“ in der Ostsee, kommt aber im Kattegat vor und ist im übrigen an den Küsten der Nordsee, vor allem aber rings um Großbritannien heimisch. Die gelbe *Cyanea* kommt außerdem auch in der Ostsee vor. Sie erreicht in den nördlichsten Gegenden bis zu 1 m Durchmesser, bleibt aber um Helgoland kleiner, wird höchstens 350 mm groß. Die blaue hat einen noch geringeren Durchmesser, 200 bis 300 mm, und erscheint (VANHÖFFEN 1906) jener gegenüber frühreif, da bei einem Exemplar von nur 43 mm Durchmesser die Gonaden bereits eben so lang waren wie die Mundarme. Im allgemeinen gilt der Satz, daß die Cyaneiden, je näher der Arktis sie leben, desto größer sind. Wie die Cyaneen „ursprünglich“ in unser Gebiet gekommen sind, läßt sich mit den heute zur Verfügung stehenden Zeugnissen nicht entscheiden. Ihre Verwandtschaft bewohnt in

weit größeren Individuen und in viel dichteren Schwärmen die arktischen Gebiete, sie selbst sind die am weitesten nach Süden vorgeschobenen Posten ihrer Sippe, mehr läßt sich mit gutem Gewissen nicht sagen. Aber vielleicht läßt sich noch einmal entscheiden, ob und wieweit die heutige Cyaneen-Bevölkerung der Nord- und Ostsee Lokalrassen vorstellt.

Die Aureliinen, vertreten durch die einzige und sehr variable Gattung und Art *Aurelia aurita*, bewohnen die Schelfsee aller Ozeane zwischen 40° S und 70° N. Das Bild der Verbreitung ihrer Rassen dürfte ständig verwirrt werden durch die zahllosen Gelegenheiten, im Polypenzustande verschleppt zu werden: immerhin läßt sich in der Verteilung der Rassen noch einigermaßen deutlich von O nach W — begonnen bei Ostsee und Schwarzen Meere — eine Regel erkennen. Die 2 × 4 in Mund- und Septenkreuz sich besenartig verbreiternden Radialkanäle haben unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem Zentrogaster 3 Äste bei der Ostsee-Form (und wohl auch der des Schwarzen Meeres) (Fig. 22), 5 bei der W-europäischen Form (und der der Adria), 7 bei der der O-Küste Amerikas (Fig. 23), 9 bei der maldivischen Form im Pazifischen Ozean, 7 wiederum im Persischen Golfe und nur 5 noch am Kap der guten Hoffnung. Es liegt also unverkennbar eine Steigerung in dem Auftreten der Rassen von O nach W vor. In den beiden süßwasserreichsten Randmeeren Europas lebt die primitivste, und vor der Küste von Japan und China die differenzierteste Rasse. Der Indische Ozean lenkt den Formenkreis wieder zu dem Ausgangspunkte zurück. Wenn das richtig gesehen ist, so ist zu erwarten, daß auf Brackwasserbezirke beschränkte Aurelien ganz so wie die der Ostsee (und des Schwarzen Meeres) nur 3 Äste an den rhopalaren Radialkanälen haben. Das trifft für die durch BROWNE (1901) bekannt gewordenen Aurelien aus dem Ästuarium des Rivers Tamar zu. Alle in diesem Ästuarium geborenen Aurelien werden durch die Tiden im Tamar und seinen Nebenflüssen zusammen- und zurückgehalten, so daß sie nie in den freien Plymouth Sound gelangen. Sie ähneln auffallend den Aurelien der Ostsee.

c) *Rhizostomeae*. — Die Rhizostomeen sind Schelfsee-Medusen der warmen Meere. Die reichste Entfaltung an Arten zeigt das größte tropische Schelfseegebiet der Erde, das indoaustralische, jenes Gebiet, das (wenn WEGENERS Lehre von der Verschiebung gewisser Kontinente richtig ist) zugleich auch das älteste von Rhizostomeen besiedelte Gebiet, also die Urheimat der Rhizostomeen ist. Dort lebt unsere *Rhizostoma octopus* nicht. Vielmehr ist sie gerade auf den Ozean beschränkt, der nur sehr wenige und nur abgewanderte Rhizostomeen-Formen beherbergt, auf den Atlantischen, und geht in diesem am allerweitesten unter allen ihren Verwandten nach N. Sie geht am O-Rande dieses Ozeans von der schmalen afrikanischen Schelfsee auf die geräumigere europäische über und dringt dort bis Schottland, Oslofjord und Ostsee vor. Der Weg, auf dem sie Nord- und Ostsee besiedelt, dürfte derselbe sein, auf dem auch *Chrysaora* eingezogen ist, der Weg der Strömung durch den Kanal, der Weg, den auch — heute wenigstens (die Vorzeit kümmert uns hier nicht) — alle übrigen Medusen gehen und den sie immer so weit verfolgen, als ihnen Salzgehalt, Temperatur und Dichte des Wassers noch zuträglich sind

3. Vertikale Verbreitung. — Wenn auch alle Scyphozoen unseres Gebietes zumeist nur aus der Nähe der Oberfläche des Meeres gemeldet worden sind, so muß doch als ihr Lebensbezirk in der Nordsee die gesamte Wassermasse, von der Oberfläche bis zum Boden, gelten, und in der Ostsee die ganze obere Schicht ausnutzbaren Wassers. Denn wenn auch die Quallen, zur Reifezeit, die nahrungsreichste, bestdurchwärmte und bestdurchlüftete Wasserschicht aufsuchen, so muß sich doch ihre Brut immer sehr bald, ohne lange zu wählen, auf einer sicheren Unterlage festsetzen, als welche sich ihr wohl in den meisten Fällen nur der Boden darbietet. Und wenn wir bisher gewohnt waren, die polypoiden Formen nur in der Nähe der Küste zu suchen, so beweist die überraschende Auffindung des *Craterolophus* auf der Großen Fischerbank (THIEL 1927), wie das Vorkommen großer Lucernarien in den Straßen von Spitzbergen (KÜKENTHAL 1889, HARTLAUB 1898) und noch mancher andere Fund nur, daß wir uns bisher noch nicht genügend um die vertikale Verbreitung gekümmert haben. Ist die Vorstellung von der ständigen Einschleppung neuer Lucernariiden vom Kanal her richtig, so wird sich unterhalb der von dort kommenden Strömung auf hinreichend festem Grunde noch manche Lucernariiden-Siedelung auffinden lassen. Die Erbeutung der großen *Lucernaria quadricornis* auf steinigem Grunde bei Spitzbergen (ANTIPA 1891, THIEL 1927) deutet ja darauf hin, daß wir nicht immer nur auf Algen oder Zosteren nach Lucernariiden suchen dürfen. Ebenso wäre der Boden der Tiefenströme, die von Skandinavien her in die W-Ostsee eindringen, nach ihnen zu durchforschen. — Einzig die Hochsee-Meduse *Pelagia* dürfte sich in allen Formen ihres Daseins ganz auf die oberste Schicht des Meeres beschränken. Von den übrigen Schwimmern mag gelten, was CORI (1928) über die adriatischen Medusen sagt: sie schienen im allgemeinen im tieferen Wasser zu treiben; denn im Inhalte der am Grunde fischenden Schleppnetze fänden sich oft solche Tiere, während sie zur gleichen Zeit in den oberflächlichen Wasserschichten vollständig fehlten.

Bewegung 1. Bewegungsformen. — a) *Lucernariida*. Man findet die Lucernarien meist so angeheftet, daß der Mund entweder nach unten gewendet ist oder die Achse in horizontaler Lage steht. Sie vermögen sich mit Hilfe der Randpapillen und Tentakeln vom Orte zu bewegen, indem sie sich mit diesen anheften, dann den Fuß loslassen, um ihn auf der anderen Seite wieder anzusetzen usw. (TASCHENBERG 1877). Oft findet man Lucernarien mit Haftscheibe und Randankern zugleich an *Zosterablättern* haften, zumal wenn ihnen, bei Ebbe, Gefahr droht, von dem Sturme fortgerissen zu werden (WIETRZYKOWSKI 1912). Wenn *Haliclystus auricula* in Japan 20 mm Länge erreicht hat, scheint er seinen Wohnsitz, das *Sargassum*, zu verlassen und auf *Zostera* überzusiedeln; jedenfalls fand UCHIDA (1929) immer nur kleinere Tiere auf der Alge und größere auf dem Seegras.

Berührt man bei *Lucernaria quadricornis* die sehr irritablen Tentakel, so beugen sie sich zur Seite oder verkürzen sich, oder es wird der ganze Arm gegen den Mund gebeugt. Bei starker Reizung irgendwo am Körper krümmen sich alle Arme schraubenförmig gegen

den Mund und das ganze Tier zieht sich zu einem Klumpen zusammen. Rührt man die Tentakel mit einer Nadel an, so hängen sie sich an der Nadel so fest, daß man das Tier an ihr aus dem Wasser herausheben kann (SARS 1846). An *Lucernaria quadricornis* aus der Kieler Förde hat SIEDENTOP (1926) das folgende ermittelt: „Im Aquarium sitzen die Tiere entweder auf Pflanzen oder an der dem Lichte zugekehrten Glaswand. Die Glocke hängt schräg nach unten ins Wasser und ist weit geöffnet, wenn die Tiere nicht beunruhigt sind. Es zeigen sich hin und wieder Kontraktionen von Rand- oder Längsmuskeln; jedoch sitzen manche Tiere auch vollkommen still. Spontane Kriechbewegungen sind sehr selten; Tiere, die gereizt worden sind, kriechen dagegen öfter. Man kann bei *Lucernaria* 3 Arten von Ortsbewegungen unterscheiden: 1. das Kriechen auf den Armspitzen, 2. das Kriechen auf der Stielsohle, 3. spannerartige Bewegungen. Das Kriechen auf den Armspitzen erfolgt durch Dehnung, Anheftung und darauffolgende Kontraktionen eines Armpaares und Nachziehen des sich passiv verhaltenden Körpers. Jedes Armpaar wirkt meist als physiologische Einheit, jedoch kann auch ein einzelner Arm eine Ortsveränderung bewirken. Nach Durchschneidung der Randmuskeln ist die Kriechbewegung noch möglich, doch ist die Kontraktion der Arme behindert. Die Lucernarien zeigen keine Bewegungskoordination der Arme untereinander.“ „Das Kriechen auf der Stielsohle kommt außerordentlich selten vor und geht nur sehr langsam. Der Weg, der in 1 Tag zurückgelegt wird, beträgt etwa 1 bis 2 mm.“ Über die Art, wie *Haliclystus* im Kanal an den Algen sitzt, gibt MÉHEUT (1913) eine Anzahl guter Bilder. Den japanischen *Haliclystus auricula* sah UCHIDA (1929) im Freien meist mit dem Munde nach unten hängen, im Aquarium aber sich nach oben richten. Wird *Haliclystus auricula* plötzlich belichtet (UCHIDA 1929), so kontrahiert er schnell Stamm und Tentakel, dehnt sich aber nach wenigen Min. langsam wieder aus. *Lucernaria campanulata* ist (LAMOUROUX 1815, LEUCKART nach TASCHENBERG 1877) gegen Lichtaffekte unempfindlich.

b) Der *Scyphopolyp* bewegt sich bei der Podozystenbildung (Fig. 34) gleich der *Hydra* (HÉROUARD) oder auch durch stoloartige Fortsätze von der Stelle (HADŽI 1912).

c) Die Lokomotion der Quallen geschieht nach dem Prinzip des Wasserstrahlpropellers. Das dazu erforderliche Wasser wird in die Schirmhöhle aufgenommen und dann durch Zusammenziehen des Schirmes wieder herausgepreßt. Durch die Reaktion des nach hinten getriebenen Wassers wird der Körper vorwärts getrieben. Öffnet darauf das Tier den Schirm wieder, so verlangsamt sich die Bewegung. Der Druck, den das Wasser durch die konkave Hinterfläche erfährt, ist weit energischer als der Widerstand, den die konvexe Vorderseite findet. Es ist also selbstverständlich der Impuls nach vorwärts weit stärker als die Retardierung durch das Öffnen (MÜLLENHOFF 1885). Der Rückstoß wird in seiner Wirkung des Näheren bestimmt durch die äußere Gestalt des Schirmes, durch die federnde Kraft seiner Gallerte, durch die Geräumigkeit der Schirmhöhle, durch die Breite der zirkulären Muskeln und durch die Innervierung der Muskelfasern. Je mehr der Schirmrand verengert werden kann und je mehr Wasser bei einer Kon-

traktion aus der Schirmhöhle ausgestoßen werden kann (*Carybdea*), desto gewandter schwimmt die Meduse. Je offener der Schirm, je flacher also die Meduse ist (*Aurelia* — *Haliclystus*), desto geringer ist die Schwimmfähigkeit des Tieres.

Die Schwimmbewegungen akraspeder Medusen sind bisher nur wenig (v. UEXKÜLL 1901, 1921, FRÄNKEL 1925) analysiert worden. Bei *Rhizostoma* lassen sich (FRÄNKEL 1925) „2 Bewegungstypen unterscheiden: manche Individuen schwimmen geradlinig, andere in gebogenen Bahnen. Die erste Gruppe entspricht der Darstellung v. UEXKÜLLs von 1901: „Die Bewegungsrichtung von *Rhizostoma* (in Neapel) wird ausschließlich durch die Form der Tiere bestimmt. Ihr gewölbter Schirm läßt sie leicht von Hindernissen abgleiten oder durch den Gegenstoß im rechten Winkel abprallen.“ Der zweite Teil des Satzes bedeutet (FRÄNKEL 1925), „daß entsprechend dem Reflexionsgesetz die Medusen von Hindernissen in demselben Winkel, in dem sie aufstoßen, abprallen. Diese Art der Reflexion erklärt sich hauptsächlich dadurch, daß die Gallerte überaus fest und elastisch ist und außerdem die Form der Glocke nahezu der einer Halbkugel gleichkommt. Die Bewegung geschieht in einem Aquarium von genügender Größe stets in geradliniger Bahn, und die Richtung ist immer von dem Winkel bestimmt, den die Reflexion vom letzten Hindernis dem Tiere vorschrieb. Für die Geradlinigkeit der Schwimmbahn sorgt offenbar der Magenstiel, der passiv als Steuer dient und durch seine Trägheit die Bewegung in einer Richtung unterstützt. Dies konnte ich deutlich machen, daß die Glocke nach Abscheiden des Magenstieles schwankte und eine geradlinige Bahn nicht mehr einzuhalten vermochte. In der Natur beobachtete ich vielfach, daß denn auch diese Medusen weite Strecken in geradliniger Bahn schwimmen. In einem Falle folgte ich mit dem Boot einer großen *Rhizostoma* über eine Viertelstunde lang. Das Tier schwamm stets in etwa 1 m Tiefe in genau horizontaler Richtung. Sehr oft streichen sie dicht unter der Oberfläche entlang, wobei der Rand von Zeit zu Zeit den Wasserspiegel berührt.“

„Der zweite Bewegungstyp (gebogene Bahnen) schließt sich eng dem eben geschilderten an, wobei wir an den Satz v. UEXKÜLLs anknüpfen, daß die Bewegungsrichtung ausschließlich durch die Form des Tieres bestimmt ist. Wir sehen manchmal eine *Rhizostoma* im Aquarium auch in gebogenen Linien schwimmen, bald vollführt das Tier Kreise, bald wechselt es mitten im Schwimmen die Bewegungsrichtung spontan, ja sogar Spiralen treten auf. Die Deutung dieser Beobachtung hat zu der Frage geführt, ob die Medusen einer aktiven Richtungsänderung fähig sind, was BAGLIONI in Anlehnung an die Auffassung EIMERS, wonach die Kontraktionen der „Willkür“ unterworfen sind, im Gegensatz zu v. UEXKÜLL bejaht. Für LEHMANN (1923) dient diese Beobachtung als Stütze gegen die Statozystenhypothese. Er schreibt: „Die Tiere *Cyanea* und *Chrysaora* schweben nicht nur in ihrer Normallage, sondern bewegen sich in allen möglichen Richtungen durch das Wasser. Bald sieht man sie in der Horizontalebene schweben, bald beschreiben sie Kurven, ja sogar Kreise oder bewegen sich in einer zur Vertikalen geneigten Ebene.“ Die Lösung ist bei *Rhizostoma* überaus einfach. Betrachten wir eine solche

(Bogen schwimmende) *Rhizostoma* aufmerksam, so bemerken wir, wenn wir sie nach allen Seiten drehen, stets eine Asymmetrie des Baues. Woher diese stammt, kann zunächst gleichgültig sein. Wir können sie uns ebensogut durch ungleiche Bedingungen, denen die Meduse in ihrer Entwicklung am Scyphopolypen ausgesetzt war, als auch durch mechanische Einwirkungen auf das erwachsene Tier (Unglücksfälle) erklären. Stets ist eine Asymmetrie der Glocke festzustellen. Nun wissen wir von LEHMANN, daß die Medusen immer nach der Seite der höheren Glockenwölbung abweichen. Faßt man also die Seite der höheren Glockenwölbung ins Auge, dann werden alle Abweichungen klar. Wir können ohne weiteres voraussagen, daß die Meduse in diesem Augenblicke die Richtung nach unten nehmen bzw. einen Bogen nach rechts schlagen muß usw. Kommt hierzu noch die Drehung um die Längsachse, die sowohl durch die Asymmetrie des Baues als durch äußere Ursachen hervorgerufen sein kann, dann muß natürlich die Bewegungsform die einer Spirale sein.“ „So lassen sich alle Bewegungsformen von *Rhizostoma* auf ein Schema zurückführen.“ „Unverständlich bleibt nur (meint FRÄNKEL) die Beschränkung ihrer Verbreitung auf die obersten Wasserschichten“, ein Satz, der jedoch auf unzureichender Erfahrung beruht.

„Während man früher glaubte, daß die Medusen nur rhythmisch schlagen (pulsieren) könnten, fand BOZLER, daß sie auch gewisse variierte Bewegungen ausführen vermögen. So beschreibt er bei *Pelagia* eine ‚langsame Bewegung‘: ein Teil des Schirmes kann sich eine Zeitlang einseitig stärker wölben und den Rand einschlagen. Das kann zuweilen mehr als 1 min dauern. Die Mechanik dieses ‚Tetanus‘ beruht auf einer rhythmischen Folge der Einzelsuckungen der einzelnen nebeneinander liegenden Muskelfasern. Derartige Wellen pflanzen sich vom Zentrum nach der Peripherie durch die Ringmuskelschicht radiär fort. Ehe die erste Welle den Rand erreicht hat, entsteht zentral eine neue, so daß der Tetanus gleichzeitig durch 3 bis 5 Wellen unterhalten wird. Jede Welle braucht 3 sec, um sich über die 30 mm breite Muskelzone auszubreiten. Man könnte von einem Sukzessiv-Tetanus reden“ (JORDAN 1929).

„Wenn man die Randorgane (d. h. die Sinnesorgane zusamt den Nervenmassen des Randes) entfernt, so tritt bei *Rhizostoma* eine sehr starke Verlangsamung des Schlages auf, und auch bei *Pelagia* konnten spontane Schwimmbewegungen nachgewiesen werden. Bei der intakten Meduse handelt es sich um das folgende: Die Randorgane haben für den Rhythmus leitende Eigenschaften; d. h. sie führen den anderen Teilen des Schirmes rhythmische Erregung zu. Die Ursache dieser Erregung in den Randorganen ist nicht hinlänglich bekannt“ (JORDAN 1929). Vergl. auch BOZLER (1927) und HANSTRÖM (1928).

2. Wanderungen. — „Viele Medusen“ (HAECKEL 1890) „sind splanipelagisch, steigen nur in einzelnen Monaten (behufs Fortpflanzung?) an die Oberfläche und bringen den größten Teil des Jahres in der Tiefe zu.“ „Die ungeheuren Schwärme, in denen die Medusen zeitweise auftreten, in Millionen von Personen dicht zusammengedrängt, sind allen seefahrenden Naturforschern bekannt.“ „HENSEN begegnete in der Nordsee einem Schwarme von *Aglantha*, dessen Personenzahl er auf 23.5 Bil-

lionen berechnete. Die Ausdehnung dieser Scharen war so groß, daß „der Gedanke, zufällig in einen Schwarm dieser Tiere hineingeraten zu sein, aufgegeben werden mußte“. In solchen Fällen erscheint das ganze Meer ein paar Tage — oder selbst Wochen — hindurch voll von Medusen, und dann wieder können Wochen oder selbst Monate vergehen, ehe man einem Individuum begegnet. Die Ungleichmäßigkeit der Erscheinung, das »Launenhafte dieser reizenden Schönen« — oder mit anderen Worten: die Abhängigkeit von vielen verschiedenen uns großenteils unbekannten Ursachen — tritt uns in dieser Tiergruppe besonders auffallend entgegen, weshalb ich hier, auf Grund vielfacher eigener Erfahrungen, besonders darauf aufmerksam machen wollte.“ In solchen, von Polemik freilich nicht ganz unbeeinflussten Worten gibt HAECKEL die Eindrücke wieder, die zu seiner Zeit über die Erscheinung der Schwarmbildung der Medusen herrschten, Eindrücke, die, nur wenig verändert, auch heute noch jeder hat, der die Erscheinungen ruhig auf sich wirken läßt. So sagt JAMES JOHNSTONE (1908) bei der Schilderung eines »Plankton-Kalenders« der englischen Gewässer: „In den Sommermonaten treiben große Schwärme von Medusen an der Oberfläche des Meeres. Zuerst erscheint *Aurelia* als der gemeinsten eine, späterhin tritt *Rhizostoma* auf. Man kann meilenlang durch einen Schwarm von Aurelien fahren, der so dicht zusammengepackt ist, daß die See ganz rötlich gefärbt erscheint. Wenn das Netz heraufgeholt wird, ist es voll von dieser Meduse, und große Arbeit ist erforderlich, es an Bord zu bringen, und wenn es endlich auf Deck ist, ist viel Schaufeln nötig, die schlabberige Medusenmasse wieder über Bord zu werfen.“ — *Aurelia* sah MÖBIUS in der Kieler Bucht so dicht geschart, daß Boote nur mit Schwierigkeiten hindurch zu bringen waren und zwischen sie gestoßene Ruder aufrecht zwischen ihnen stehen blieben. KRÄMER zählte am 3. VII. 1896 auf einer Fahrt von Wilhelmshaven nach Norwegen die Aurelien vor Lindesnæs und berechnete, daß auf je 300 qm 1 Stück kam; Ende des VII. fand er bei Stavanger auf 720 qm 1, und tags darauf schon auf 80 qm 1 *Aurelia*. In der Kieler Bucht verschwindet *Aurelia* im Spätsommer mehr als *Cyanea* (MEYER & MÖBIUS 1862). An der belgischen Küste erscheint sie regelmäßig, aber durchaus nicht so häufig wie in der Ostsee (VAN BENEDEN 1866).

Cyanea capillata tritt an der belgischen Küste keineswegs „in bandes“ auf, „du moins nous n'en avons jamais observé que des individus isolés“ (VAN BENEDEN 1866). An der norwegischen Küste treten diese herrlichen Riesenmedusen in solchen Scharen auf, daß die Oberfläche des Meeres meilenweit von ihnen bedeckt wird, wie HARTLAUB (1913) an schönen Sommerabenden beobachtete. In der Kieler Bucht begegneten MEYER & MÖBIUS (1862) am 14. XII. noch vielen Exemplaren mit weißen Embryonalmassen. — *Cyanea lamarki* tritt bei Helgoland zur Sommerzeit in ungeheuren Scharen auf (HARTLAUB 1922).

Chrysaora. „Im Spätsommer, besonders im September, erscheinen alljährlich im Plankton der Nordsee Scharen der *Chrysaora*. Ganz vereinzelt wurde sie auch in der Ostsee beobachtet (HARTLAUB 1913). Bei Ostende sah sie VAN BENEDEN (1866) oft, im Herbst; in der Bai von Kirkwall sah BUSCH (1851) große Scharen von ihnen.“

Pelagia erschien am 10. VIII. 1903 als großer Schwarm im Hafen von Valencia zusammen mit *Thalia mucronata* (DELAP 1906); kleine Schwärme wurden 1902 und 1904 beobachtet; früher, 1899, und später, 1905, wurden überhaupt keine Tiere gesehen (DELAP 1905, 1906). „Sogenannte Schwärme wurden“ (auf einer Reise in den Großen Ozean) „besonders bei Pelagien und Porpiten beobachtet. Etwas weniger deutlich war die Streifenbildung bei *Pelagia*, immerhin aber erkennbar. An den dichten Stellen kamen hier bisweilen etwa 5 Individuen auf 1 cbm. Der Pelagien-schwarm vom 18. III. im Roten Meer war wenigstens 45 km lang“ (DAHL 1896).

Rhizostoma sah VAN BENEDEN im XI. und XII. 1865 nach jeder Flut den Strand von Ostende buchstäblich bedecken; im übrigen kommt sie nur unregelmäßig dort vor. Im Valencia Harbour wurden 1903 im IX. 1 großes, im X. 3 kleine Exemplare gesehen, 1905 im VIII. einige, und sehr viele im IX. und X. beobachtet (DELAP 1906). Durch schätzungsweise Zählung berechnete CORI (1928) einmal, daß 40 000 *Rhizostoma* auf 1 qkm im Golfe von Triest kamen, soweit man diese Tiere in den oberflächlichen Wasserschichten sehen konnte.

Die Deutung dieser Vorgänge war noch um die Mitte des vorigen Jahrhunderts, trotz des positivistischen Wissenschaftsideals der Zeit, stark von Poesie durchsetzt: CARL VOGT (1848) wie M. J. SCHLEIDEN (1866), der eine immerhin noch etwas nüchterner als der andere, sahen die „immer geselligen Medusen“ an die Oberfläche kommen, um „müßig und munter im Sonnenstrahl zu spielen“, und etwa erst ein LOUIS AGASSIZ (1862) sah den Sinn des plötzlichen Erscheinens einer Menge von Medusen an einem gegebenen Orte in Brutinstinkten, darin, daß die Geschlechter einander suchen. (Doch beachte man das Fragezeichen HAECKELS noch von 1890; s. oben S. III. d. 44.) Die neuere Forschung betont in erster Linie, daß die Quallen „Strömungsweiser“ sind (ALFRED WALTER 1891). „Wenngleich diese Tiere selbst Schwimmbewegungen ausführen, so handelt es sich dabei doch nicht um ein aktives Wandern, vielmehr sind es die Meeresströmungen, welche sie passiv mitnehmen. Innerhalb dieses vorgeschriebenen Weges machen sie noch ihre eigenen Wege in Form von aneinander gereihten Schleifen.“ „Diese Tiere machen somit unter dem Einflusse des Küstenstromes eine förmliche Rundreise um die Adria.“ „In gewissen Gebieten läßt sich direkt ihre Wanderung nach N beobachten“ (CORI 1928). Genau genommen handelt es sich also nicht um eigentliches Wandern, sondern um Gewandert-werden, um Transportierung.

Sind die Quallen aber Planktonten, so muß ihre Formierung zu Schwärmen mit der statistischen Methode der Planktologie betrachtet werden. — Dabei ist stets genau festzustellen, in was für einer Art von Strömung die Tiere auftreten, ob in einem der großen weithin tragenden Ströme oder in einer Korrente, — ob es sich um Tiere handelt, die zu derselben Zeit geboren und unter den gleichen Lebensbedingungen herangewachsen sind (um Polytokie, mit HENSEN zu reden, um „eine starke Vermehrung durch Zeugung“), oder ob sie nur mit anderen Organismen und allerlei sonstigen Gegenständen auf eine noch nicht näher erforschte

Weise zusammengeschwemmt worden sind. Stehen die „Korrenten“ oder die „öiligen Streifen“ — ganz oder nur zum Teile — mit dem Sogstrom in Beziehung, so würde sich dadurch wohl erklären, daß die Aurelien in der Ostsee häufiger in Küstennähe in Schwärmen auftreten als in der Nordsee, wo die großen Strömungen und die Tiden die klare Entwicklung des Sogstromes stören.)

„Jeder, der eine größere Fahrt durch den Ozean macht, ist imstande, zur Lösung dieses Problems [durch Zählung der Tiere] beizutragen“ (DAHL 1896). Rein auf statistischem Wege wird die Frage aber doch nicht zu lösen sein. Klar werden wir erst sehen, wenn wir die intime Fitness, die zwischen den tausendfältigen Eigenschaften des Meeres und den tausendfältigen Lebenserscheinungen der Quallen besteht, gründlicher erkannt haben, als das heute schon der Fall ist. Das wird noch viel Mühe kosten.

Stoffwechsel

1. Art der Nahrung; Nahrungsquellen; Nahrungserwerb. — *Lucernaria quadricornis* lebt (nach Beobachtungen bei Bergen, SARS 1846) auf Meerespflanzen, um dort auf die ihr von Natur angewiesene Nahrung zu fahnden, die in allerhand kleinen Gastropoden besteht, die in großen Mengen auf den Seepflanzen herumkriechen, besonders *Rissoa* und *Lacuna*. „Fast alle die Lucernarien, welche ich in Gefäßen mit Seewasser angefüllt nach Hause brachte, geben nach einiger Zeit die leeren Schalen dieser Schnecken durch den Mund von sich.“ Sie tupfen die Schneckchen mit den Tentakelquasten auf, worauf der ganze Strahl mit der anhängenden Schnecke gegen den Mund gebracht wurde, indem die anderen Strahlen ebenfalls sich nach innen beugten, so daß die Schnecke schwerlich entkommen könnte. Auch Amphipoden werden verseist. TASCHENBERG (1877) fand sehr häufig Gammariden im Magen, von denen auch FABRICIUS berichtet; KOROTNEFF nennt Copepoden und Rhizopoden als Nahrung. In der großen spitzbergischen *Lucernaria* fand ANTIPA (1891) als Mageninhalt „neben den Geschlechtsprodukten merkwürdigerweise bis über 20 mm große Muscheln (*Pecten*, *Saxicava* usw.), bei denen sowohl die Weichteile wie die Schale halb verdaut aussahen. Ebenfalls traf ich kleine Ophiuriden an, von deren Armen ich kleine, halb verdaute Stücke bis tief in die Radialtaschen hinein vorfand.“ Die Nahrung des *Haliclystus auricula* in Japan besteht (UCHIDA 1929) aus Amphipoden und kleinen Gastropoden. Ernährung physiologisch mag auch der Fund von Bedeutung sein (KRUMBACH 1925), daß sich *Haliclystus* und *Craterolophus* von Helgoland durch Anätzen der Algen, auf denen sie leben, in Besitz der Farbstoffe sowohl wie des Zuckers der Algen setzen (s. S. III. d 35). Es wäre sogar denkbar, bedürfte aber unbedingt erst der Untersuchung, daß ein wie ein *Fucus* gefärbter *Craterolophus*, außen braun, innen grün, mit Hilfe der entliehenen Farbstoffe eine ähnliche Synthese ausführte, wie sie nach den WILLSTÄTTERSchen Anschauungen das Chlorophyll der Alge im Lichte durchführt, wenn auch nicht in so weitem Umfange. Die Funktion der Gastral tentakel scheint zu sein (TASCHENBERG 1877), die durch den Mund aufgenommene Nahrung festzuhalten und ihr sodann den Nahrungssaft zu entziehen. Die Planula eines *Haliclystus* fixiert sich

(WIETRZYKOWSKI 1912) so gut wie niemals allein, sondern setzt sich mit 3 bis 20 anderen so dicht zusammen, daß sich die Partner durch gegenseitigen Druck polygonal abplatten und damit dem Blick als eine Einheit erscheinen (Fig. 28). Vereinzelt festgesetzte Larven gehen stets zugrunde, und auch noch Gruppen von 2 und 3 sind kaum lebensfähig. Erst zu größeren Einheiten zusammengeschlossen, sind sie imstande, Beutetiere, wie Nematoden, Rotiferen und Nauplien, die durchweg weit größer und kräftiger als sie selbst sind, zu überwältigen. Vielleicht, man müßte das einmal nachsehen, haben die Planulae statt der eigentlichen Nesselzellen auch nur erst Klebzellen: jedenfalls gelingt es einem Copepoden, von dem Fanglappen einer einzelnen *Haliclystus*-Planula, die 30-mal so klein ist wie er selbst, wieder loszukommen, während er einer Genossenschaft, die ihn packt und umstrickt, restlos erliegt. Aber obwohl alle Planulae einer Vereinigung am Fange und an der Überwältigung der Beute teilnehmen, hat doch nur eine den Profit davon: eine — welche, das entscheidet der Zufall, — saugt den Nauplius aus, und nur diese eine wächst heran, zum 3fachen, mehrfachen Umfang der anderen, der ganze Rest aber verhungert, geht ein.

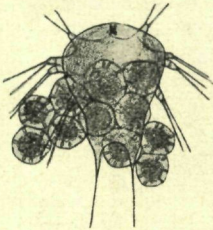


Fig. 28.
Haliclystus octoradiatus
(aus Roscoff), eine Gruppe von
Planula-Larven hat sich
zusammengesetzt, um gemeinsam
zu jagen; sie hat soeben einen
Nauplius erbeutet. — 90:1.
Nach WIETRZYKOWSKI 1912.

Scyphistomen von *Cyanea capillata* fand VAN BENEDEN (1866) leicht zu halten. „Ils sont carnassiers et très-voraces.“ Sie erinnern mit ihren Tentakeln an Spinnen im Netz. Sie greifen selbst ihnen an Größe weit überlegene Beutetiere an. Manchmal packen 2 Scyphistomen ein Beutestück zugleich an, etwa einen Wurm *Capitella*. Scyphistomen von *Cyanea lamarchi* lebten im Aquarium (DELAP 1905, Valencia Harbour) den Winter über von Copepoden, Sagitten und kleinen Hydro-medusen, zogen die Copepoden aber vor. Die Ephyren nahmen außerdem auch noch Fischeier an; später lebten sie nur von Medusen (*Phialidium*, *Euchilota*, *Laodice*, *Obelia*, *Corymorpha*) sowie von *Bolina* und zuweilen auch *Pleurobrachia*; *Tiara*, *Sarsia* und große *Beroë* lehnten sie ab. „Von Scyphistoma“ (der Kieler Bucht), schreibt RAUSCHENPLAT (1901), „habe ich 15 Exemplare untersucht, die am 15. XII. 1899 auf Seegras am Strander Grasberg gefangen worden waren. Eins war leer, im Innern der übrigen habe ich Ceratien im größerer oder sehr großer Menge gefunden. Vereinzelt waren auch kleine Ketten von *Melosira* und Sandkörnchen.“

Über die Art der Nahrung der Medusen fehlt es noch sehr an geordneter Erfahrung. Ephyren von *Pelagia* nahmen im Aquarium gern junge *Obelia* und gingen ein, als ihnen diese Nahrung nicht mehr beschafft werden konnte (DELAP 1906). Ephyren von *Aurelia* konnte DELAP 1906 im Aquarium (Valencia Harbour) gut mit sehr jungen *Obelia* und *Phialidium*, daneben auch mit kleinen Copepoden ernähren. Größer geworden nahmen sie nach einer kurzen Hungerzeit *Clytia* und *Limacina* und

gediehen auch dabei gut, bis auch diese Nahrung nicht mehr zu beschaffen war. Sie waren von etwa 5 auf 60 mm herangewachsen. Über *Pelagia* schrieb CARL VOGT am 20. XII. 1847 aus Nizza: „Wir haben noch nicht bemerken können, daß sie etwa mit ihren Fangarmen (den 4 Mundarmen), die übrigens so ziemlich unbeweglich erscheinen, oder mit ihren Fangfäden (den 8 Tentakeln) nach Nahrung umher angelten.“ Im Magen von *Pelagia noctiluca* traf EIMER (1878) „oft große Stücke von Algen: möglich, daß diese als Nahrungsmittel dienen, verdaut werden; zugleich mit ihnen hatten die Tiere aber sehr oft allerlei unverdauliche Dinge mit aufgenommen, Unrat, wie Stückchen Stroh u. dgl., welche offenbar nur mechanisch mit eingepumpt sein konnten. So bequem also auf der einen Seite die maschinenmäßige Nahrungsaufnahme unserer Tiere ist, so hat sie auf der anderen doch ihre Schattenseite, indem die angenehme Fähigkeit des Wählens der Nahrung damit nur in geringem Maße vereinbar sein mag.“ Selbst in einer der Erforschung der Nahrung der Tiere (aus der Kieler Bucht; RAUSCHENPLAT 1901) gewidmeten besonderen Studie wird über ein so häufiges Tier wie die *Aurelia* nur immer erst spärliches Material beigebracht. „Ob *Aurelia aurita* zu den Planktonfressern oder besser zu den Räubern zu stellen ist, will ich nicht entscheiden. Bei sehr vielen Exemplaren war die Untersuchung ergebnislos, bei einigen habe ich in den Radialkanälen — immer nur spärlich — kleine Klumpen gefunden, die von Ceratien und anderen Planktonorganismen (Copepoden, *Tintinnus acuminatus*, *Rhizosolenia styliformis*, *Dinophysis* usw.) gebildet wurden. Reste von höheren Tieren habe ich in den Exemplaren aus dem Sommer 1900 nicht bemerkt. Dagegen habe ich in einem dichten Quallenschwarm, den ich an einem Augusttage 1899 durchfuhr, viele gesehen, die einen braunen, 3 bis 5 cm langen Körper in den Magentaschen trugen. Bei näherer Betrachtung erwiesen sich diese als halbverdaute Heteronereiden.“

KELLER (1895) schreibt: „Die Lebensweise der Medusen ist eine räuberische; vermöge ihrer meist großen Schwimmfähigkeit gelangen sie in ergiebige Nährbezirke, wo sie allerlei kleines Getier, selbst kleinere Fische, erbeuten; die nesselnden Eigenschaften unterstützen sie dabei in hohem Grade.“ EHRENBURG (1836) fand bei Wismar „oft genug Individuen von *Aurelia*, deren Magen einen ganzen kleinen, schon halb verdauten Fisch, oder einen *Gammarus*, oder auch eine andere weniger bestimmbare größere Masse enthielt. In Gläsern aufbewahrt verkleinerten und zersetzten die Medusen diese Dinge in Zeit eines Tages im Magen, und die unverdauten oder unbehaglichen Überreste gingen sichtlich durch den Mund gewöllartig wieder ab.“ Durch Versuche mit Indigo bei Aurelien (s. S. III. d 32) kam EHRENBURG (1836) zu der Überzeugung, daß die Auffassung, wonach die Medusen nur eine einzige Darmöffnung hätten, falsch sei. „Wenn sich der strahlenförmig verästelte Darm mit Indigo stark angefüllt hatte, so ließen sich am Rande 8 große blaue Punkte erkennen, die gerade in der Mitte zwischen je 2 der 8 braunen Randkörper waren. Schon früher hatte ich Anhäufungen von Rädertierhüllen und kleinen Muschelschalen in erweiterten Stellen des Randgefäßes zuweilen bemerkt. Jetzt überzeugte ich mich, daß an jenen Stellen Öffnungen waren und daß mithin jede Meduse 8 Afteröffnungen besitzt, ... und sah,

daß der braune Inhalt teils aus Bacillarien-Schalen, teils aus den Hülsen von Rädertieren, teils aus kleinen Krebsfragmenten oder jungen Muscheln bestand.“

Aus Niendorf (holsteinische Ostseeküste) meldet EIMER (1878) die folgende Beobachtung. „Auffallend war mir die Menge von fröhlich lebenden Teilstücken ohne Spur von Mund und Magen. Aus dieser Menge zu schließen, müssen die Aurelien entweder im Freien lange ohne Nahrung leben können, oder es muß die letztere in Gefäßöffnungen der Bruchstellen des Körpers eingepumpt werden. In der Tat fand ich in einzelnen Fällen halbverdaute Nahrung in einzelnen Haupttriärgefäßen solcher mund- und magenlosen Krüppel.“

Weit weniger bestimmt sind die Angaben über geformte Nahrung bei *Rhizostoma*. „Da dem erwachsenen *Rhizostoma* ein Mund fehlt, so nehmen alle Autoren an,“ schreibt BRANDT (1870), „daß die Nahrungsaufnahme nur durch die Tentakeln [die Saugkrausen] vor sich gehen kann. Doch auf welchen physikalischen oder mechanischen Grundsätzen diese Aufnahme vonstatten geht, bleibt dunkel. Man hat hierbei besonders auf die Kapillarität der Gefäße der Saugarme hingewiesen. Möglicherweise wirkt auch die Kontraktilität der Gefäße in den Armen mit — (die Kontraktilität scheint bisher freilich erst für die Gefäße des Schirmes nachgewiesen zu sein) — oder es nehmen die Oszillationen der membranösen Wandungen des Magens durch das rhythmische Zu- und Aufklappen des Schirmes Anteil. Exakte physiologische Experimente haben hierüber zu entscheiden. Bisher ist selbst das Aufsaugen von Flüssigkeit durch die Arme noch keineswegs eine konstatierte Tatsache. Es ist mir unbekannt, worauf TILESIIUS seine Angabe gründet, es sei durch RÉAUMUR, CUVIER und EYSENHARDT ganz unzweifelhaft erwiesen, daß die Rhizostomen mit ihren 8 Armen ziemlich große Fische aussaugen. ... In der Zentralhöhle des Gastrovorskularsystems findet sich gewöhnlich eine geringe Quantität wässriger, mit gräulichem Schleim untermischter Flüssigkeit. Ausnahmsweise will man übrigens darin größere Tiere, wie Fische, gefunden haben (BLAINVILLE 1823). Ich sehe mich veranlaßt, diese merkwürdige Beobachtung der Verantwortlichkeit des Verfassers zu überlassen, kann jedoch meinerseits einen eigenen Fall anführen, wo sich in der Magenöhle eines halberwachsenen Exemplars von *Rhizostoma* ein lebender, junger *Portunus holsatus* von etwa 6 bis 8 mm Länge befand. Nach einiger Zeit war derselbe auf eine unbekannte Weise nach außen gelangt.“ War er „bereits als Larve oder in der frühesten Jugend eingewandert“ oder lebte er dort als Parasit? fragte sich BRANDT.

„Wir haben hier (bei der Vielmündigkeit der *Rhizostoma*) eine Einrichtung,“ schreibt JORDAN (1913), „die gewissermaßen an die Spongien erinnert. Statt des einen großen Mundes, geeignet, große Nahrung zu schlucken, haben wir hier viele Öffnungen, auf große Oberfläche verteilt, deren Bedeutung es ist, dem umgebenden Wasser große Mengen kleiner Nahrungsbestandteile zu entnehmen. Freilich sind die Kanäle mit ihren Öffnungen nicht wie bei Spongien eng. Ihre Bedeutung ist offenbar weniger, große Nahrungskörper fernzuhalten, als die Einstromöffnungen auf möglichst große Oberfläche zu verteilen, ohne jedoch die Verbindung zwischen Magen und Außenwelt übermäßig

zu vergrößern. Die Rhizostomen (*Rhizostoma pulmo*) leben an der Oberfläche des Meeres meist so eingestellt, daß der Gallertschirm nach oben gerichtet ist, die Arme $\pm$ senkrecht nach unten hängen. Durch rhythmische Zuckungen der Glocke, deren Schlag nach unten wirkt, hält sich das Tier oben, zugleich aber wird bei jedem Schlag der Magen erweitert: denn bei solch einem Schläge schießt die Meduse ein Stück nach oben, eine Bewegung, der das System der Arme, der Trägheit und Wasserreibung wegen, nicht sofort folgt. Der Abstand zwischen Armen und Gallertschirm vergrößert sich, d. h. der zwischen beiden befindliche Magen dehnt sich aus, muß sich mit Wasser füllen. Die Arme aber sind durch elastische Spangen an der Schirmgallerte befestigt, Spangen, welche die normale Lagebeziehung zwischen Armen und Schirm wiederherstellen, sobald der Schlag beendet ist, den Magen also entsprechend verkleinern und das Wasser teilweise wieder nach außen pumpen. Ein Aufsuchen von Nahrung ist bei *Rhizostoma pulmo* nicht nachzuweisen (v UEXKÜLL 1901, 1909). Nach HAMANN (1881) dürfte es vorkommen, daß ansehnliche Tiere, kleine Kruster oder Fische, in die Mündungen der Armkanalzweige gelangen. Diese trichterförmigen Mündungen („Trichterkransen“) sind sehr bewegungs- (erweiterungs- usw.)fähig und mit kleinen Tentakelchen versehen („Digitellen“). Hierdurch sollen sie imstande sein, polypenartig jene größere Beute zu ergreifen. Innerhalb der Mündungstrichter nun wird derartige Beute verdaut, der entstehende Brei wird durch Flimmerschlag oder muskulöse Bewegung der Kanäle dem Magen zugeführt, ausgedaute Skelette und andere Reste nach außen entleert. Halbverdaute Tiere wurden auch von GRENACHER & NOLL (bei *Crambessa*) in den Kanalmündungen gefunden. Doch halte ich diese Art der Ernährung für eine mehr gelegentliche. Nach dem, was wir von v. UEXKÜLL hörten, ist *Rhizostoma pulmo* im wesentlichen für die Aufnahme kleiner Nährkörper eingerichtet. Gelegentlich einer nervenphysiologischen Untersuchung an *Rhizostoma pulmo* und *Rh. octopus* habe ich bei vielen Exemplaren die Anwesenheit größerer Tiere in den Kanalmündungen nicht feststellen können. Fütterungsversuche mit solchen schlugen fehl“ (JORDAN 1913). Bestimmter, aber hinterher doch auch wieder zweifelnd, äußert sich STIASNY (1921) über die Aufnahme fester Nahrung bei *Rhizostoma octopus*. „In den breiten sinusähnlichen Kanälen der Mundarme und in den Kanälchen, die sich innerhalb der Saugkransen verästeln, fand ich wiederholt kleine Copepoden, Amphipoden, Isopoden, was mit HAMANNs Befunden (1881) übereinstimmt. Es scheint mir daher wahrscheinlicher, daß die *Rhizostoma* mehr geformte Nahrung, nicht flüssige Nahrung (PÜTTER) aufnimmt; jedenfalls spielt die letztere keine ausschließliche Rolle. Immerhin wäre es denkbar, daß diese Crustaceen dort parasitieren oder ihre Zuflucht suchen, da ich sie stets in unverdaulichem Zustande fand. Doch muß dies weiteren genaueren Untersuchungen vorbehalten bleiben.“ Wer solche Untersuchungen anzustellen wünscht, soll sie unter allen Umständen an lebenden Tieren vornehmen; was Museumsmaterial, namentlich altes, aussagt, ist wenig zuverlässig. Was aber die eben erwähnten PÜTTERSchen Studien anbetrifft, so stellen sie die Sachlage so dar (1909): „Bei den Rhizostomeen zeigt schon die einfache anatomische Betrachtung, daß die feinen Kanäle, mit denen das

»Gastrovaskularsystem« mündet, in hervorragender Weise ungeeignet zur Aufnahme geformter Stoffe sind, und macht somit die negativen Befunde in bezug auf »Darm«-Inhalt ohne weiteres verständlich. Über den minimalen Stoffbedarf gibt die Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs einen Anhalt. Nach WINTERSTEIN verbraucht eine *Rhizostoma* von 232 ccm Volumen bei 26° C pro Stunde 5.1 mg Sauerstoff, d. h. pro Tag 122 mg. Das würde entsprechen 24 400 *Temorella* oder 490 000 Nauplien usw. Eine *Rhizostoma* von 232 ccm hat etwa 150 mm Durchmesser. Es finden sich häufig Exemplare von 500 bis 600 mm Durchmesser, die also in linearer Ausdehnung 4mal die untersuchte Qualle übertreffen würden. Ihr Stoffverbrauch würde nach dem Oberflächensatz 16mal größer sein, d. h. sie würden pro Tag 1960 mg (fast 2 g) Sauerstoff verbrauchen, und da auch ihnen größere geformte Nahrung von vornherein aus anatomischen Gründen unzugänglich ist, kämen auch für sie allerhöchstens noch Copepoden als Nahrung allenfalls in Betracht. Sie müßten von diesen fangen und völlig ausnutzen: *Calanus* 10 600, *Temorella* 392 000, *Oithona* 2 630 000, Nauplien 7 820 000. Daß derartige Mengen geformter Nahrung der Untersuchung entgehen könnten, ist natürlich völlig ausgeschlossen. Das Gastrovaskularsystem der Rhizostomeen ist frei von Resten geformter Nahrung, obgleich sich ihrem mindesten Stoffbedarf nach bedeutende Mengen finden müßten: Die Rhizostomeen beziehen ihre Nahrung unmöglich aus der Verdauung von Organismen.“

2. Nahrungsverarbeitung. — Das Epithel der Gastralfilamente ist reich an Drüsenzellen. FRITZ MÜLLER (1858) hat mit den Filamenten von *Chrysaora*, Rhizostomiden und anderen Medusen Stücke von Muskeln einer Krabbenschere bedeckt und gefunden, daß das Fleisch innerhalb 10 bis 12 Stunden aufgelöst wurde. — Bei *Aurelia aurita* und *Cyanea capillata* der Ostsee hat WIDMARK (1911) mit Tusche und Karmin Gastrovaskular-Strömungen nachweisen können. Es strömt fortwährend durch den Mund Wasser in den Magen, von da durch die radialen Kanäle zur Peripherie des Schirmes, um alsdann umgekehrt unter Vermeidung des Magens durch die Mundarmrinnen wieder abzufließen. Der Weg ist einfach bei *Cyanea*, komplizierter bei *Aurelia*. Die Strömung wird unterhalten sowohl durch die Muskulatur der Meduse als durch Tätigkeit von Flimmern. So ist bei *Cyanea* der zentrifugale Strom — in den Kranzdarm — das Werk von Muskulatur, und das Zurückströmen das der Bewimperung der Höhlen. Bei *Aurelia* bewegt sich der zentrifugale Strom längs der exumbrellaren Wand, und der Rückstrom an der subumbrellaren. — Bei der Ephyra der *Aurelia* gleitet über die gesamte Körperoberfläche konstant ein Strom dahin, der offensichtlich dem Zwecke dient, den Lappen kleine Beutetiere zuzutreiben, damit sie dort durch Nesselzellen gelähmt und durch Beugen des Armes dem Munde zugeführt werden. In ganz ähnlicher Weise fängt das Scyphistoma der *Aurelia* Infusorien ein, nur daß dabei an Stelle der Lappen Tentakel treten. Das gesamte Ektoderm des Polypen (ausschließlich der Haftscheibe) wie das der Ephyra (einschließlich der Rhopalien) ist mit Wimperzellen bedeckt. Die Wimpern des Mundrohres scheinen die Schlagrichtung je nach Bedarf ändern zu können, so daß ein in das Enteron hineinführender Strom durch einen aus ihm heraustretenden abgelöst werden kann (GEMMILL

1921). Die Mundarme der *Pelagia* haben (nach BOZLER) ein ausgeprägtes Unterscheidungsvermögen: sie packen Fleischstücke unmittelbar so, daß sie daran festkleben; auf andere Reize ziehen sie sich zurück.

3. *Atmung*. — Die Scyphozoen mit ihren zarten, für Sauerstoff leicht durchlässigen Geweben gehören zu den Tieren, die in der O_2 -Aufnahme weitgehend unabhängig vom Sauerstoffdruck des umgebenden Mediums sind; sie atmen in Wasser, das mit O_2 gesättigt ist, nicht mehr O_2 als im normalen Wasser; man kann auch den O_2 -Gehalt des äußeren Mediums auf die Hälfte des normalen verringern, ohne daß eine Änderung in der Sauerstoffaufnahme des Tieres eintritt (V. BUDDENBROCK 1925). Bei einer *Rhizostoma* von 232 g (deren Gehalt an organischer Trockensubstanz 0.5% beträgt) stellt sich der O_2 -Verbrauch (bei 26° C) pro kg und Stunde auf 22.0 mg (pro kg organischer Trockensubstanz und Stunde auf 4400 mg) und pro Tier und Stunde auf 5.10 mg (PÜTTER 1909). Bei dem Vergleich des O_2 -Verbrauches der Cnidarien in bezug auf die aufnehmende Fläche stoßen wir auf Schwierigkeiten, denn hier können wir gar nicht sagen, welche Fläche als Resorptionsfläche für den Sauerstoff in Betracht kommt. Um überhaupt einen Wert zu bekommen, der einigermaßen mit jenen für die übrigen Organismen vergleichbar ist, wird es am besten sein, die „Kugelflächen“ für jede Spezies auszurechnen, d. h. zu berechnen, wie groß die Oberfläche einer Kugel sein würde, die dasselbe Volumen hat wie das untersuchte Individuum, und diese Fläche der Vergleichung zugrunde zu legen. So berechnet, würde der Verbrauch pro qm Kugelfläche und Stunde für die obige *Rhizostoma* sein 300 mg (maximal) (PÜTTER 1909). Für den Gaswechsel selbst müssen bei den Scyphozoen sehr günstige Verhältnisse vorliegen, da einestails die Oberfläche durch allerlei Skulpturen außerordentlich vergrößert ist und andernteils die Lokomotionsbewegungen für reichliche Ventilation sorgen (V. BUDDENBROCK 1925). Vielleicht haben auch die Flimmerbewegungen im Enteron und auf der äußeren Oberfläche der Scyphistomen und Ephyren eine respiratorische Nebenbedeutung. Manche Autoren nehmen für die 4 Peristomtrichter (Septaltrichter der Lucernariiden, Subgenitalhöhlen der Semaestomeen) eine besonders ausgeprägte respiratorische Funktion an.

4. *Exkretion*. — Die Exkretionsporen, seit langem von *Aurelia* bekannt und, 8 an der Zahl, an den Einmündungsstellen der 8 adradialen Kanäle in den Ringkanal liegend, sollen nicht als „After“ fungieren, sondern zur zeitweiligen Entleerung flüssiger, stickstoffreicher Endprodukte des Stoffwechsels dienen (s. S. III. d 32; EHRENBURG 1836 und EIMER 1878).

Sinnesleben

1. *Lichtsinn*. — Bei *Halicyclotus auricula* beschreibt CLARK (1878) ein Auge in Gestalt eines Pigmentfleckes nebst Linse an einem jungen Rhopaloid (Fig 8). Bei einem jungen *Craterolophus* von Helgoland sah ANTIPA (1891) an einem abnorm auftretenden „Tentakelchen“ einen großen, runden, einfachen Pigmentfleck. SCHLATER (1891) konnte bei seinem *Halicyclotus auricula* aus dem Weißen Meere nichts dergleichen finden (erklärt aber die 8 Randkörper doch für Sinneskolben, die auf einer verhältnismäßig niedrigen Stufe der Differenzierung stehen.

da sie weder Otolithensäckchen noch Augen haben). Auch KASSIANOW (1901) konnte keine Augen sehen, zweifelt auch sehr, daß sie vorkommen, 1) weil sie zu undeutlich begrenzte Pigmentanhäufungen sind, 2) weil sie nur an sehr jugendlichen Randpapillen vorkommen und später verschwinden. Was sollten auch festsitzende Tiere mit Augen? Wohl aber muß (mit HERTEL 1904 und v. HESS 1912) die Möglichkeit einer Vermittlung von Lichtreizen durch Pigmentflecke zugestanden werden, da Pigmente stark absorptionsfähig sind ¹⁾). — *Lucernaria quadricornis* hat keine gerichtete Bewegung. „Das Zukriechen auf eine Lichtquelle wird lediglich durch eine verhältnismäßig größere Zahl von Kontraktionen des dem Lichte zugewandten Armes bedingt. Eine Koordination der Arme untereinander fehlt vollkommen. Diese Feststellung entspricht auch durchaus dem Eindruck, den man beim Beobachten der Lucernarien hat; gleichzeitig erklärt sich damit, daß die Tiere, obwohl sie nicht direkt phototaktisch sind, schließlich doch an die beleuchtete Glasscheibe gelangen“ (SIEDENTOP 1926).

Die Larven von *Cyanea* sah SARS sich hauptsächlich im belichteten Bassinteile ansammeln (v. HESS 1912). Nach STRETHIL WRIGHT verharren die Scyphostomen der Quallen, im Dunkeln gehalten, im Stadium der Strobila, wobei sie bei reichlicher Ernährung rasch wachsen und selbst Kolonien mit neuen Scyphostomen treiben. Um sie zur Produktion von Ephyren zu veranlassen, muß man sie der Lichteinwirkung aussetzen und sie im Futter knapper halten (MARSHALL 1895). — Licht, und zwar als Licht an sich, nicht als Wechsel von Dunkel und Licht, wirkt auf *Aurelia* nicht ein. Dennoch hat die Meduse einen lichtempfindlichen Epidermisfleck, ein epitheliales Plattenauge, das ein konverses Auge ist. Es sind aber auch noch inverse Augen vorhanden, und zwar 2 aus Sehzellen und pigmentierten Zwischenzellen bestehend, die auf der Axialseite der Rhopalien liegen (SCHEWIAKOFF 1889, BÜTSCHLI 1921).

2. Über den stato-akustischen Sinn vgl. zuerst S. III. d 43. — An *Aurelia* hat ROMANES (1885) gefunden, daß, wenn man die schwimmende Glocke an irgendeinem Punkt mechanisch (etwa durch einen fallenden Tropfen), elektrisch oder chemisch reizt, eine Kontraktion und damit eine Fortbewegung erfolgt. Die Zusammenziehung scheint lokal zu beginnen und sich dann zu verallgemeinern. Zwischen die den Reiz aufnehmende oder sensible Leitung und die die Kontraktion auslösende motorische Leitung sind Schaltorgane (die Ganglienzellen) eingefügt, wodurch Reflexe ermöglicht werden. Es wäre nicht ausgeschlossen (ZIEHEN 1914), daß die Kontraktion der Glocke trotz ihrer Konstanz von einem psychischen Prozeß begleitet wäre; doch ist es besser anzunehmen, daß der Reflex eine nur durch einen aktuellen, d. h. gegenwärtigen Reiz bestimmte Bewegung ist. Auch die Nesselkapseln stellen einen primitiven Reflexapparat dar. — Wie schon durch einfache und dabei ganz unabhängig voneinander verlaufende Reflexe recht komplizierte und durchaus koordiniert erscheinende Handlungen entstehen können, hat ROMANES (1885) an *Sarsia* und *Tiaropsis* gezeigt und BOZLER (1927) an der mediterranean *Pelagia noctiluca* bestätigt. Berührt ein Tentakel einen Nah-

¹⁾ Über das Verhalten des japanischen *Halicyclotus auricula* dem Lichte gegenüber vgl. S. III. d 42.

rungskörper, von dem starke chemische Reize ausgehen, so umschließt er ihn und biegt sich dem Munde zu, der seinerseits gleichzeitig, durch das Schlundrohr, ihm genähert wird. Schneidet man Tentakel, Schlundrohr und die betreffende Stelle des Glockenrandes ab und befestigt sie in ihrer natürlichen Lage zueinander auf einer geeigneten Unterlage, so führen sie alle 3, wenn man den Tentakel mit dem Nahrungskörper reizt, dieselben zweckmäßigen Bewegungen aus. Die einzelnen Körperteile erweisen sich also weitgehend unabhängig voneinander. Die Meduse ist eine „Reflexrepublik“ (HERTER 1928). Daß von einer bewußten Wahrnehmung der Beute und einer zielbewußten Handlung hier keine Rede ist, fand ROMANES schon dadurch bestätigt, daß der Mund sich auf alle möglichen Reize hin nach dem Rande bewegt. Dagegen genügt es, auf der geraden, direkten Leitungsstrecke zwischen Reizort und Schlundrohr in die Subumbrella einen Einschnitt zu machen, um die Treffsicherheit des Mundes aufzuheben: die Erregung erreicht das Schlundrohr nun auf indirektem Wege, andere Muskeln nehmen an der Bewegung teil, das Dekrement der Leitung war der beschränkende Faktor, der die Erregung zwang, sich auf die richtigen Muskeln zu beschränken. Wenn man gleichzeitig (BOZLER 1927) an 2 Orten des Schirmrandes reizt, so bewegt sich das Schlundrohr in der Resultante beider Reize, je nach deren Stärke (JORDAN 1929).

3. Nervensystem und Reizleitung. — a) *Lucernariidae*. Das die Spitzen der Arme einnehmende und sich zwischen den Tentakeln verteilende Nervenepithel mag (so hat sich KASSIANOW 1901 das zurechtgelegt) als Zentralorgan, und zwar als motorisches Zentralorgan des Nervensystems aufgefaßt werden dürfen. Die sensiblen Organe könnten alsdann die Tentakelknöpfe sein; durch ihre Lage und histologische Beschaffenheit sind sie dazu besonders befähigt. Die Spitzen der Sinneszellen des Tentakelknopfes empfangen die Reize und die Reize werden dann durch Nervenfasern und Ganglienzellen den Ganglienzellen der Tentakelstiele zugeleitet, wo sie die Muskeln zur Kontraktion veranlassen. Außerdem wird der Reiz durch das an die Tentakelbasen angrenzende Nervenepithel auch auf die übrigen Tentakel übertragen und diese zu Bewegungen, Entladungen der Nesselkapseln und Ausscheidung des klebrigen Sekretes veranlaßt. Aus dem Nervenepithel jedes Armes kann der Reiz nicht nur aufwärts, in die Tentakel, sondern er kann auch aus dem Nervenepithel den Nervenfasern der angrenzenden Randmuskeln zugeleitet werden. Die untere, tiefer liegende Partie des Randmuskels, die sich nicht auf die Arme fortsetzt, kann auch selbständig durch Sinneszellen des Ektoderms am Randwulste innerviert werden (*Craterolophus tethys*). Ebenso wird der Reiz aus dem unteren Teile des Nervenepithels in den seitlich von ihm (*Halicyclystus octoradiatus*) oder unmittelbar unterhalb desselben (*Lucernaria campanulata*, *Craterolophus*) liegenden Längsmuskeln eintreten und diese zur Kontraktion veranlassen. Durch die Nerven des Randmuskels wird der Reiz auch dem Nervenapparat der Randpapille (*Halicyclystus*) zugeleitet, wo sie die Drüsenzellen veranlassen, ihr Sekret auszuscheiden, und die Muskelzellen sich zu kontrahieren. Die Nesselbatterien verfügen über selbständigere Nervenzentren und empfangen die Reize wohl meist direkt durch ihre Sinnes-

zellen. Endlich muß der Reiz aus den Nervenzentren der Arme durch die Nervenfasern dem subumbrellaren Nessel epithel zugeleitet werden und sich durch die hier vorhandenen Nervenfasern und vermutlich auch Ganglienzellen in diesen seitwärts und abwärts ausbreiten. Auf diesem Wege wird der von den Tentakeln empfangene Reiz die Nesselkapseln des Nessel epithels im ganzen Körper zur Entladung bringen, und dadurch wird dieser durch die Massenhaftigkeit der Nesselkapseln mächtige Schutzapparat seine für kleine Tiere wohl gefährlich wirkende Funktion ausüben. Aus den Tentakeln kann fernerhin der Reiz direkt durch das Nerven epithel auch dem Nervenplexus des exumbrellaren Ektoderms zugeleitet werden. Doch kann das exumbrellare Ektoderm auch selbständig äußere Reize empfangen. Die ganze äußere, exumbrellare Körperfläche wird ein diffuses, sensibles Organ sein, das nur Sinnesfunktion zu verrichten hat, da Muskeln dort nicht vorhanden sind. Die Nervenzellen des Entoderms mögen auch mit denen des Ektoderms in Verbindung stehen, was durch die Gallerte gehende Fasern bewirkt sein mag.

b) *Scypho-Medusen*. — Das Nervensystem der Scyphomedusen soll nach einigen Autoren von dem der Hydromedusen in gewisser Hinsicht abweichen. „So gaben (HANSTRÖM 1928) die Brüder HERTWIG (1877, 1878) an, daß die akraspeden Medusen keinen die Sinnesorgane des Glockenrandes verbindenden Nervenring besäßen, sondern die Anhäufungen von Sinnes- und Ganglienzellen, die sich unter den Sinnesorganen befinden, sollten jede für sich ein Nervenzentrum bilden. Diese Angabe wird schon mit Hinsicht auf die allgemeinen Funktionen eines Nervensystems unwahrscheinlich und stimmt auch nicht mit den reizphysiologischen Resultaten späterer Forscher. Wenigstens bei *Rhizostoma* und *Aurelia* ist in einiger Entfernung vom Schirmrande ein subumbrellarer Nervenring vorhanden, der durch radiäre Nerven mit den Randkörperzentren zusammenhängt (Fig. 26). Die Randkörper enthalten Sinnesorgane, die als Riechgruben, statische Organe und Augen gedeutet worden sind (Fig. 26). Die Sinneszellen sind oft mit Zilien versehen und senden ihre Nervenfasern nach der Basis der zwischen den Sinneszellen gelegenen Stützzellen, wo in dieser Weise ein noch im Ektoderm gelegener Plexus von Nervenfasern und Ganglienzellen gebildet wird. Für *Rhizostoma*, die früher auch von HESSE (1896) und BETHE (1903) untersucht worden ist, liegt eine neue Untersuchung, von BOZLER (1927), vor, die unsere Kenntnisse über den feineren Bau des Nervensystems der Cölenteraten außerordentlich bereichert. Im ektodermalen Nervensystem hat BOZLER nur den subumbrellaren Plexus untersucht; dieser besteht aus bi- und multipolaren Zellen. Unter den bipolaren Ganglienzellen unterscheidet er 3 verschiedene Typen, von denen der erste Typus eine Länge von 40 μ , der zweite 75 μ und der dritte 110 μ hat. Alle 3 Typen lassen sich überall in der Subumbrella nachweisen. Die von den bipolaren Ganglienzellen ausgehenden Fasern sind stets unverzweigt und fast immer geradlinig. Nach den Enden zu nimmt ihre Dicke ab. In den meisten Gegenden verlaufen sie regellos in allen Richtungen, nur an 2 Stellen gibt es eine erkennbar bevorzugte Bahn. Diese sind erstens die muskelarmen Streifen, die von den Randorganen gegen das Zentrum zu verlaufen (Fig. 26). Hier scheinen die Fasern, wie übrigens auch schon

HESSE (1895) mitgeteilt hat, fast alle vom Randorgan herzukommen und laufen dicht gedrängt, teilweise übereinanderliegend, parallel in radialer Richtung. Einzelne biegen nach den angrenzenden muskelfreien Feldern um; überall sind indessen zahlreiche Ganglienzellen eingestreut. Im Gegensatz dazu ist in den anderen muskelfreien Feldern die Faserrichtung vorwiegend ringförmig. Dabei konnte BOZLER keinen Übergang der deutlich hervortretenden Neurofibrillen von einer Nervenzelle nach der anderen finden. Von einem Endknöpfchen treten zuletzt die feinsten Endfasern an eine Nervenfasern eines anderen Neurons, wodurch der Kontakt zwischen ihnen entsteht. Die multipolaren Ganglienzellen von *Rhizostoma* legen sich gewöhnlich, vielleicht immer, einer dicken Nervenfasern dicht an. Am häufigsten haben sie die Gestalt eines Dreiecks, von dessen Ecken die Fasern ausgehen. Es gibt aber auch unregelmäßig geformte Ganglienzellen mit zahlreicheren Fasern. Diese tri- und multipolaren Ganglienzellen kommen auf der ganzen Subumbrella öfter als die Bipolaren vor und liegen in derselben Ebene wie die letztgenannten, nämlich in der Mitte der Epithelschicht. Die Nervenfasern der multipolaren Zellen sind fein und dichotomisch verästelt; die feinsten legen sich dicht den Ausläufern der Bipolaren an. Sie laufen meist einer solchen eine gewisse Strecke entlang, wenden sich an den Kreuzungsstellen plötzlich einer anderen Faser zu und begleiten diese. Das Gesamtbild eines Nervenplexus der von BOZLER beschriebenen Art macht also einen ganz anderen Eindruck als das von BETHE mitgeteilte (HANSTRÖM 1928).

„Betreffs der Erregungsleitung in dem subumbrellaren ektodermalen Plexus von *Rhizostoma* macht BOZLER (s. HANSTRÖM 1928) die folgenden Andeutungen. In den Fasern der Bipolaren kann die Erregung sich rasch geradlinig über verhältnismäßig große Strecken ausbreiten und durch die Endfasern auf andere Elemente übertragen werden. Die Multipolaren machen diese Verbindungen noch vielseitiger, indem die Ausläufer einer dieser Zellen mit einer großen Zahl von Bipolaren gleichzeitig in Kontakt stehen. Sie ermöglichen es, daß die Bewegungsleitung gleichzeitig von einem beliebigen Punkte nach allen Richtungen sich ausbreiten kann. Die Verbindungen der Nervenzellen mit den Muskeln konnten indessen von BOZLER nicht ermittelt werden. Der entodermale Nervenplexus von *Rhizostoma* besteht aus kleinen bipolaren Ganglienzellen, die in ihrer Größe überall genau übereinstimmen. Sie gleichen den ektodermalen bipolaren Zellen des Typus 1. Ihre Fasern ziehen unverzweigt und ziemlich geradlinig regellos nach allen Richtungen. Auch in dem entodermalen Nervenplexus spricht nichts für das Vorhandensein von Anastomosen zwischen den Neuronen.“

Dieses Referat der Untersuchungen BOZLERS gibt uns (immer nach HANSTRÖM 1928) „eine Auffassung von dem feineren Bau des Nervensystems der Coelenteraten, die vollständig von der uns früher aus den Handbüchern bekannten abweicht. Die zahlreichen und feinen Details, die er beobachtet hat, berechtigen wohl seine Schlußworte, daß, während BETHE glaubte, die Struktur des Nervensystems der Coelenteraten als ein Hauptargument gegen die Neuronentheorie anführen zu können, wir hier die Neurone infolge des Fehlens von Hüllzellen in einer so reinen unzweideutigen Weise finden, wie kaum irgendwo bei höheren Tieren.

Ich möchte jedoch hinzufügen, daß auch die Beschreibung BOZLERS es wahrscheinlich macht, daß diese Neurone noch nicht histologisch oder physiologisch polarisiert sind, indem es auch an der Hand seiner Abbildungen unmöglich ist, die Nervenfasern der Coelenteraten in Neuriten und Dendriten zu klassifizieren. Als Neuriten können natürlich von funktionellen Gesichtspunkten die BOZLER noch unbekannten, nach den Muskeln ziehenden Fasern bezeichnet werden, aber die übrigen, die Nervenzellen untereinander verbindenden Fasern scheinen ebensowohl in der einen wie in der anderen Richtung leiten zu können.“

„Über die Ausbreitung der Erregung im erregungsleitenden System der Medusen geben folgende Versuche von A. G. MAYER sowie BOZLER Auskunft. Als Präparat dient ein Ring aus der Subumbrella einer Meduse (*Pelagia*, *Cotylorhiza*) ohne Randorgane. Wenn man diesen Ring an einer Stelle reizt, so pflanzt sich die Erregung vom Reizorte nach beiden Seiten fort; beide Wellen treffen in der Regel in dem dem Reizorte gegenüberliegenden Punkte zusammen und erlöschen durch Interferenz. Das kann man nach HARVEY und BOZLER dadurch verhindern, daß man in radiärer Richtung einen Objektträger auf die Subumbrella drückt und daneben den Reiz wirken läßt. Nun verhindert der Druck die Fortpflanzung in der einen Richtung, so daß eine Erregung entsteht, die vom Reizorte sich in einer einzigen Richtung fortpflanzt; wenn sie an den Ort kommt, wo man den Objektträger hält, so nimmt man diesen fort, und nun kreist die Erregung ununterbrochen durch den Ring. Bei *Pelagia* beträgt die Geschwindigkeit der Erregung etwa 240 mm in der Sekunde; sie kreist etwa 100mal in der Minute. Das Kreisen erhält sich stundenlang. Hierbei ergibt sich mit Deutlichkeit, daß die Leitung in diesem Systeme vollkommen dekrementlos ist. Um Mißverständnissen vorzubeugen sei jedoch erwähnt, daß andere Teile der Meduse Leitungselemente besitzen, die mit Dekrement leiten (ROMANES, und neuerdings sehr exakt BOZLER).“ (JORDAN 1929.)

„Bei den Medusen kommen als Reizbildungsorte die Randorgane mit den Randsinneskörpern in Frage. Die Epidermis dieser Tiere dürfte überall Sinneszellen enthalten, zumal in den Teilen, welche das Randorgan bedecken, wo wir übrigens, abgesehen von den eigentlichen Randkörpern, noch die sogenannten Sinnesgruben finden, deren Funktion wenig bekannt ist. Jedenfalls fließt dem Tiere im Bereiche des Randes dauernd Erregung von der Außenwelt zu. Früher meinte man, daß die Erregung, zumal die Erregung von seiten der Randkörper, die Ursache der rhythmisch ununterbrochenen Schläge des Medusenschirmes sei. Dies ist nicht richtig. Bei *Rhizostoma* kann man die Randkörper entfernen, ohne daß eine nennenswerte Veränderung des Rhythmus auftritt. Die Meduse schlägt unmittelbar weiter, wenn nur die Umstände, unter denen die Operationen ausgeführt wurden, günstig sind“ (JORDAN 1929).

Fortpflanzung Geschlechtliche Fortpflanzung. — 1. Die Scyphozoen sind getrenntgeschlechtlich. *Chrysaora* kann als Meduse hermaphroditisch sein. Die Geschlechter sind äußerlich nicht zu unterscheiden, noch weniger kann man sagen, ob ein Scyphistoma oder eine

Strobila männlich oder weiblich ist. Es ist auch ganz unwahrscheinlich, daß es jemals möglich sein wird, Quallen so lange zu verfolgen, bis das Erscheinen ihrer Sexualorgane erkennen läßt, welchen Geschlechts sie sind (VAN BENEDEN 1866). Bei den Lucernariiden dürfte das eher zu bewerkstelligen sein, schon weil sie bereits in einigen Monaten geschlechtsreif werden.

2. Geschlechtsorgane. — *Craterolophus* von Helgoland (OSCAR & RICHARD HERTWIG 1879). Die Gonaden sind 8 bandförmige Streifen, die am Zentrogaster beginnen und bis zum Ende der inneren Gastralaschen reichen. Anfänglich sind sie schmal und glatt; je mehr sie sich der Peripherie nähern, um so mehr verbreitern und falten sie sich. Dadurch werden Aussackungen der Wand der inneren Gastralaschen hervorgerufen. Alle diese Aussackungen teilen das Genitalband in einzelne Stücke ab. Die aus der unter dem Entoderm liegenden Gallerte ausbrechenden Keime geraten in einen geräumigen Genitalsinus. Jede Aussackung hat 5 bis 8 solche Sinus. Jedem derselben entspricht eine besondere Portion von Keimzellen. So setzt sich also jede Abteilung selbst wieder aus so und so vielen Keimhaufen mit dem jedesmal dazugehörigen Sinus zusammen. An seinem der Gastraltasche zugewandten Ende geht jeder Genitalsinus in einen Ausführungsgang über, der schon nach kurzem Verlauf in die Gastraltasche mündet (Fig. 5). Die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane sind nach demselben Prinzip gebaut.

Beim *Haliclystus* CLARKS (HERTWIG 1879) bestehen die Geschlechtsorgane aus kleinen Säckchen, die an der subumbrellaren Wand der Radialtasche befestigt sind und in den Hohlraum der Tasche ausmünden. Jedes Säckchen entspricht offenbar einer der Drüsen, welche in großer Zahl bei *Craterolophus* ein Geschlechtsband zusammensetzen und mit der Gastraltasche kommunizieren (Fig. 6, 7).

Pelagia (OSCAR & RICHARD HERTWIG 1879). Nach AGASSIZ, CLAUS (1877) und O. & R. HERTWIG entstehen die Gonaden in der subumbrellaren Wandung des Magens oder besonderer Aussackungen derselben, der Gastrogenitaltaschen, als 4 ansehnliche Körper in den Interadien. Voneinander getrennt werden die Gonaden durch die kräftigen Basen der 4 Mundarme. Indem die verdickten Pfeiler nach der Schirmhöhle zu prominieren, entstehen zwischen ihnen vertiefte Stellen, die Subgenitalhöhlen oder die Schirmhöhlen der Geschlechtsorgane. Die dünne Gallertschicht der Gastrogenitalhöhle ist stark gefaltet und bildet eine Art Bruchsack, das Genitalsäckchen, das in normaler Lage in den Subgenitalraum herabhängt. Das Genitalsäckchen ist seinerseits wieder mit größeren und kleineren Aussackungen bedeckt. Bei *Pelagia* zerfällt es in 4 Hauptklappen, die wieder mit kleinen Ausstülpungen bedeckt sind, deren Zahl um so größer ist, je strotzender das ganze Organ mit Eiern oder Spermatozoen beladen ist. Von den Wandungen des Organs ist nur ein bestimmter Bezirk mit der Bildung der Geschlechtszellen betraut, das Genitalband. Der durch das Genitalband abgeschiedene proximale Teil des Genitalsäckchens eine die Keimfollikel enthaltende Falte, und es legt Zug beschreiben, der den Windungen des Genitalbandes parallel verläuft. Nach außen von den Mesenterialfilamenten erhebt sich von der Wand

des Genitalsäckchens eine die Keimfollikel entfaltende Falte, und es legt sich diese Falte dicht an die Wand, die ihr den Ursprung gegeben hat, und wird an ihr stellenweise durch Gallertfäden so eng befestigt, daß beide Membranen scheinbar ein Ganzes bilden, während doch dazwischen ein mit dem Gastrovaskularsystem zusammenhängender Raum, der Genitalsinus, erhalten bleibt. Das Epithel des Genitalsinus ist sowohl auf der parietalen wie der viszeralen Seite flach, während es im Gastralraum aus kubischen Zellen besteht. Endlich findet sich am Grunde des Genitalsinus eine Keimzone, von der aus die Reife der Geschlechtsprodukte zunimmt, je mehr wir uns dem freien Rande der Genitalfalte nähern.

Bei *Chrysaora* sind die Gonaden nach innen, in die Magenhöhle hinein, gefaltet. Es können sich bei ihnen (HAECKEL 1880) rundliche Sperma-Beutelchen in ganz regelmäßiger Zahl, Größe und Form aus dem Entoderm nicht allein der Gonaden, sondern auch anderer Teile der subumbrellaren Magenwand, Taschenwand und Armwand, besonders an den Falten der Mundarme bilden.

Cyanea. Die 4 Genitaldrüsen sind anfangs 4 interradiale, einfache Bänder, die sich zwischen den 4 Mundpfeilern in der unteren Magenwand entwickeln. Die Teile des Magenbodens, die die Gonaden tragen, stülpen sich mit dem Wachstum der Geschlechtsbänder nach unten aus und bilden gefaltete Säcke, die Gastrogenitaltaschen, die zwischen den Mundarmen herabhängen, aber stets kürzer bleiben als diese. Die reifen Eier fallen in die Genitaltaschen, gelangen von da in die zentrale Magenhöhle und aus dieser durch die Mundöffnung in die Falten der Mundfahnen, in deren Schlupfwinkeln sie meist längere oder kürzere Zeit verweilen, bis die Embryonen einen gewissen Grad der Reife erreicht haben.

Bei *Aurelia* (HAECKEL 1880) repräsentieren sich die Gonaden auf den ersten Blick in der Mitte der Scheibe als 4 hufeisenförmige oder fast ringförmig geschlossene Wülste, die ein reguläres Kreuz bilden und nur durch 4 schmale, perradiale Gänge voneinander getrennt werden. Der konvexe Bogenrand der 4 Hufeisen oder Sicheln springt nach außen vor, oft bis zur Mitte der Scheibe und darüber hinaus, während die beiden Schenkel zentripetal konvergieren. Gewöhnlich sind die 4 Bänder sehr regelmäßig krausenförmig gefaltet, ähnlich einem Kranze getrockneter Feigen, selten erscheinen sie unregelmäßig gewulstet und gelappt. Untersucht man das Verhältnis der Gonaden zum Zentralmagen, so scheint es zunächst, daß sie auf dem Boden von 4 besonderen flachen Taschen liegen. Diese 4 „Gastrogenitaltaschen“ werden in der Tat von den meisten Autoren als 4 eigentümliche Nebenräume oder Blindsäcke der neutralen Magenhöhle beschrieben, die oberhalb desselben liegen, gewissermaßen aborale Aussackungen derselben darstellen und nur durch 4 enge interradiale Gänge mit ihr in Verbindung stehen sollen. Die 4 interradialen Subgenitalhöhlen sind bei *Aurelia* eigentümlich entwickelt und haben hier ebenso irrtümliche Deutungen erfahren wie die darüber gelegenen Gastrogenitaltaschen. Sie entstehen lediglich durch lokale, ringförmige Verdickungen der Gallertplatte in der unteren Magenwand, zwischen den 4 unpaarigen Pfeilern gehen von den zugekehrten Rändern je zweier benachbarter Armbasen noch 2 paarige Pfeiler an die ringförmige Um-

wandung der Subgenitalhöhle. In diese ektodermale Höhle führt von unten ein Loch, das irrtümlich oft für den Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse gehalten worden ist. Vielmehr bleibt die entodermale Gastrogenitaltasche von der darunter gelegenen ektodermalen „Subgenitalhöhle“ stets durch eine dünne, durchsichtige Scheidewand getrennt, die Gastrogenitalmembran. Diese ist aber selbst nichts anderes als der verdünnte interradiale Abschnitt der unteren Magenwand, der auf seiner Entodermseite die Geschlechtsprodukte bildet. Diese fallen daher bei ihrer Reife auch nicht in die Subgenitalhöhlen, sondern in die zentrale Magenöhle und werden nicht durch die Apertur der Subgenitalhöhlen, sondern durch die Mundöffnung der Magenöhle entleert. Von da gelangen die befruchteten Eier in die krausen Randfalten der Mundarme hinein, wo sie einige Zeit verweilen und sich in „Brutbeuteln“ bis zur Gastrula entwickeln können.

Rhizostoma. Die Gonaden sind breite, kurze, in dichte Querfalten gelegte Bänder. Sie nehmen die Mitte der zarten, faltenreichen Membran ein, die die gewölbte Decke der Subgenitalhöhle bilden.

3. Eiablage, Befruchtung. — *Lucernaria campanulata* (in Odessa; KOWALEVSKY 1884). Das Auswerfen der Geschlechtsprodukte geschah immer gegen Abend, zwischen 17^h und 19^h. Die Eier sind sehr klein, die Spermien von bedeutender Größe; beide kleben aneinander an und rotieren dabei öfters. Früh 6^h ist schon das Morulastadium gebildet. In Roscoff (WIETRZYKOWSKI 1912) laicht die Art zwischen Mitternacht und 1^h früh. — *Halicystus octoradiatus* (in Roscoff; WIETRZYKOWSKI 1912). Die Eier und die Spermien fallen in die Gastralhöhle und werden von dort durch den Mund ausgestoßen. Da die Gonaden nur nach und nach reifen, kann ein Tier mehrere Tage hintereinander laichen. Es finden sich zu jeder Tageszeit reife Tiere mit einem Min. im Frühjahr und einem Max. im Sommer. Im VII. und VIII. beginnt das Laichen zwischen 20^h und 20½^h ab. Wie auf ein Signal stoßen dann die ♂ wie die ♀ 20 min hindurch ihre Genitalprodukte aus, und erst nach 24^h wiederholt sich der Vorgang. Im Herbst und Winter beginnt das Laichen schon um 16^h, wahrscheinlich wegen Abnahme der Temperatur. — *Craterolophus* (in Roscoff; WIETRZYKOWSKI 1912) laicht zu derselben Stunde wie *Halicystus*.

Pelagia noctiluca (in Neapel; GOETTE 1893) läßt oft die unliebsame Erfahrung machen, daß ihr Laich häufig unbefruchtet ist. Die Fortpflanzung findet in jeder Jahreszeit statt, weshalb der Prozentsatz der jeweilig geschlechtsreifen Tiere verhältnismäßig niedrig ist. „Infolgedessen hängt es von einem glücklichen Zufall ab, daß man gleichzeitig geschlechtsreife ♂ und ♀ oder einen eben befruchteten Laich erhält.“ Im Valencia Harbour (DELAP 1906) legte eine große *Pelagia* am 22. VIII. 1903 Eier, aus denen die in Fig. 39 dargestellten Planulae usw. hervorgingen.

Chrysaora (im Valencia Harbour; DELAP 1905). Von einer im VI. 1899 gefangenen großen Meduse wurden Scyphistomen gezüchtet, die im folgenden April Ephyren abstießen. Eine davon wuchs bis zu 23 mm Durchmesser heran! In Triest (CLAUS 1877) wurde festgestellt, daß die gesamte embryonale Entwicklung innerhalb des Ova-

riums verläuft, und die Embryonen meist schon als zweischichtige Larven mit geschlossener Gastralhöhle kurze Zeit vor der Anheftung ausschwärmen. „Wahrscheinlich verlassen die Larven unter normalen Verhältnissen das Ovarium erst dann, wenn sich die Mundöffnung geschlossen hat, indem sie die Kontinuität des gastraln Zellenbelags der Mutterqualle durchbrechen, in den Magenraum eintreten und von da aus durch die Mundöffnung ins Freie gelangen.“ Das Ausschwärmen geschieht (Triest, GRAEFFE 1884) im III. und IV. Die ersten großen geschlechtsreifen Quallen erscheinen schon vom I. ab. In der Bai von Kirkwall (BUSCH 1851) traten im Hochsommer 1849 große Scharen reifer Chrysaoren auf. „Obwohl die *Chrysaora* hermaphroditisch ist, scheint doch eine wechselseitige Befruchtung stattzufinden, denn man findet im II. und III. öfters größere Schwärme beieinander“ (Triest, GRAEFFE 1884).

Cyanea vor der belgischen Küste sah VAN BENEDEN (1866) im XI. laichen, vor Irland DELAP (1905), im Valencia Harbour Anfang IX.

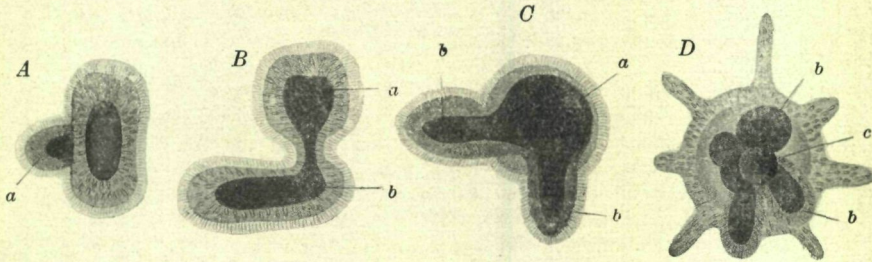


Fig. 29. *Chrysaora hysoscella* (aus der Bucht von Kirkwall in Mainland), Planulae und junger Polyp. — Nach BUSCH 1851.

D hält BUSCH für Knospung an den Lippen des Mundrohres, CLAUS (1877, p. 7) aber für vom Schlunde verschluckte Larven: er habe diese zu Tauschungen Anlaß gebenden Objekte sehr oft beobachtet. — A Planula mit 1 Knospe, a.

B Die Planula ist auf der früheren Stufe der Entfaltung stehen geblieben, während die Knospe (a) größer geworden ist. — C Planula mit 2 Knospen, von der Unterseite.

D 8-armiger Polyp von der Bauchseite, der 8. Arm ist von einer Knospe verdeckt: c das Mundrohr; b die in verschiedenen Stadien um ihn hängenden „Knospen“.

Die frühe Entwicklung der Planulae vollzieht sich zwischen den weiten Falten der Mundarme der Alten (MAYER 1910). Im Helgoländer Aquarium (HARTLAUB 1922) ist die Gewinnung der Planulae leicht. In der Kieler Bucht sind Mitte des XII. Planulae gewonnen worden (MEYER & MÖBIUS 1862).

Aurelia laicht in Triest (GRAEFFE 1884), vom III. bis V. und VI. vor Irland, im Valencia Harbour (DELAP 1905), wohl besonders im VI. und VII., im Plymouth Sound (BROWNE 1901) wahrscheinlich im Sommer (denn es werden dann große, alte Stücke gefangen), an der belgischen Küste (VAN BENEDEN 1866) Mitte des V.

Rhizostoma laicht in Triest (GRAEFFE 1884) wahrscheinlich (denn sie hat dann reife Eier und Spermien) im VIII. und IX. (doch sind bisher noch keine Scyphistomen gefunden oder gezüchtet worden), vor der irischen Küste (DELAP 1906) wahrscheinlich im IX. und X. (denn es erscheinen dann große Exemplare) und an der belgischen Küste (VAN

BENEDEN 1866) im IX. bis XII. (jedenfalls sind da die Ovarien mit reifen Eiern erfüllt und bilden sich Planulae).

4. Ungeschlechtliche Fortpflanzung, Vermehrung ohne Keimbildung, kommt bereits bei den Planulae vor. Schon BUSCH (1851) sah, wie die „herumwimpernden Embryonen“ von *Chrysaora* Fortsätze bekamen, die, bis zur Größe des Mutterstammes herangewachsen, sich lösterten und selbständig weiterlebten (Fig. 29), und WIETRZYKOWSKI (1912) bildet „larves“ von *Haliclystus* ab (Fig. 30), die „bourgeons planuliformes“ treiben, aus denen ebenfalls wieder Planulae werden. Wie auch Scyphistomen (durch Stolonenbildung) neue Scyphistomen bilden können, zeigt HÉROUARD (1909) in seinem Schema eines Zeugungskreises einer ihm nicht näher bekannt gewordenen Meduse (Fig. 31). „Viel komplizierter (als diese homogene Knospung) gestaltet sich die heterogene Teilung (DEEGENER 1915, 1923), bei der die kleineren Töchter terminal am Körper des Polypen liegen und eine ganz andere Organisation besitzen. Man nennt diese Art der ungeschlechtlichen Vermehrung Strobilation, den Polypen im Zustande dieser Vermehrung Strobila (Fig. 32), die Teilstücke, welche sich ablösen und junge Scyphomedusen repräsentieren, Ephyren (Fig. 34). Entsteht nur

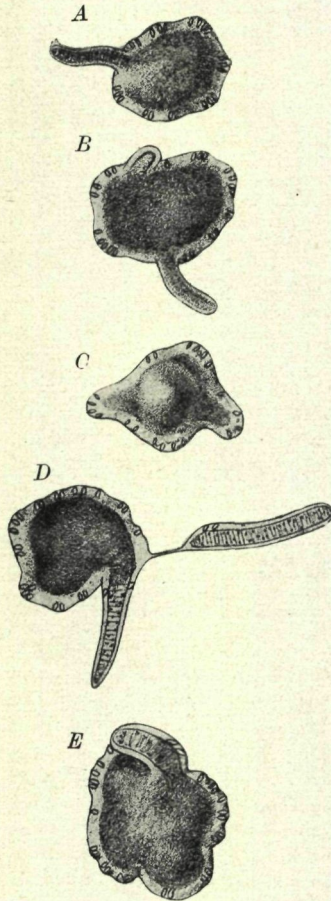


Fig. 30.

Haliclystus octoradiatus (aus Roscoff), Larven mit planula-ähnlichen Knospen.

A Larve mit Knospe;

B dieselbe Larve zeigt 3 Tage später 2 andere Knospen;

C dieselbe Larve zeigt 4 weitere Tage später die Ansätze zu 2 primären Tentakeln;

D Larve mit 2 der Ablösung nahen planula-ähnlichen Knospen;

E größere Larve mit einer Knospe.

90:1. — Nach WIETRZYKOWSKI 1912.

eine Ephyra mit nachfolgender Regeneration der verlorenen Bestandteile von seiten des Polypen, so haben wir es mit einer monodischen Strobilation zu tun; werden mehrere wie ein Tellersatz übereinander gelegene Ephyren gebildet, so spricht man von einer polydisken Strobilation (Fig. 43). Zum Beginn der polydisken Strobilation tritt in einiger Entfernung fußwärts vom Tentakelkranze eine immer tiefer werdende

Ringfurche auf (Fig. 46). welche eine schüsselförmige orale Partie von dem Polypenkörper abschnürt, dessen fußwärts von der ersten Ringfurche gelegene Partie kolbig anschwillt und sich ihrerseits wieder durch eine (zweite) Ringfurche abschnürt usw., bis eine wechselnde Anzahl von Ephyra-Anlagen entstanden ist. Die Ephyra-Anlagen vergrößern ihren

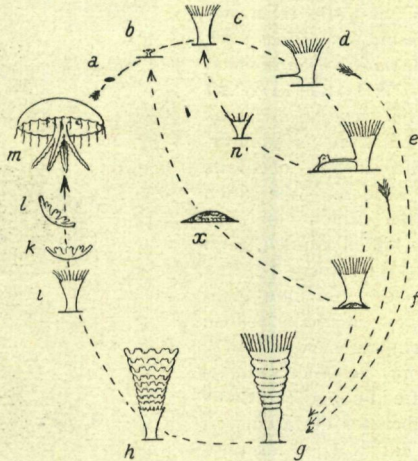


Fig. 31. Zeugungskreis einer fahnenmündigen Meduse, im Aquarium von Roscoff beobachtet. — a bis m durch die Ephyra bestimmter Zyklus; a, b, c, d, e, n asexueller, durch reine Knospung bestimmter Zyklus; a Planula; b Polyp mit 2 Tentakeln; c vollständiger Polyp; d Polyp mit Stolo; e Polyp mit Knospe am Stolo; f Polyp, eine Podozyste unter der Sohle bildend (vgl. Fig. 34); g Strobila; h Satz von Ephyren; i Polyp, von seinen Ephyren befreit; k, l die Ephyren schwimmen davon; m junge Meduse; n abgelöste junge Knospe; x freiliegende Podozyste. — Das Scyphistoma wurde 1908 unter dem Namen *Tacnolhydra* beschrieben. — Nach HEROUARD 1909.

radialen Durchmesser und werden zu Scheiben. Der Rand der Ephyra erfährt schon frühzeitig eine charakteristische Lappung, indem er zu 8 anfangs einfachen, später in der Mitte eingebuchteten Vorwölbungen (Lappenkranz, Zinkenkrone) auswächst. Durch diese Umgestaltung wird auch das Hohlraumssystem der Ephyra verändert, nachdem schon durch die Täniolenostien eine peripherische Kommunikation (Kranzdarm) der 4 Magenrinnen des Scyphistoma herbeigeführt worden war. Indem sich das Entoderm an der Ausbildung der Randlappen beteiligt, setzt sich auch der Gastralraum in Gestalt von 8 Blindsäcken in diese fort (Lappen-taschen).

Am äußeren Ende jedes Randlappens entstehen dann 3 Fortsätze: der mittlere wird zum Sinneskörper und gehört der Subumbrella an, die beiden seitlichen entwachsen direkt dem Rande und enthalten als „Flügel-lappen“ je einen als Flügeltasche bezeichneten peripherischen Abschnitt des Gastralraumes (Fig. 3). Der nur peripherisch mit Ausbuchtungen versehene Gastralraum erfährt dann eine weitere Komplikation dadurch, daß von 16 Stellen der Peripherie aus ebenso viele Verlötungsstreifen des

Entoderms der Subumbrella mit dem Entoderm der Exumbrella zentralwärts vorschreiten. Die Verlötungsstreifen oder Cathammen zerlegen den peripheren Teil des Kranzdarmes in 16 Taschen (Marginaltaschen). Später verbreitern sich die Cathammen zur Cathammal- oder Gefäßplatte. Interradial sprossen Gastralfilamente aus dem Entoderm der Subumbrella hervor. Die terminale Ephyra übernimmt die Proboscis des Polypen und gestaltet sie zu ihrem Mundrohr um; die übrigen Ephyren bilden ihr Mundrohr aus dem Verbindungsrohr, durch welches im Zustande der

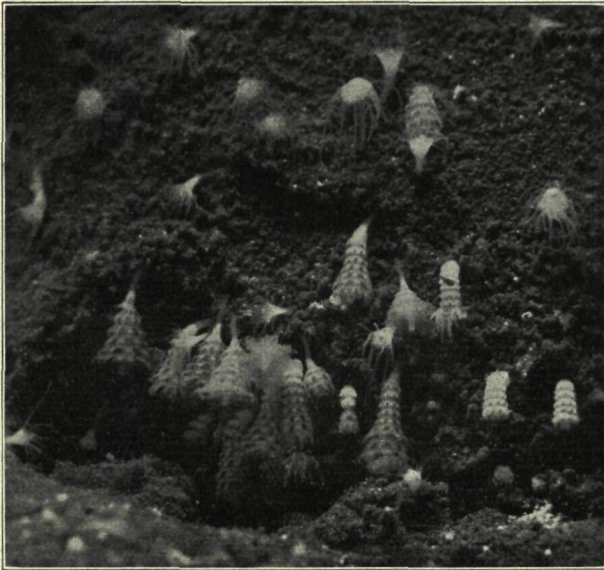


Fig. 32. *Aurelia aurita*, Strobilen, im Aquarium der Biologischen Anstalt Helgoland. Aus dem Bild-Archiv der Biologischen Anstalt; F. SCHENSKY phot.

Strobila jedesmal 2 Ephyren miteinander in Verbindung stehen. Dabei wird die innere Wand des Schlundrohres vom Entoderm ausgekleidet. Die Täniolen werden in den Ephyren vollständig rückgebildet, und die freie Ephyra enthält von ihnen keine Reste mehr (die jedoch bei *Aurelia* noch nachweisbar sein sollen, nach FRIEDEMANN). Auch die Scyphistomantakel gehen verloren. Die Ephyra wird in dem beschriebenen Zustande frei. Ihr exumbrellarer Ablösungspol wird geschlossen, und das junge Tier schwimmt umher, nachdem es sich nach seiner Trennung von der Strobila umgekehrt hat.“ (DEEGENER 1923.)

Die Podozysten bei dem Scyphopolypen von *Chrysaora* (HADŽI 1912, auch HÉROUARD 1907, 1909) sind Dauerzustände, Produkte einer besonderen asexuellen Fortpflanzungsart, die sich in den übrigen Entwicklungszyklus auch noch einiger anderer Scyphomedusen so einschleibt, wie das Fig. 31 (nach HÉROUARD) angibt. Die Zysten-

bildung (Fig. 34) beginnt damit, daß in den großen entodermalen Zellen des Fußteiles und in den ektodermalen Zellen der Fußsohle dotterkugelförmige Bildungen auftreten. Die Fußsohle ist durch eine von ihr ausgeschiedene Chitinschicht an der Unterlage festgeklebt. Es entsteht dann rings um den Rand der Fußsohle eine Falte, die von Chitin ausgefüllt wird. Die Absonderung der an der Fußsohle angesammelten Zellmasse schreitet unter stetiger Ausscheidung von

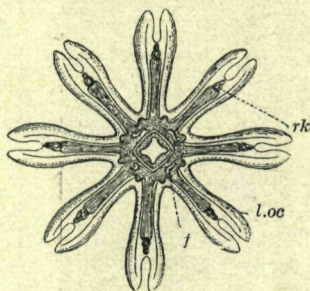


Fig. 33.

Ephyra, freischwimmende Larve einer *Aurelia* (aus der Adria) nach Lösung von der Strobila; von der Mundfläche aus gesehen. l. oc Sinneskörper, Rhopalium;

rk Randlappen;

f Gastralfilament, dessen Lage das Septenkreuz bestimmt.

Nach CLAUS 1877.

(Vgl. Fig. 47).

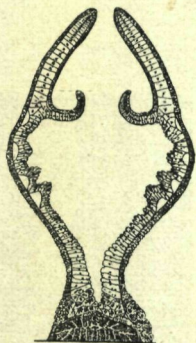


Fig. 34.

Ein Scyphistoma, etwa einer adriatischen *Chrysaora*, das eine Podozyste gebildet hat;

halbschematischer Längsschnitt. Die Podozyste ist von der Fußsohle des Polypenstadiums gebildet worden; sie ist in diesem Stadium fertig, und das Scyphistoma bereitet sich für die Bildung der nächsten Podozyste vor. — Nach HADŽI 1912.

Chitin zentripetalwärts fort, so, daß eine flach konische Kapsel entsteht, deren Boden jene Chitinschicht bildet. Ist die Zyste voll, so wird sie durch weitere Ausscheidung von Chitin gänzlich verschlossen. Ist die Podozyste fertig, so bildet der Polyp daneben eine zweite. Die äußere Form der Podozysten ist unregelmäßig, 0.3 bis 0.5 mm breit und 0.15 mm hoch. Preßt man den Inhalt einer älteren Podozyste aus, so bildet der herausgetretene Zellballen an seiner Oberfläche Wimpern aus und bewegt sich unter Drehung langsam schwimmend fort. Die Fähigkeit der Podozystenbildung dürfte nur bei küstenbewohnenden Scyphopolypenformen vorkommen, die periodisch ungünstigen Lebensbedingungen unterliegen (HADŽI 1912).

Entwicklungsgeschichte

1. *Lucernariida*. — Über den Ablauf der Keimungsgeschichte liegen neuere Beobachtungen vor aus Roscoff an *Haliclystus octoradiatus*, *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata* (WIETRZYKOWSKI 1912). Die frühesten Prozesse der Eibildung bei *Haliclystus* sind wegen der außerordentlichen Kleinheit der Objekte am Lebenden nur sehr schwer zu verfolgen. Der Durchmesser des Eies überschreitet nicht 30 μ . Es ist von einer sehr dünnen Schale umgeben und besteht aus einer homogenen Außenschicht und einer körnigen, dotter-

reichen Innenmasse. Die Befruchtung geschieht außerhalb des Tierkörpers.

Die Furchung ist total und äqual, doch ohne bestimmten Modus und ohne konstante Lage der Teilungsebene. Das Entoderm entsteht, wenn gegen 30 bis 60 Zellen gebildet sind, durch eine Art unipolarer Migration. Darauf streckt sich der Embryo und ist nun eine Planula von etwa $116\ \mu$ Länge und $18\ \mu$ Breite, ohne jede Bewimperung, innen aus einer einzigen Reihe sehr vakuolisierter Zellen gebildet, und fähig, sich stark zu deformieren. Am 2. oder 3. Tage treten im Ektoderm des hinteren Viertels der Planula die ersten Knidoblasten auf. Oft schon am Tage des Ausschlüpfens, oft erst einige Tage später, setzt sich die Larve mit dem verbreiterten Vorderende fest und wird kugelig und schließlich halb-

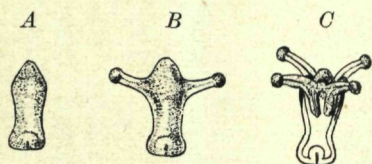


Fig. 35.

Haliclystus octoradiatus (aus Roscoff),
junge Larven in 3 aufeinanderfolgenden

Stadien der Entfaltung:

A kurz vor dem Beginn der Bildung der
definitiven Rhopalioiden;

B mit 2 primären Tentakeln, die zu
Rhopalioiden werden;

C mit 4 künftigen Rhopalioiden.

66:1. — An der Fußscheibe ist bereits die
drüsige Einteilung ausgebildet (Fig. 27).

Nach WIETRZYKOWSKI 1912.

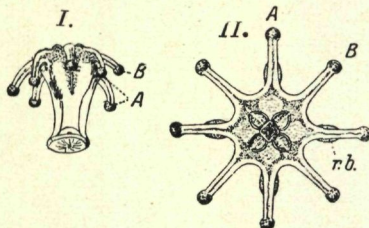


Fig. 36.

Haliclystus octoradiatus (aus Roscoff),
Polyp mit den 8 Rhopalioiden;

I. von der Seite, II. von oben gesehen.

A die im Mundkreuz stehenden
Randkörper sind bereits durch Klebkissen
(r. b) ausgezeichnet;

B die 4 septalen Randkörper. — 66:1.

Nach WIETRZYKOWSKI 1912.

kugelig (Fig. 30). Nunmehr richtet sie den mit Knidoblasten versehenen Teil nach oben, und der äußeren Abrundung gemäß ordnet sich die Zellreihe des Entoderms zu einem Zellhaufen um.

Nach einigen Tagen wächst die Larve (Fig. 35) nach oben, in der Richtung einer vertikalen Achse aus und zeigt alsbald 4 Regionen: Mundfeld, Becher, Stiel und Haftscheibe. Der Stiel sitzt mit verbreiteter Sohle, die in der Mitte eine Drüse enthält, an einer Alge fest. Bald, noch vor Ablauf des 2. Tages, entsprossen dem Becherrande an 2 gegenüberliegenden Stellen 2 tentakelähnliche Organe mit typischen Nesselköpfen am Ende, die ersten 2 Rhopalioiden, Randanker.

Aller Zuwachs von Randgebilden vollzieht sich nach fixen Regeln. Das nächste Paar der Randanker bricht senkrecht zu den Radien des ersten Paares am Becherrande hervor. Zugleich vertieft sich das Mundfeld zwischen Rand und Mitte rinnenförmig um das Mundrohr herum, und der Becherrand nimmt an Umfang zu. Darüber gewinnt das Mundfeld den Charakter der Subumbrella, der Becher den der Exumbrella, und es zeigen sich an 4 septoradial gelagerten Punkten der Schirmunterseite die ersten Anlagen der Trichter. Die 4 primären Rhopalioiden erweisen sich dann als bursoradial gestellt. Sie sind starre, wenig kontraktile Gebilde. An den äußeren Seiten ihrer Basen bekleiden sie sich mit drüsigen Zellen.

Im Inneren des Polypen legen sich die septalen Scheidewände an und entstehen die Gastroglyphen, der Magen und das Schlundrohr. Der Mund ist (schon etwas früher) durch eine einfache Ruptur der Wände entstanden. Die Auskleidung des Pharynx ist typisches Entoderm. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung entstehen 4 neue Randanker, in septo-radialer Richtung und etwas „höherer“ Lage als die des 1. Quartetts. Es dauert auch ein wenig länger, bis diese 4 Rhopalioide sich an den Basen mit drüsigen Zellen bekleiden. Alle 8 Randkörper zusammen sind deutlich als etwas unterhalb des Kelchrandes liegend gekennzeichnet und gehören somit der Exumbrella an. Der Zuwachs der Tentakel vollzieht sich am Rande der Subumbrella und auf ihrer Fläche. Mit der Zahl der Tentakel bildet sich Form und Umfang der Arme aus. Es bestätigt sich die Gültigkeit der Regel, daß neue Tentakel nur außerhalb des Areales der älteren entstehen, nicht zwischen diesen. Das 1. Tentakelbüschel erscheint den Interradien genähert in Paaren, weicht jedoch bald nach den Perradien hin aus, das 2. erscheint interrationalwärts, das 3. perradialwärts neben dem ersten. Aus den Basen der adradialen Tentakelbüschel entstehen die Arme, ursprünglich interrationalwärts verschoben.

Auch schon sehr früh wird die Haftscheibe angelegt und fertiggestellt. Sie erscheint unmittelbar nach der Fixation der Larve, zeigt sofort alle ihre

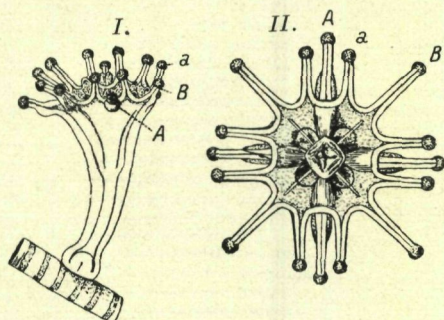


Fig. 37. *Haliclystus octoradiatus* (aus Roscoff), Polyp mit den 8 Rhopaloiden und 8 Tentakeln. Von der Seite (I.) und von oben (II.) gesehen.

A die perradialen, B die interradiellen Rhopalioide; a 4×2 adradiale Tentakel. Nur erst die 4 Randkörper des Mundkreuzes sind mit Klebkissen ausgestattet, die 4 septalen erhalten sie erst im Stadium von 8 Randkörpern + 24 Tentakeln. 66:1. — Nach WIETRZYKOWSKI 1912.

Eigentümlichkeiten und ist schon bei einem Polypen von 16 Tentakeln auf der Höhe ihrer Entwicklung angelangt. Der Teil der Sohle, der in unmittelbarer Berührung mit der Fläche steht, an der das Tier sitzt, also der Rand der Sohle, besteht aus komprimierten Stützlammellen und voluminöseren Drüsenzellen von zweierlei Art. Der zentrale Teil, d. i. der invaginierte Teil der Sohle, ist gleichmäßig zusammengesetzt aus Stützlammellen und großen Drüsenzellen.

Bei zunehmender Größe des Polypen wächst bei *Haliclystus octoradiatus* die innere Drüse nicht mehr mit und verschwindet sogar bald; *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys* aber haben sie noch bei reifen Tieren. Die ektodermale Verdickung am Grunde der

Rhopalioide wächst, je älter das Tier wird, desto mächtiger an und besteht schließlich aus dermaßen vielen Drüsenzellen, daß die Zuwanderung von Knidoblasten zu dem Knöpfchen unterbunden ist. Ebenfalls schon sehr früh in der Entwicklung, bald nach dem Durchbruche des Mundes, entstehen an 4 septoradialen Stellen des Becherrandes Proliferationen des Ektoderms und wachsen, indem sie in 4 Zellkordons zwischen Ektoderm und Entoderm nach unten vorstoßen, die 4 interradianalen Septen aus.

Eine 2. Gruppe von Proliferationsherden liegt in der Subumbrella, an den 4 septoradialen Punkten, von denen die späteren Trichterhöhlen nach innen und stielwärts vorstoßen. Es handelt sich hier u. a. wohl um Magazine von Giftbomben, die bei der Bewehrung der Tentakelknöpfe alsbald wieder ausgeschöpft werden. Zwischen den Gastrobursen stellen sich am Rande durch Durchbruch der Septen die Septalöffnungen her, es entsteht der „Ringkanal“. Die Sexualdrüsen entstehen aus dem Pigmentepithel der Septen und der Gastralaschen. Jede Kapsel tritt deutlich als kleine Invagination des pigmentierten Epithels auf, liegt also in der Mesogloea der Trichterhöhle unter einer der Knidoblastenbänder. Die ersten Sacculi erscheinen in der Nähe der Subumbrella, später pflügt das ganze Septum damit belegt zu sein.

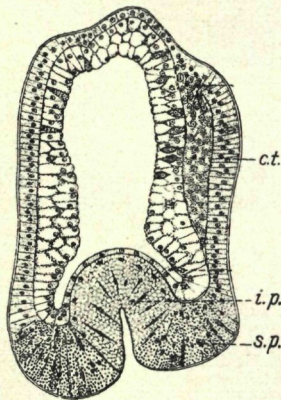


Fig. 38.

Haliclystus octoradiatus
(aus Roscoff), Larve im Stadium mit
4 „primären Tentakeln“, den Rhopalioiden des Mundkreuzes
(Fig. 35 A).

c. t. die septenbildende Zellgruppe;
i. p. drüsige Einstülpung der Fußscheibe, s. p. — 300:1. — Vgl. Fig. 27.
Nach WIETRZYKOWSKI 1912.

2. *Pelagia*. — Die Übersicht über die Entfaltung des Keimes, die M. J. DELAP (1906) gibt (Fig. 39), zeigt, daß die Larve lange Zeit bewimpert bleibt, sehr früh schon die Randlappen ausbildet, ebenfalls sehr früh den Kranz der Rhopalien entwickelt (den Tentakelkranz aber erst weit später hervortreibt) und daß die jüngsten Ephyren noch ohne Gastralfilamente sind. GOETTES Forschungen (1892, 1893) erfassen die Vorgänge ins einzelne, belasten sie aber zugleich auch mit Theorie — zunächst, allgemein, mit der Grundauffassung, daß die unbekannten Ahnenformen ihr getreues Abbild in den einzelnen Larvenformen hätten, und sodann, im besonderen, mit der Vorstellung, daß jede Scyphozoenlarve ein echtes Anthozoon sei. Das Anthozoon oder der Scyphopolyp aber ist, nach dieser Lehre, dadurch ausgezeichnet, daß der zentrale, von den 4 Magentaschen umgebene Schlund ektodermal ist und sein Innenraum von den Taschenräumen durch eine Doppelwand, nämlich das Schlundektoderm und die anliegende Taschenwand getrennt wird. Wo diese 4 Doppelwände oder „Taschenvorhänge“ in der Tiefe mit freiem Rande aufhören, kommunizieren sowohl die Taschen wie der Schlund mit dem Zentrogaster (Ostien, Schlundpforte).

Und dieser ursprüngliche Bau der jungen Larve, des polypoiden Scyphistoma, verwandelt sich früher oder später in den Bau des medusoiden Scyphistoma, indem die beiden Blätter der Taschenvorhänge auseinandergezogen werden und das ektodermale Peristom sich in die dadurch entstandene Bucht, also zwischen Schlund und Magen-

taschen, einseckt und mit ihnen in Berührung tritt (Subumbrella). Infolgedessen liegt die frühere Innenwand der Magentaschen unmittelbar unter der peripheren oder distalen Zone der Subumbrella und des Schlundektoderms unter ihrer proximalen Zone bis zum Mundrande, so daß es auch die Auskleidung des röhrenförmig vortretenden Mundrandes bildet.

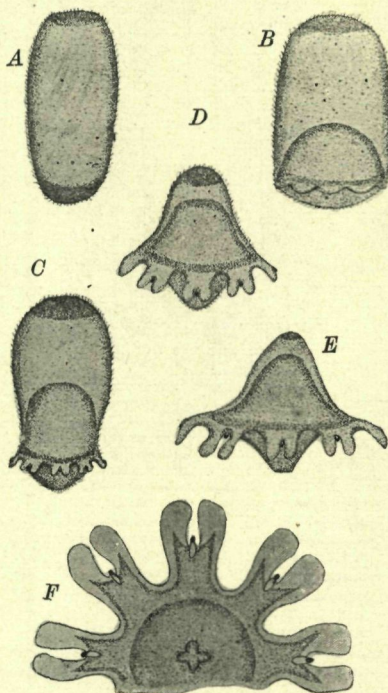


Fig. 39.

Pelagia perla (von Valencia Harbour an der irischen Küste), im Aquarium gezüchtet. Nach 3 Tagen waren aus dem abgelegten Ei bewimperte Planulae (A) geworden. Am 7. Tage wurde das beim Schwimmen hintere Ende breiter, ein Ring von kleinen Pusteln erschien, und ein domartiger Magen wuchs von dem Ringe aus nach innen (B).

Am 8. Tage teilte sich der Ring in 8 Lappen mit je einem Rhopalium (C); der Magen drang weiter ins Innere vor und das Tier wurde glockenförmig (D).

Noch an demselben Tage nahm es Ephyra-Form (E) an, und der Mund brach durch; es bewegte sich aber noch mit Zilien. Die größte Ephyra maß 1 mm im Durchmesser (F). Etwa 3 Wochen später sah die Ephyra wie Fig. 40 aus, und maß 3 mm.

Vergr. A bis D 50:1; E 30:1; F 40:1.

Nach M. J. DELAP 1906.

Durch diese Metamorphose ist die frühere Gestalt des Schlundes und der Taschenvorhänge allerdings aufgelöst, ihr Substrat aber weder verschwunden, noch etwa dessen wichtigster Teil, das Schlundektoderm, zum Munde ausgestülpt. Das Schlundektoderm bleibt vielmehr als Auskleidung umfänglicher Darmabschnitte im Inneren zurück, wenngleich es sich später von dem Entoderm der Magentaschen und des Zentrogasters gewöhnlich nicht mehr unterscheiden läßt. Vor GOETTE wurde im besonderen für *Pelagia* gelehrt, daß ihre Gastrula mit Übergang der Scyphistomastadien durch unwesentliche Veränderungen und ziemlich unvermittelt zur Ephyra hinüberführe. Das Prostoma sollte zum definitiven Munde werden, der Urdarm sich dem äußeren Ektoderm anlegen und in einem gewissen Abstände vom Munde sich in Blindsäckchen ausstülpfen, die in Vorsprünge des äußeren Ektoderms einwüchsen und so die Ephyra-Lappen bildeten. GOETTE hält dafür, daß *Pelagia* sich in allen wesent-

lichen Punkten so entwickelt wie *Aurelia* und nur in weniger belangreichen Dingen abweicht. (S. auch S. III, d 81: HAECKEL über *Aurelia*.)

Die junge Schwärmlarve ist, so findet er, eine verlängerte Gastrula mit relativ kurzem Urdarm, so daß die aborale Hälfte des Ektoderm-

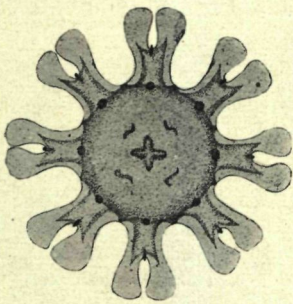


Fig. 40.

Pelagia perla (von Valencia Harbour an der irischen Küste), im Aquarium gezüchtet. Etwa 1 Monat nach dem Ablegen des Eies; Durchm. 3 mm; 4 Gastralfilamente, sehr weiten Magen, 8 Rhopalien, keine Tentakeln. Pusteln von Nesselzellen auf der Exumbrella.

Nach J. M. DELAP 1906.

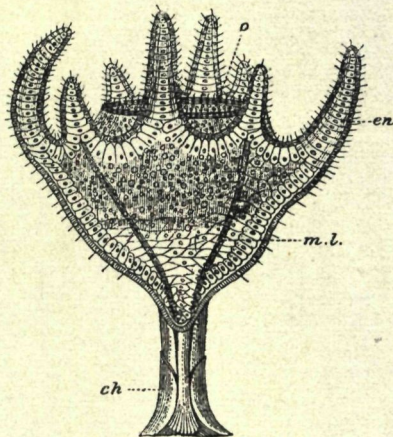


Fig. 41.

Chrysaora hysoscella (aus der Adria), achtarmiges Scyphistoma. — Der Stiel (*ch*) steckt in einer von ihm ausgeschiedenen kutikulären Röhre, einem Periderm-Napf (vgl. Fig. 46); in den 4 Septen sind die Muskelstränge (*m.l.*) sichtbar; am Rande der Exumbrella sitzen 1×4 Tentakel 1. Ordn. und dazwischen 1×4 Tentakel 2. Ordn. *en* das die Tentakel ganz erfüllende Entoderm; *o* der weitgeöffnete Mund. — Nach CLAUS 1877.

schlauches nur eine mit Flüssigkeit gefüllte Höhle umschließt. Sehr bald schließt sich das Prostoma und stülpt sich seine ganze Umgebung zum Schlunde ein, so daß das Prostoma die Stelle bezeichnet, wo sich später am Boden des Schlundes die Schlundpforte öffnete, während der eigentliche Mund mit der Einstülpungsöffnung des Schlundes identisch ist. Unterdessen hat sich der Urdarm in den Magen und die beiden Magentaschen gesondert und zugleich verbreitert sich die Larve in der Hauptebene (die durch die beiden Magentaschen bezeichnet wird).

Das Ektoderm und das Entoderm der Darmanlagen lassen sich durch „gewebliche Merkmale“ nicht gegeneinander abgrenzen. Es entwickelt sich sodann das zweite Magentaschenpaar, das entodermale, und es wird die damit deutlicher gewordene Strahlwidrigkeit auch auf die äußere Gestalt der Larve übertragen. Auf das 4-zählige Stadium folgt ein 8-zähliges, indem jede der 2 ektodermalen und größeren Taschen in 3 zerfällt; und abermals prägt sich die neue Gestaltung auch in der äußeren Form aus, das Peristom aber behält die 4-Zähligkeit bei. Zu den 4 perradialen und den 4 interradianalen Taschen treten, abermals durch

Drittellung des ersten (entodermalen) Taschenpaares 4 adradiale Taschen und 4 adradiale Taschen des zweiten (ektodermalen) Taschenpaares, so daß im ganzen also 6 entodermale und 10 ektodermale Taschen vorhanden sind. Die 4 perradialen und 4 interradianalen Taschen entwickeln unter dem Schirmrande je 1 Randtasche, die alsbald zu einer Randlappentasche auswächst, indem sie das Randektoderm in Form eines Lappens vortreibt.

Es „fehlen“ der *Pelagia*-Larve oben der Stiel mit dem Akrogaster, und unten am Rande der Tentakelkranz und an der Mundscheibe die Trichtermuskeln. Tentakel und Proboscis treten erst an der fertigen Ephyra hervor. Der ganze innere Bau ist nach dieser Auffassung der eines Scyphistoma, d. h. also eines Anthozoons. „Beruht aber das Charakteristische der Scyphistomen in den wesentlichen Zügen jener Vorfahrenform, also in dem bezüglichlichen inneren Bau, so besitzen die Larven von *Pelagia* trotz mancher Rückbildungen in der Tat die Bildung von Scyphistomen . . .“

3. *Chrysaora*. — Das sehr kleine Ei ist durch trübkörnigen Dotter ausgezeichnet und membranlos, aber von einem zarten Follikel umhüllt, der dem Keimepithel entstammt. Die Furchung verläuft im Ovarium und vollzieht sich (CLAUS) als äquale durchaus nach dem Typus der *Aurelia*. „Als eine nicht unwesentliche, schon frühzeitig in die Augen fallende Eigentümlichkeit ist die bedeutende Größe der Furchungshöhle hervorzuheben.“ Es beginnt dann, wie bei *Aurelia*, die Einwucherung eines Zellenzapfens, und zwar an dem verdickten, durch höhere Zellen ausgezeichneten Pole der Zellenblase. Erst größere Stadien bekleiden sich mit Wimpern. Ektoderm und Entoderm legen sich auch dann noch nicht aneinander, wenn sich die enge Gastralspalte trichterförmig erweitert hat. Unter normalen Verhältnissen scheinen die in den Bruträumen lebhaft rotierenden Larven erst nach Schluß des Gastrulamundes auszuschwärmen. — *Chrysaora* geht durch ein festsitzendes Polypenstadium (Fig. 41) und erzeugt von diesem aus Ephyren durch polydiske Strobilation. Die Ephyren erinnern mit einem Stadium von 8 Tentakeln am Schirmrande an alte Pelagien. Wie bei den *Aurelia*-Larven, so ist auch hier das bei der Bewegung nach vorn gerichtete Körperende frei von Knidoblasten und merklich verbreitert, während das hintere einen dichten Wimperschopf und viele Nesselkapseln trägt. Dort entwickelt sich alsbald eine zur Festhaftung dienende ektodermale Drüsenschicht, während am spitzen Ende an Stelle des ursprünglichen Gastrulamundes nach der Fixation der bleibende Mund durchbricht und Tentakeln hervorwachsen. Die 4 ersten Tentakel erscheinen ungleichzeitig; die 4 Septen und die zugehörigen Muskelstränge wachsen erst mit den interradianalen (septoradialen) Tentakeln zugleich vor. „Es existieren daher, da das Vorhandensein dieser wichtigen zur Anlage der Gastralfäden führenden Gebilde als Kriterium des Scyphistoma gelten muß,“ Scyphistomen erst als octonemale Formen (und kommen tetranemale Scyphistomen nicht in Frage). Die Septen wachsen von der Mundscheibe aus nach dem Fußteile vor. Der in sie eindringende Muskelstrang entspricht den Septalmuskeln der Lucernariiden. Am Fußende scheidet das Scyphistoma nach außen eine dünne Chitinlamelle ab, und es bilden sich in den Ektodermzellen Tonfibrillen aus, so daß, wenn die Zellen selbst

zugrunde gehen, was alsbald geschieht, die bis zur Stützlamelle reichenden Fibrillen den Polypen an der chitinigen Unterlage festhalten. Die Vorstellungen GOETTES von der Entstehung der 4 primären Magentaschen und ihrer Derivate sind für *Chrysaora* durch HADŽI und HERIC entschieden abgelehnt worden. Die Magentaschen entstehen nicht eher, als

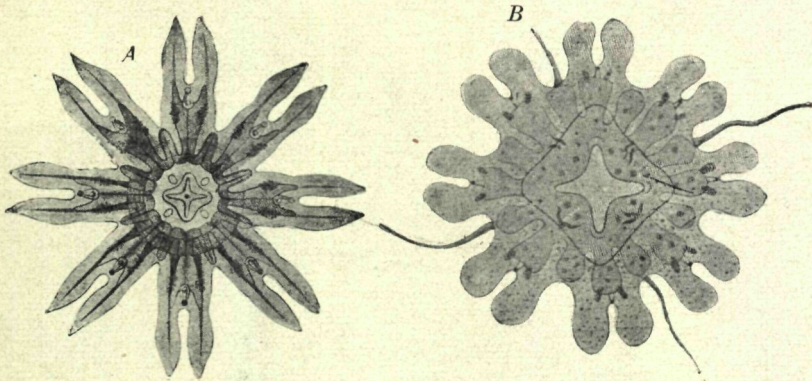


Fig. 42. *Chrysaora* (aus der Adria), Ephyren: A eine junge, B eine ältere. Die junge Ephyra fällt durch besonders lange und spitze Randlappen auf, die sich jedoch beim Auftreten der Tentakel verkürzen und abrunden.
Nach CLAUß aus VANHÖFFEN 1906.

bis sich der Mund und die 4 ersten Tentakel entwickelt haben. Der Pharynx ist entodermal und der Mund bricht von innen her durch, so daß das Entoderm ihn bildet und nicht eine Einstülpung des Ektoderms. Allerdings ähneln die Pharynxzellen den Ektodermzellen dadurch, daß sie Knidoblasten und Drüsen entwickeln. Bei dieser Sachlage können die 4 Magentaschen nur gleicher, nämlich entodermaler Herkunft sein. Außerdem müßte, wenn GOETTES Meinung sich auf *Chrysaora* übertragen ließe, der Pharynx der ersten vom Polypen gelösten Ephyra ektodermal, der aller folgenden aber entodermal sein: es hat aber jede Ephyra einen entodermalen Pharynx. Wie HERIC zeigt, wird durch die ganze Kette der sich bildenden Ephyren hindurch stets das Schlundrohr von dem Verbindungsstück je zweier Ephyren gebildet, mit Ausnahme der ersten; die innere Auskleidung des Pharynx muß also notwendig ektodermal sein.

Die 4 septoradialen Trichterhöhlen der Subumbrella der Ephyra sind Neubildungen und stammen nicht von den Trichterhöhlen der Polypen ab. Die 4 interradianalen Septen der Magenöhle der Ephyra leiten sich jedoch von den larvalen Septen her; doch verschwinden sie bald und der Zentrogaster der Meduse erscheint als ein einfacher, linsenförmiger Raum. Aus der Podozyste (S. III. d 34) einer *Chrysaora* ist noch nach mehr als 3 Jahren ein Polyp ausgekrochen.

Außer durch direkte Entwicklung vom Ei aus und durch Bildung von Podozysten kann ein Polyp auch noch durch Stolonenbildung entstehen (Fig. 31). Podozystenbildung, Knospung und Strobilation folgen

einander im Kreislauf der Jahre. Es liegt hier, nach HÉROUARD, eine Pädogenese vor, die die Erhaltung der Art über lange Zeiträume hinaus sichert.

4. *Cyanea arctica*. — Die Eier sind orangefarbig, fast undurchsichtig und von einer Membran umgeben, die sich zum Teil sehr lange erhält. Das Ergebnis der Furchung ist eine Planula mit kleiner

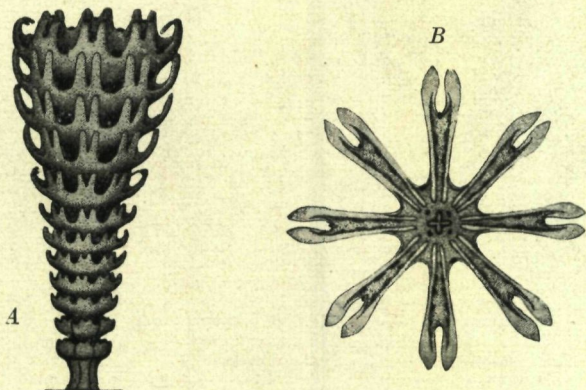


Fig. 43. *Cyanea lamarecki*, Strobila (A) und Ephyra (B), — von Valencia Harbour an der irischen Küste, im Aquarium gezüchtet. — A 8:1, B 10:1.
Nach M. J. DELAP 1905.

Höhlung, mit kleinen Zellen an dem einen und größeren Zellen an dem entgegengesetzten Pole. Bis zur Planulabildung verweilt der Keim in den Falten der Mundgardinen. So wie die Planula verschieden viel Zeit zur Entfaltung beansprucht, so noch mehr das Scyphistoma. Manche Polypen stoßen bereits nach 20 Tagen die ersten Ephyren ab, andere erst nach 30, 40, ja 60 Tagen. Im Vergleich zu den *Aurelia*-Polypen sind die *Cyanea*-Polypen klein und weißlich von Farbe. Manche treiben Stolonen aus dem Körper oder aus dem Stiel, die sich manchmal noch verzweigen und an den Enden Polypen erzeugen und so kleine Kolonien bilden. Daß ein Polyp direkt aus dem Körper hervorknospte, wie bei *Aurelia* geschieht, ist hier noch nicht beobachtet worden. Die Strobilen bestehen nur aus wenigen Gliedern, oft nur aus einem einzigen, nur sehr selten werden 3 bis 5 Ephyren hintereinander abgestoßen. Die Tentakel entstehen gewöhnlich zuerst in der 4-Zahl, manchmal entstehen auch nur erst 2, und dann später 2 andere. In ganz seltenen Fällen stehen 3 um einen 3-eckigen Mund, denen später 3 andere folgen. Gewöhnlich beträgt die Zahl der Tentakel 16, zuweilen 20 und mehr.

Sobald jedoch der Polyp sich anschickt, die Ephyra zu formen, beginnen die Scyphistoma-Tentakel zu atrophieren, wobei sie noch lange ihre Reizbarkeit und alte Aktivität behalten; zuerst gehen die primären ein und dann die der späteren Serien, jedoch in irregulären Intervallen. Eine Ephyra von 3.5 mm Durchmesser hat einen einfachen 4-eckigen

Mund mit 4 gerundeten, kantigen Lippen. Die 8 Tentakelbuchten am Rande sind viel weiter und tiefer als die der Sinnesorgane. Die Tentakel hängen am Schirmrande, aber je größer das Tier wird, desto mehr überwächst der Rand die Ansatzstellen der Tentakel und rückt so die Tentakel an die Unterseite des Schirmes. Im Gastralraume stehen 4 Gastralfilamente nahe den interradianalen Ecken des Mundes. Von dem Zentrogaster strahlt nach jedem Rhopalium und nach jedem Tentakel je 1 enger Koronaldarmkanal aus, und in das Mundrohr führt ein kurzer Pharynx. Junge Medusen von 7 mm Durchmesser haben auf der Schirmoberseite schlanke Papillen.

Cyanea lamarcki weicht in einigen Punkten von *Cyanea arctica* ab, wie Fig. 43, 44 (und der zugehörige Text) nachweist.

5. *Aurelia*. — Das reife Ei hat 0.12 bis 0.15 mm Durchmesser, ist gelblich, fast undurchsichtig und von einer zarten Membran umgeben. Das Plasma ist von Dotterkörnchen verschiedener Größe durchsetzt. Die Oogenese der W-atlantischen Form, der *Aurelia flavidula*, verläuft ohne Phagocytose. Die Gastrulation gleicht der von *Cyanea arctica*. Nach Verschuß des Blastoporus strecken sich die stark vermehrten Ektodermzellen, zehren ihren Dotter auf und bilden zum Teil Nesselkapseln, während sich die dem Ektoderm engangliegenden Entodermzellen weniger verändern. Auf die sehr variable Bildung der Planula folgt oft Enzystierung. Das Scyphistoma (Fig. 32) ist in seiner Entwicklung sehr veränderlich. Zuweilen treibt es Stolonen. Wenn es strobiliert, kann es geschehen, daß die unteren Glieder nicht Randlappen entwickeln, sondern Tentakel treiben. Wenn solche Glieder sich ablösen, entstehen nur Polypen. Auch bei mittleren Segmenten kann Entwicklungshemmung eintreten und durch Einschmelzen der Randorgane wieder das Polypenstadium erreicht werden (Fig. 45, 46). Ein Polyp kann also auf fünflei Art entstehen.

Die Tentakel knospen während der Strobilation. Der Zuwachs vollzieht sich in den Ordnungszahlen 4, 8, 16, 24; das 12- und 20-tentakelige Stadium sind Zwischenphasen (Fig. 45). Am Fuße der Larve bilden sich Drüsenzellen mit Pseudopodien aus. Ein Septaltrichter im Sinne GOETTES ist nach FRIEDEMANN (1902) und PERCIVAL (1923) weder

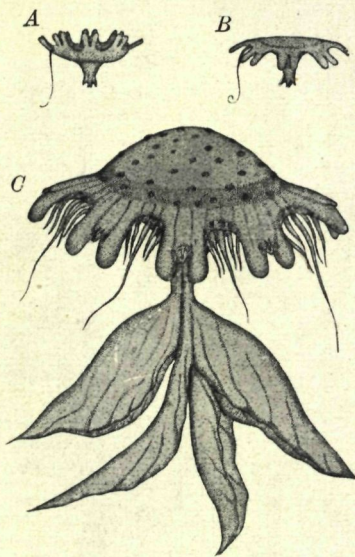


Fig. 44.
Cyanea lamarcki, Ephyra (A, B) und junge Meduse (C) (von Valencia Harbour an der irischen Küste), im Aquarium gezüchtet. — A und B zeigen eine 3 Wochen alte Ephyra mit nur erst einem Tentakel, in 2 verschiedenen Schwimmstellungen; C eine 7 Wochen alte Meduse mit Nesselwarzen auf der Exumbrella. Sämtlich 2:1. — Nach M. J. DELAP 1905.

bei jungen, noch bei alten Scyphistomen vorhanden; doch zeigt sich bei älteren als völlige Neubildung interradianal eine Einstülpung, an die der Muskel sich distal anschmiegt. Diese Einstülpung selbst ist nur eine Erscheinung des Larvenlebens und nicht der Anfang des Peristomtrichters, der Subgenitalhöhle der *Meduse*. Noch bei freischwimmenden Ephyren ist dieser Muskelrest vorhanden. Der Pharynx ist hier ebensowenig wie bei *Chrysaora* mit Ektoderm ausgekleidet. Die Gastralzellen verdauen extra- und intrazellulär. Die 4 Septen reichen nur bis zu $\frac{1}{2}$ der Gastral-

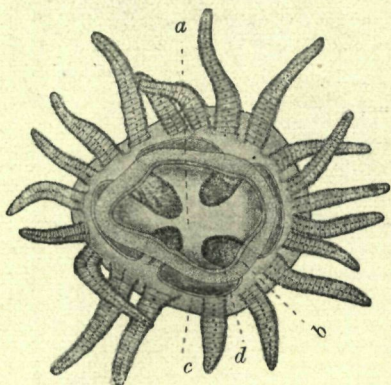


Fig. 45.
Aurelia aurita (von Warnemünde),
im Aquarium gezüchtet;
älteres Scyphistoma, 3,5 mm groß;
Tentakel in abnormer Anordnung.
a Zentrogaster, Magen; *b* Mundrohr;
c Taniöle; *d* gastrale Tasche.
Nach FRIEDEMANN 1902.

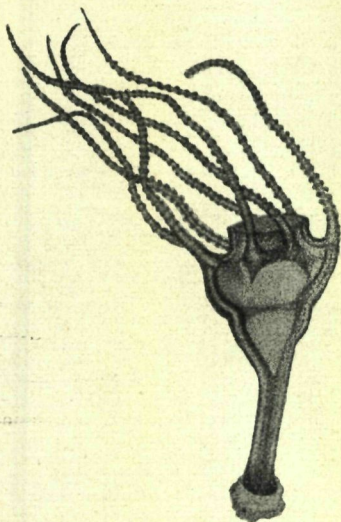


Fig. 46.
Aurelia aurita (von Warnemünde),
Polyp im Anfang der Strobilation,
0,48 mm groß (im Aquarium gezüchtet).
Der Fuß sitzt in einem Periderm-Napf;
die Durchschnürung beginnt;
von Trichtern, Septalostien, Lappentaschen ist noch nichts zu sehen.
Nicht jede Strobilation beginnt und verläuft so wie diese hier.
Nach FRIEDEMANN 1902.

höhle hinab. 4 Ostien, je 1 in jedem Septum, stellen eine Art Ringkanal dar. Die Gastralfilamente erscheinen schon sehr früh, etwa um die Zeit, wenn das Schlundrohr der Ephyra vorwächst. Sie erscheinen in 4 Paaren an den Septen (Fig. 33, 47). (Die Längsmuskel haben nicht teil an ihrer Bildung.) Die Tentakel sind nicht Vorläufer der Rhopalien, sondern vielmehr Bildungen sui generis. — Ältere Stadien von Ephyra-Formen sind in den Fig. 48, 49 dargestellt. „Sie zeigen den Übergang von der Ephyra in die ausgebildete Meduse durch Rückbildung der Ephyra-Lappen und Entwicklung des Gefäßsystems, der Tentakeln, der Gastralfilamente und des Mundrohrs“ (VANHÖFFEN 1906). — Fig. 53 gibt eine der vielen Abnormitäten wieder, die die Art so leicht bildet.

7. *Rhizostoma pulmo*. — VAN BENEDEN (1866) hat an der belgischen Küste im IX. gesehen, „le vitellus s'organiser en embryon cilié, s'allonger, ensuite et s'effiler, puis décrire dans leurs mouvements

des tours de spire comme des embryons de mollusques“, hat dann aber diese Planulae nicht weiter verfolgen können. — HARTLAUB erhielt bei Helgoland eine Larve am 23. VII. 1895 ähnlich der von CLAUS (1883) abgebildeten aus dem Mittelmeere; die intermediären Randlappenpaare waren daran bedeutend kleiner als die radialen. — „Ein Jugendstadium von 3 mm Durchmesser (Fig. 53) zeigt, daß schon die jungen Rhizostomen sich deutlich von den Ephyren der Semaestomen unterscheiden und daß auch sie wesentliche Veränderungen beim Heranwachsen erfahren.“ (VANHÖFFEN 1906.) — Bei 3.5 mm Durchmesser hat die Ephyra einen zentralen, kreuzförmigen Mund mit 4 Lippen, die mit Tentakeln garniert sind, 8 Paar „Velarlappen“ und 8 Paar rhopalare Lappen, 16 Radiärkanäle, einen Ringkanal, und die 8 Mundarme entstehen aus paarigen Endfalten der 4 primären Strahlen des kreuzförmigen zentralen Mundes.

(S. auch die Kritik STIASNYS [1921, p. 28/33] an den CLAUSschen Studien zur Medusen-Entwicklung, wonach es wahrscheinlich ist, daß

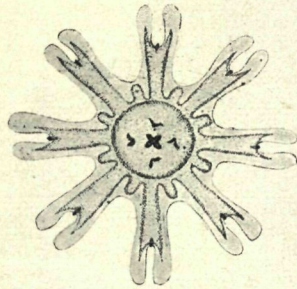


Fig. 47.

Aurelia aurita (von Valencia Harbour an der irischen Küste), jüngere Ephyra (ein vorhergehendes Stadium s. Fig. 33), im Aquarium gezüchtet. — Zwischen den Randlappen stoßen neue Kanäle des Kranzdarmes vor; die Zahl der Gastralimente hat sich verdoppelt. — $\pm 12:1$.
Nach M. J. DELAP 1906.

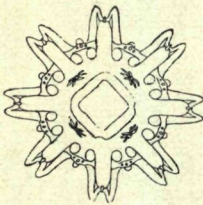


Fig. 48.

Aurelia aurita, ältere Ephyra von etwa 0.5 mm Durchmesser.
Ein vorhergehendes Stadium s. Fig. 47. Zwischen den Ephyra-Lappen erscheinen die Tentakel; die Zahl der Gastralimente nimmt zu.
Nach VANHÖFFEN 1906.

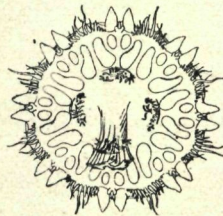


Fig. 49.

Aurelia aurita, alte Ephyra von 1.7 mm Durchmesser.
Die Ephyralappen sind schon weit rückgebildet; es erscheinen viele Tentakel und viele Gastralimente, und der Kranzdarm verzweigt sich reicher.
Nach VANHÖFFEN 1906.

CLAUS gelegentlich *Chrysaora*-Embryonen für *Cotylorhiza*-Larven gehalten hat und wonach überhaupt die Schrift von 1883 das größere Vertrauen verdient.)

Absterben, Tod

Die Medusen, Tiere also, „wo der Anfang eines lokalisierten Nervensystems vorhanden ist“, mögen noch nicht zu dem Typus der Tiere gehören, der durch ein Versagen des Nervensystems stirbt.

„Die Frage wird aber hier dadurch kompliziert, daß diese Arten keine begrenzte Lebensdauer haben“ (LIPSCHÜTZ 1915). Ein Zeichen des Todes der Meduse ist es, wenn ihre Pigmente sich im Wasser aufzulösen beginnen.

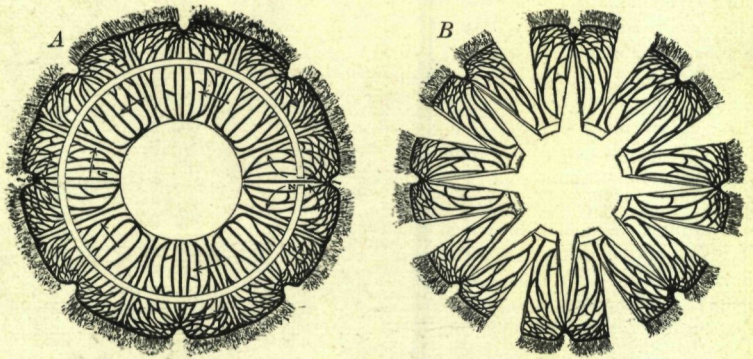


Fig. 50. *Aurelia aurita*, ringförmige (A) und fächerförmige (B). Zerschnitten, um die Leitung der Reize festzustellen. — Nach ROMANES 1885.

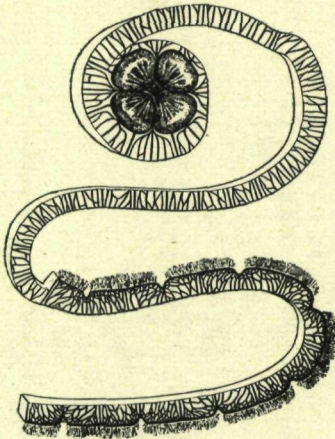


Fig. 51.
Aurelia aurita,
bandförmige Zerschnitten, um die
Leitung der Reize festzustellen.
Nach ROMANES 1885.

Wie alt Lucernariiden werden können, ist nicht bekannt. Für SARS steht es außer jedem Zweifel, daß *Lucernaria quadricornis* mehrjährig ist. Wie alt Semaestomen als Medusen werden können, ist auch nicht be-

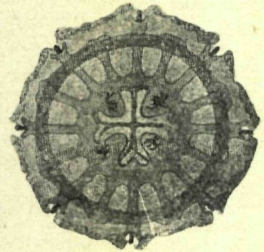


Fig. 52.
Rhizostoma (aus dem Mittelmeer),
Jugendstadium
von 3 mm Durchmesser.
Nach CLAUS aus VANHÖFFEN 1906.

kannt. Die Scyphistomen von *Chrysaora*, *Aurelia* und *Cyanea* halten sich im Aquarium viele Jahre und erzeugen jedes Jahr wieder junge Quallen. Sicherlich sind Scyphistomen also langlebig.

Anpassung an Temperaturen Boreale Tiere scheinen verhältnismäßig leichter zunehmende Kälte zu ertragen als tropische Formen zunehmende

Wärme. So setzt *Cyanea arctica* ihre Pulsationen noch fort, wenn ihre Umbrella schon halb im Eise festgefroren ist und lebt — anscheinend unbeschädigt — nach gänzlichem Einfrieren selbst noch nach Stunden wieder auf, wenn das Eis wieder schmilzt (FLATTELY & WALTON 1922).

Aurelia lebt in den Tropen sehr nahe ihrer Hitzetodtemperatur und ist deshalb kaum fähig, den Sommer in den oberflächlichen Schichten der warmen Meere auszuhalten. Auch in der Adria leidet sie im VIII. sehr und stirbt bei nahe an 30° und ruhiger See ab (KRUMBACH). In den britischen Gewässern kann sie nach Einfrieren in Eis wieder aufleben. In dem kühlen Halifax hört sie bei Ansteigen der Wärme bei 29.4° auf zu pulsieren, bei einer Temperatur, wo sie bei den heißen Tortugas noch sehr aktiv ist (Rassebildung!).

Regeneration Über die Erfahrungen auf diesem Gebiete läßt sich hier auch nicht annähernd befriedigend referieren, es sei darum nur auf die Literatur verwiesen:

Lucernaria quadricornis: SARS 1846 (AD. MEYER 1865 hat sehr wahrscheinlich auch mit dieser Art experimentiert, nicht mit *Halicystus*), KASSIANOW 1901, CARLGREN 1909;

Lucernaria campanulata: KASSIANOW 1901;

Halicystus octoradiatus: BROWNE 1895, KASSIANOW 1901, BERGH 1888;

Craterolophus tethys: ANTIPA 1891, GROSS 1900, KASSIANOW 1901;

Pelagia: BROCH 1913;

Aurelia: EIMER 1877, 1878, ROMANES 1876/1877, 1885, BROWNE 1894/1895, DUNCKER, SORBY, HERDMAN, UNTHANK 1894, BATE-SON 1895, BALLOWITZ 1898, HARGITT 1905;

Rhizostoma: HARGITT 1904.

Variationen Anomalien in der Zahl und Anordnung der Organe werden bei *Lucernariidae* oft beobachtet. Es sind *Lucernaria* mit 9 und 10 Armen gefunden worden. Bei *Halicystus* wechselt die Zahl der Rhopalioide sehr, bei *Craterolophus* treten Randkörper gelegentlich und wohl nur abnormerweise auf. Bei *Halicystus octoradiatus* (von Plymouth, BROWNE 1895) wurden gezählt unter 154 Exemplaren 120 normale. Einige waren gute Fälle von kongenitaler Variation, andere von unvollständiger Regeneration. Kongenitale Variation trat gewöhnlich auf als Zunahme oder Abnahme in der Zahl der Organe, die entweder zusammen oder gesondert variierten. Nur 3 zeigten Zahlenvariationen in allen Organen. Die Rhopalioide variierten unabhängig von der Zahl der anderen Organe. Manche saßen an ungewöhnlichen Orten. Nach HORNEILL (1893) variierten (bei Jersey) 33% unter 118 Exemplaren in der Zahl der Randkörper oder der Tentakelbüschel; 66% hatten einen geknöpften Tentakel auf der Spitze des Randankers; einige hatten nur eine leichte Schwellung der Spitze mit wenigen Nesselzellen, manche einen ganz normalen Tentakel an der Stelle. Mehr als die Hälfte hatten keine Randkörper.

Pelagia (aus dem N-atlantischen Ozean; BROCH 1913). Messungen zeigten, daß Länge des Mundrohres und Länge der Mundarme stark

variieren, was aber vielleicht davon abhängt, daß beide sich ungleich kontrahieren. Das Verhältnis variierte bis zu 25% bei den größeren Exemplaren. Kleinere, noch im Ephyra-Stadium befindliche Pelagien, die noch nicht ihre Tentakel gleichmäßig entwickelt hatten, hatten noch keine Mundarme oder nur eben erst angedeutete. Von 7 mm Durchmesser an waren die Mundarme gleich dem Manubrium. Später wuchsen die Mundarme schneller an. — Unter 106 atlantischen *Pelagia* der Deutschen Südpolar-Expedition befand sich eine dreistrahlig gebaute, mit nur 3 Mundarmen, 3 Gonaden, 6 Tentakeln und 6 Rhopalien.

Cyanea variiert im Zentrum viel seltener (!) als am Rande. Es ergeben sich gleichmäßig viele Abnormitäten in gutem Seewasser wie in brackischem und in verunreinigtem; das Medium ist also ohne Einfluß.

Aurelia (in der Ostsee, bei Warnemünde; EHRENBURG 1836). Man hat die Zahl der Eierstöcke und äußeren Organe bei den Akalephen zu Gattungscharakteren benutzt. Doch sind diese Zahlen bei den Individuen sehr unsicher und veränderlich. Schon v. BAER bemerkte, daß zwar am häufigsten 4 Eierstöcke und Fangarme vorhanden sind, aber nicht immer; schon O. F. MÜLLER zählte zuweilen 3. BAER fand 3, 4, 5 und 6, und sah, daß sich mit der Zahl der Fangarme und Kanäle auch stets die der Ovarien änderte. EHRENBURG fand 1, 2, 3, 4, 5, 6 und 8 Eierstöcke. „In allen Fällen, welche ich beobachtete (sagt er), ergab sich ein Streben zur Vierzahl, das bald durch Wucherung in einzelnen Organisationsteilen überschritten, bald durch Hemmung nicht erreicht war. Unter 100 Individuen läßt sich kaum ein anderes Verhältnis auffinden, als daß 90 die reine Vierteilung 4, 8, 16 zeigten, etwa 3 die Dreiteilung 3, 6, 12, etwa 3 die Fünfteilung 5, 10, 20, vielleicht 2 die Sechsteilung 6, 12, 24, und die übrigen 2 andere Zahlen erkennen ließen. Es gab also einen häufigen Typus und seltene Schwankungen um denselben, wie das Lebendige sie überall zeigt.“

Aurelia (in der Nordsee, im Plymouth Sound; EDW. T. BROWNE 1901, Fig. 24; 53). Die Zahl der Rhopalien wird definitiv im Ephyrastadium fixiert. Eine normale Ephyra hat 8 Randleppen, jeder mit einem Rhopalium und mit einem vom Magen ausgehenden Kanal. Mit der Variation der Anzahl der Lappen ändert sich die der Rhopalien und die der Radialkanäle in gleichem Sinne, die 3 Werte stehen in Korrelation, ausgenommen, wenn Zwillingbildung der Rhopalien eintritt, — aber das ist sehr selten und kommt unter 1000 Alten nur 5-mal vor. Es kann also angenommen werden, daß die Zahl der Rhopalien, mit der die Ephyra in das Leben eintritt, das ganze Leben hindurch gleich bleibt. Unter 359 Ephyren hatten 22.6% mehr oder weniger als 8 Rhopalien; unter 1116 variierten 20.9%. Unter 383 Alten variieren 22.8%. Im Ästuarium des Tamar bei Plymouth fanden sich unter 2000 Alten solche mit 4 bis zu 15 Rhopalien, und 20.2% davon hatten mehr oder weniger als die normale Zahl. Die numerische Variation einer Gruppe von 1000 Alten ergab 22.9% Abweichung von der Norm. Bei 1000 Alten aus dem VI. ergab sich eine Korrelation zwischen den Radialkanälen und den Rhopalien. Unter 1000 Alten sind 58 Exemplare (5.8%) mit weniger als der normalen Anzahl Rhopalien, und die Mehrzahl zeigt, daß die abwesenden Rhopalien dem perradialen System angehören. Exemplare mit weniger als der normalen

Zahl Gonaden haben gewöhnlich auch eine geringere Zahl Radialkanäle und Rhopalien. Unter 3000 Aurelien hatten 2.4% mehr oder weniger als die normale Zahl (4) Gonaden; die Reihe beginnt mit 2 und endete mit 10, und die meisten zeigten eine Zunahme der Zahl. Unter 3000 Alten hatten 21.1% eine Variation in der Zahl der Rhopalien und 2.2% von diesen hatten eine abnorme Zahl von Gonaden. Aber die Variation in der

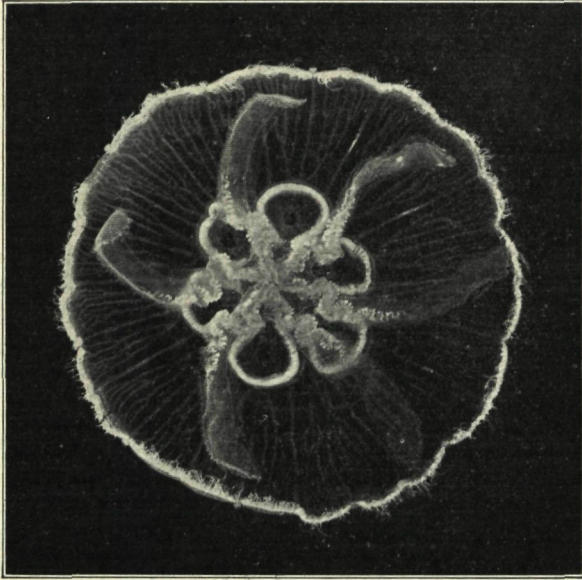


Fig. 53. *Aurelia aurita* (aus der Nordsee); sechszählige Abnormalität.
Aus dem Bild-Archiv der Biologischen Anstalt auf Helgoland; F. SCHENSKY phot.

Zahl der Gonaden hatte einen beträchtlichen Einfluß auf die numerische Variation der Rhopalien. Nur 4 von 72 Exemplaren mit anomaler Zahl der Gonaden hatte 8 Rhopalien. Unter 383 Alten hatten 2.08% eine abnorme Zahl Gonaden.

Aurelia (aus Kiel, im Zoologischen Institut Jena gezüchtet; HAECKEL 1881). Der bekannte gewöhnliche Generationswechsel dieser Scheibenqualle zeigte auffallend viele Abweichungen und Variationen, die schon die Bildung der Gastrula und des Scyphistoma betrafen. Die meisten Polypen bildeten nur eine 2-gliedrige Strobila. Die merkwürdigste Abnormalität bestand jedoch darin, daß sich in mehreren Fällen die Ephyra-Larve direkt aus der Gastrula entwickelte (und Polyp und Strobila also ausfielen). Unter besonderen Umständen kann demnach *Aurelia* dieselbe Hypogenesis oder die „abgekürzte direkte Entwicklung“ einschlagen, die bei *Pelagia* normal ist.

Aurelien mit ganz nach oben zurückgeschlagenem Schirm (DUNCKER 1894, O-Holstein, Neustädter Bucht) sind Krüppel, „die durch Quellung

der Gallerte und partielle Kontraktion der Muskeln zustande kommen, wenn Medusen an den Strand oder in ganz seichtes Wasser, aus dem sie teilweise herausragen, geraten, dort eine Weile liegen bleiben und schließlich durch Flut, Wind oder Wellen eines vorüberfahrenden Dampfers wieder flott werden. Es sind zufällige Bildungen.“ (VANHÖFFEN.)

Reduktionen Rückläufig gerichtete Formänderungen sind bei *Chrysaora* der Adria (HADŽI 1905) beobachtet worden. „Unter einer bisher nicht näher erforschten Summe äußerer Umstände, zu denen Hunger und Gefangenschaft gehören, beginnen Polypen, wie Ephyren, ein Organsystem nach dem anderen einzuschmelzen und unter steter Volumverminderung den frühesten Entwicklungsstufen zuzustreben, bis eine kugelförmige, planula-artige Gestalt resultiert, an der man nicht einmal mehr die Mundöffnung erkennen kann“ und schließlich der ganze Rest zerfällt.

„Ebenso rätselhaft wie interessant sind die Veränderungen in der Größe, welche ich“ (BRANDT 1870) „wiederholt an lebenden Rhizostomen konstatiert habe. Im Verlauf von einigen Stunden und besonders über Nacht sah ich sie so an Volum abnehmen, daß sie gar nicht wiederzuerkennen waren. Ihre Körperform blieb hierbei gänzlich unverändert, und die Tiere waren noch ganz lebendig. Daß tote Medusen infolge verschiedener Eingriffe zusammenschrumpfen, ist freilich eine allgemein bekannte Tatsache. Nach v. BAERS (1823) Angabe bemerkte schon RÉAUMUR an Rhizostomen ein Zusammenschrumpfen, wenn er sie in kochendem Wasser legte. „Die schnelle Verkleinerung von *Medusa aurita*, wenn man sie mit kochendem Wasser übergießt (fährt v. BAER fort), gleicht einem Taschenspielerkunststück. Auch in Weingeist werden sie kleiner. Selbst im Wasser schienen mir die toten immer kleiner als die lebenden.“ — Mit diesen Verschrumpfungen, durch welche die Körperform unverändert bleibt, sind selbstverständlich die so häufig an frei im Meere schwimmenden Tieren vorkommenden Beschädigungen nicht zu verwechseln. EYSENHARDT (1821) gibt an, daß er nur sehr selten die 3 Flügel an den Enden der Arme gefunden hat, daß dieselben vielmehr wahrscheinlich [?] durch die Strömung des Wassers abgeschliffen waren. „Ich selbst habe ähnliche Beschädigungen wiederholt in einem großen Glasgefäß zustande kommen sehen. Alle blattförmigen Anhänge der Tentakel schmolzen gleichsam von außen ab, indem sie einen fadenziehenden, klebrigen, an ihnen haften bleibenden Schleim absonderten.“

Leuchtvermögen *Pelagia* (in Neapel; DAHLGREN 1916; Fig. 17, 54). Es leuchtete die äußere Oberfläche der Umbrella, wie der Arme und Tentakeln, und zwar leuchteten meist nur einzelne Flecken und Streifen von unregelmäßiger Form. Nur bei kräftiger Reizung leuchtete die ganze Körperoberfläche (Fig. 17). Das Licht war grünlich, dauerte einige Minuten und verlöschte dann langsam. Die Medusen leuchteten nur auf Reizung, und zwar sowohl mechanische wie auch chemische oder elektrische Reizung. Bei nicht übermäßig starker Reizung entsprach die Stärke der Lichtproduktion dem Grade der Reizung. Bei leichter Berührung mit einem Glasstab entstand zunächst ein lokaler Lichtfleck auf der Umbrella, der sich langsam in Form von Linien und Streifen ausbreitete. Bei stärkerer Berührung entstand ein helleres Licht, das sich über die ganze Oberfläche

ausbreitete, und nach sehr heftiger Berührung leuchtete sofort die ganze Oberfläche des Tieres. DUBOIS (1914) meint, daß es sich bei *Pelagia* um einen Sekretionsvorgang handle, der in den Epidermiszellen lokalisiert sei. Durch Zerfließen der Zellen könne aber eine echte epidermale Sekretion eines Leuchtschleimes entstehen. DAHLGREN (1916) nimmt an,

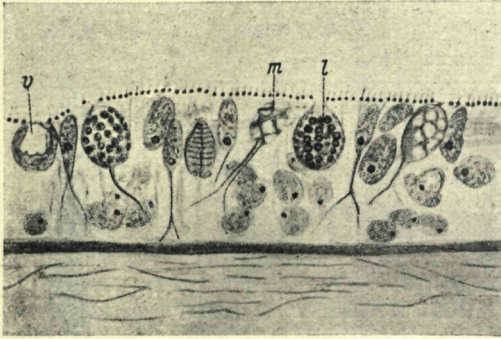


Fig. 54. *Pelagia noctiluca*, Schnitt durch die Oberfläche der Exumbrella.
l Leuchtzelle; v entleerte Drüsenzelle; m Schleimzelle. — Nach DAHLGREN 1916.

daß der eigentliche Leuchtvorgang bei *Pelagia* extrazellulär verlaufe. Berührt man ein ruhendes Tier, so leuchten die Finger nicht, es ist also keine Leuchtsubstanz von den Zellen abgegeben. Er meint, daß ein bestimmtes Sekret, das Luciferin, von den Zellen, in denen es aufgespeichert wird, mit dem freien Sauerstoff des Seewassers in Berührung komme. Die Entladung des Sekretes sei das Ergebnis einer Nerventätigkeit, die auf den Reiz folge. Der Impuls würde wahrscheinlich durch den subepithelialen Nervenplexus fortgeleitet. Dem eigentlichen Leuchtsekret soll Schleimsubstanz beigemischt werden, die aber von anderen Zellen stamme. Die Luciferinzellen könnten aber durch Differenzierung aus den Schleimzellen hervorgegangen sein (Fig. 54).

Cyanea leuchtet nicht (HARVEY 1921).

Physikochemisches

Wahrscheinlich sind alle Scyphozoen im Salzgehalte ihrer Körperflüssigkeit abhängig von den im Meerwasser gelösten Salzen, also poikilosmotische Tiere. Nach BOTTAZZI enthält der Saft der O-amerikanischen *Aurelia* gegenüber 100 Teilen Na, 4.13 Ca, 5.18 K und 11.43 Mg (und das umgebende Seewasser 3.84 Ca, 3.66 K und 11.99 Mg). Es ist zu erwarten, daß Aurelien anderer Meere andere Salzgehalte aufweisen.

Zum Leben der Tiere wie der Pflanzen ist absolut notwendig eine Kombination bestimmter Ionen. NaCl für sich allein z. B. schädigt die rhythmischen Schirmbewegungen der Medusen (BETHE 1908). Erhalten bleibt die Schirmkontraktion nur in einem äquilibrierten Ionengemisch NaCl + KCl + CaCl₂ oder eben Seewasser (LILLIE 1906).

Die Scyphozoen gehören durchweg zu den Tieren mit sehr hohem Wassergehalt. „Eine Meduse ruht in ein schmales Gefäß mit Wein-

geist gesetzt, verfault rasch darin, indem sie sich ihres Wassers entleert, das sich um sie sammelt und den leichteren Weingeist emporhebt, ohne sich damit zu mischen und ihm eine Berührung des Präparates zu gestatten“ (BRONN 1860). Aurelien, die man auf einem Blatte Papier eintrocknen läßt, hinterlassen „kaum einen fleckenden Überzug“ (BRONN 1860). Die *Aurelia* der Ostsee enthält mehr Wasser als die der Adria (das Verhältnis ist 97.9% in der Ostsee und 95.3 bis 95.7% in der Adria), weil das Wasser der Ostsee leichter ist und der gleiche Körper ein größeres Übergewicht hat.

Beziehungen zur Umwelt

1. Parasiten. — In den Bruthöhlen der *Aurelia* der Kieler Bucht ist *Hyperia latreillei* Guer. nicht selten (MEYER & MÖBIUS 1862). Von anderen Arten unseres Gebietes sind Parasiten nicht gemeldet worden.

2. Symbiosen. — *Cyanea*. Die vor Jütland den Kabeljau fischenden holländischen Fischer (VAN BENEDEN 1866) sehen oft, nach BASTER, bei ruhiger See diese Medusen in großen Mengen und in bis zu 2 Fuß großen Exemplaren. Diese Fischer versichern, daß sie unter den Umbrellen dieser Medusen immer in Mengen junge *Gadus morrhua*, *carbonarius*, *aeglefinus* antreffen, die sich dort vor den Angriffen der großen Fische verbergen, bis sie etwa fingerlang geworden sind. „Die jungen Pferdemakrelen, *Caranx trachurus*, scheinen (sagt HARTLAUB 1913) geradezu mit Vorliebe sich unter den Schirmen der großen Scheibenquallen aufzuhalten, wo sie zu ihrer Ernährung [?] die Tentakel abfressen.“ Vergl. auch S. XII. g 83, XII. h 95.

3. Natürliche Feinde der Quallen sollen Wale und Seehunde sein; sicherlich gehören dazu viele Fische.

4. Nutzen für den Menschen. — *Rhizostoma*. BORLASE sagt, daß 1758 diese Medusen in Cornwall bisweilen von Menschen gegessen wurden. — Hin und wieder läßt sich das Kunstgewerbe anregen, die Formen der Quallen in Ornamenten, Stickereien, Lampen frei nachzubilden. Ansätze zu solcher Verwendung finden sich neuerdings wieder bei MÉHEUT (1913) und PAUL FLANDERKY.

5. Schaden für den Menschen. — Die größeren Medusen mögen der Fischerei schädlich werden durch Vernichtung von Fischeiern und jungen Fischen. — Über das Nesseln der *Aurelia* und *Cyanea* macht EHRENBURG (1936) eine Bemerkung, die in einem größeren Zusammenhange geprüft zu werden verdient: „Es scheint, daß die Behauptung des Nesseln der *Medusa aurita* nur auf einer Verwechslung mit anderen Formen beruht. In der Ostsee, wo diese Meduse allein vorhanden ist, bin ich beim Baden oft mit dem Körper in Berührung mit diesem Tiere gekommen, ohne je ein Nesseln zu fühlen. Auch das Berühren mit der Zunge gab kein Gefühl von Schärfe. Dagegen habe ich nach vielem Berühren der roten *Cyanea capillata* mit den Händen in der Nordsee an heftigem Brennen und Schwellen der Rückenseite der Hände sehr gelitten. In der Nordsee Badende haben sich daher vor Berührung der Medusen mit dem Körper in acht zu nehmen, dagegen alle an der S-Küste der Ostsee Badende die Medusen nicht zu fürchten haben.

Badende, die nicht bloß in der Ostsee baden, warnt man allerdings zweckmäßig vor Berührung aller Medusen, weil sie an anderen Orten leicht schädliche mit den unschädlichen verwechseln. Auch kommen schädliche schon an der N-Küste der Ostsee nach Nordstürmen häufig vor. Sie pflegen aber, weil sie salzigeres Wasser zu bedürfen scheinen, bald zu sterben, so daß es an der S-Küste der Ostsee nur die unschädliche, sehr zarte *Medusa aurita* gibt.“

Nachtrag

1. Zu S. III. d 16 ist zu ergänzen:

Ordnung *Lucernariida*, Familie *Cleistocarpidae*.

Gattung *Depastrum* Gosse 1858.

Die die Gattung begründende Form ist *Depastrum cyathiforme* Gosse 1858, die zuerst von MICHAEL SARS gefunden und (1846) als *Lucernaria cyathiformis* so beschrieben wurde: „Nur $\frac{1}{2}$, selten $\frac{3}{4}$ Zoll lang... Becherförmig. Der Rand des Körpers oder der Scheibe nicht in Strahlen [8 adradiale »Arme«] geteilt, sondern ganz, kreisrund, und fast ohne Zwischenräume mit Tentakeln besetzt. Die Tentakel sind in 7, 8 oder 9, am häufigsten doch in 8 Büschel vereinigt, mit sehr kleinen Zwischenräumen, welche oft ganz von einem einzigen Tentakel, der etwas höher als die in den Büscheln steht, ausgefüllt werden [also ein Rhopalioid ist]. Alle Tentakel sitzen nämlich an der inneren Seite ein wenig unterhalb des Randes. In jedem Büschel sind 8—15, gewöhnlich jedoch 9—12, Tentakel; die verschiedenen Büschel haben bei einem und demselben Individuum eine ungleiche Anzahl Tentakel. Diese bilden in jedem Büschel etwa 3 unregelmäßige Reihen; bei jungen Individuen, die auch eine geringere Zahl Tentakel haben, nur 2 Reihen. Die in der inneren Reihe sitzenden Tentakel sind aufwärts gerichtet, die in der äußeren mit ihren Enden um den ziemlich dicken Rand des Körpers nach unten gebeugt. An jüngeren Individuen sitzen die Tentakelbüschel fast ununterbrochen um den Rand der Scheibe herum, an älteren sind die Büschel mehr distinkt und durch kleine Zwischenräume geschieden.“

E. S. RUSSELL (1904) nennt Stiel und Umbrella sehr kontraktile und findet die 4 Taniolen-Muskeln bis in den Stiel reichend.

Die Färbung ist (SARS 1846) „hellbräunlich und durchsichtig; nur die Generationsorgane sind dunkel und undurchsichtig, bei den größeren Individuen rothbraun, bei den jüngeren gelbbraun oder grau. Der Mund ist grünlich oder grauweiß.“

Fundorte: „Diese Art ist“, so schreibt SARS 1846, „die seltenste von unseren Lucernarien; ich entdeckte sie zuerst an der Insel Hindöe, 1 Meile N von Bergen belegen, später an Sulen, 6 M. N von Bergen und endlich auch an mehreren Stellen um Floröe herum. An diesen Lokalitäten kommt sie zu jeder Jahreszeit zwischen und auf größeren losen Steinen am Strande, dicht unter der Region der Corallinen oder im obersten Theile der Region der Laminarien vor, so daß sie bei starker Ebbe trocken oder über dem Wasser steht. Sie scheint immer nur an den dem starken Seegang ausgesetzten Stränden zu leben.“ GOSSE (1858) fand sie wieder bei Weymouth im Kanal; ALLMAN (1859) sah einige kleine, wohl noch unreife, Exemplare bei den

Orkneys. BEAUMONT (1895) wies sie für Port Erin auf der Isle of Man nach und sodann bei Plymouth im Kanal. RUSSELL (1904) fand sie bei Arran, bei Little Cumbrae und in der Nähe von Keppelpier im Firth of Clyde. — Sie ist also bestenfalls bisher nur erst an der äußersten Grenze unseres Gebietes, bei den Orkneys und im Kanal gefunden worden.

Sie ist eine harte Form. Sie hängt an den Steinen und ist nicht fähig, sich senkrecht aufzurichten. Ihre Glocke schwingt wie nach Nahrung suchend herum. Sie scheint sich nicht wieder anheften zu können, wenn sie gewaltsam abgelöst ist (SARS 1846, RUSSELL 1904). „Nie sah ich diese *L.* ihren Platz ändern“ (SARS 1846). „Scheint sehr sensibel zu sein, schließt sich bei Erschütterungen plötzlich und heftig.“

Stellung im System: UCHIDA (1929) findet die Gattung charakterisiert durch unmetamorphosierte primäre wie sekundäre Tentakel, einen ungeteilten Kranzmuskel, einen 1-kammerigen Stiel und bis tief in die Septen hinabreichende Muskelzüge. — Man müßte wohl auch den Mangel von „Armen“ hinzufügen.

Demgegenüber hat *Craterolophus*, nach UCHIDA (1929), weder Randanker noch longitudinale Muskelzüge in den Taniolen des Stieles, dafür aber gut ausgebildete Arme mit Büscheln von Tentakeln.

Gemeinsam beiden Gattungen wäre die Teilung der radialen Gastralaschen in Taschen-Paare, also der Cleistocarpiden-Charakter.

In *Depastrum* hätten wir die primitivste Form der Familie zu sehen, in *Craterolophus* die differenzierteste. Hinzu käme noch, nach UCHIDA (1929), der mit ganz kurzen Armen versehene japanische *Thaumatoscyphus* KISHINOUE von 1910 in der neuen Definition UCHIDAS von 1929, der *Halimocyathus* CLARKs von 1863 und die *Brochiella* KRUMBACHs von 1925. In *Thaumatoscyphus* erkennen wir jetzt sicher eine Cleistocarpide, für *Halimocyathus* aber verweisen wir auf die Bemerkungen oben S. III. d 16 und für *Brochiella* unter anderem auf den noch gänzlich ausstehenden Nachweis der Gastralaschenpaare.

Über *Depastrum* vergleiche SARS 1846, GOSSE 1858, ALLMAN 1860, MILNE EDWARDS 1860, HAECKEL 1880, DIXON 1893, BEAUMONT 1894, RUSSELL 1904, BROWNE 1905, MAAS 1906, UCHIDA 1929.

2. Zu S. III. d 25 und 27 ist zu ergänzen:

Die Medusen *Cyanea capillata* (S. III. d 25) und *Aurelia* (S. III. d 27) erscheinen, nach KARL BRANDT (1896) und seinem Schüler DECHOW (1920)*, zuweilen auch im Kaiser-Wilhelm-Kanale, und zwar immer nur mit dem von Kiel her eindringenden Wasser, und stets so, daß *Aurelia*, entsprechend ihrer geringeren Schwimmfähigkeit, am weitesten nach der Elbe vorgetrieben wird. Ständige Bewohner des Kaiser-Wilhelm-Kanals sind sie nicht.

Literatur

AGASSIZ, LOUIS: Contributions to the Natural History of the United States of America; 2nd Monograph, 3. — Boston: Little, Brown & Co. London: Trübner & Co., 1860. — I. Aculephs in general, tab. 3—12.

*) Kieler ungedruckte Dissertation.

- BALLOWITZ, E.: Über Hypomerie und Hypermerie bei *Aurelia aurita* Lam.; in: Arch. Entwicklungsmech., 8; 1899 (*Aurelia* bei Greifswald, Rügen, Hiddensee).
- VAN BENEDEN, P.-J.: Recherches sur la Faune littorale de Belgique. Polypes. — Brüssel: M. Hayez 1866 (207 pp., 19 tab.).
- BERGH, R. S.: Bemærkninger om Udviklingen af *Lucernaria*; in: Vidensk. Meddel. Naturh. Foren. København, 1888, p. 214/220; 1888.
- BOZLER, E.: Sinnes- und nervenphysiologische Untersuchungen an Scyphomedusen; in: Zs. vergl. Physiol., 4; 1926.
- BOZLER, E.: Untersuchungen über das Nervensystem der Cölenteraten. 1. Teil. Kontinuität oder Kontakt zwischen den Nervenzellen; in: Zs. f. Zellforsch. mikr. Anat. 5; 1927.
- BROWNE, EDWARD T.: Variation in *Aurelia aurita*; in Biometrika, Jl. Statist. Stud. Biol. Problems, 1, 1, p. 90/108. — Cambridge 1901 (Race of *Aurelia* in the River Tamar.)
- BUSCH, WILHELM: Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbelloser Seethiere. — Berlin: August Hirschwald 1857 (143 pp., 17 tab.) (Die Jungen der *Chrysaora*, p. 25, tab. 6; Bai von Kirkwall).
- CLARK, HENRY JAMES: Lucernariae and their allies. A memoir on the anatomy and physiology of *Haliclystus auricula*, and other Lucernarians, with a discussion of their relations to other Acalephae; to Beroids, and Polypi; in: Smithson. Contrib. Knowl., 242; 8 + 130 pp., 11 tab.; Washington 1878.
- CORI, CARL J.: Der Naturfreund am Meeresstrande. Eine Einführung in das Verständnis für das Meer. 2., neubearbeitete und vermehrte Auflage. — Wien und Leipzig: Emil Haim & Co. 1928.
- DAHLGREN, ULRIC: The production of light by animals. — Pöriera and Coelenterata; in: Jl. Franklin Inst., 1916 (19 pp.).
- DELAP, M. J.: Notes on the Rearing, in an Aquarium, of *Aurelia aurita*, L. and *Pelagia perla* (Slabber); in: Departm. Agricult. Techn. Instruct. for Ireland. Fisheries Branch. Sci. Invest., 1905. No. VII; 1906.
- EHRENBERG: Über die Akalephen des rothen Meeres und den Organismus der Medusen der Ostsee in: Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, phys. Kl., 1835.
- FLATTELY, F. W., & C. L. WALTON: The Biology of the Sea-Shore. With an Introduction by J. ARTHUR THOMSON. — London: Sidgwick & Jackson, Ltd. 1922 (336 pp.).
- FRÄNKEL, GOTTFRIED: Der statische Sinn der Medusen; in: Zs. vergl. Physiol., 2, p. 658/690, 17 fig.; 1925.
- FRIEDEMANN, OTTO: Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von *Aurelia aurita*; in: Zs. wiss. Zool., 71. 2, 45 pp., 2 tab.; 1902.
- GOETTE, A.: Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* Pér; in: Zs. wiss. Zool., 55, p. 645/695, 11 fig., tab. 28/31; 1893.
- HADŽI, J.: Haben die Scyphomedusen einen ektodermalen Schlund?; in: Zool. Anz. 37, p. 406/411; 1911.
- HADŽI, J.: Über die Podozysten der Scyphopolypen; in: Biol. Centralbl., 32, p. 52/60; 1912.

- HAECKEL, ERNST: Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und zur Teratologie der Medusen. — Jena: Gustav Fischer, 1881 (36 pp., 2 tab.) 4^o (Betrifft auch *Chrysaora* und *Pelagia*).
- HANSTRÖM, BERTIL: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. — Berlin: Springer 1928.
- HEIN, W.: Untersuchungen über die Entwicklung von *Aurelia aurita*, in: Zs. wiss. Zool., **67**. 3; 1900.
- HERTWIG, OSCAR, & RICHARD HERTWIG: Die Actinien, anatomisch und histologisch, mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskel-systems untersucht. — Jena: Gustav Fischer 1879 (224 pp., 10 tab.).
- KASSIANOW, NICOLAI: Studien über das Nervensystem der Lucernariden nebst sonstigen histologischen Beobachtungen über diese Gruppe; in: Zs. wiss. Zool. **69**. 3, 95 pp., 11 fig., 4 tab.; 1901.
- KEFERSTEIN, WILHELM: Untersuchungen über niedere Seethiere; in: Zs. wiss. Zool., **12**; 1862.
- KRUMBACH, THILO: *Scyphozoa*; in: KÜKENTHAL-KRUMBACHs Handb. d. Zool., **1**, p. 522/686. — Berlin & Leipzig: W. de Gruyter & Co. 1923/25.
- LEHMANN: Untersuchungen über die Sinnesorgane der Medusen; in: Zool. Jahrbüch. (Allg. Zool. u. Physiol.), **39**; 1923.
- MAYER, ALFRED GOLDSBOROUGH: The Cause of Pulsation; in: Popular Sci. Monthly, 1908. **12**, p. 481/487; 1908.
- MAYER, ALFRED GOLDSBOROUGH: Medusae of the World, III: The Scyphosomedusae. — Washington: Carnegie Inst. 1910 (4 pp. + pp. 499/735, tab. 56/76 des ganzen Werkes).
- V. RIES, JULIUS, & MARIE V. RIES: Farbe und Wärme. Eine lichtbiologische Studie; in: Die Umschau, **28**. 1924 (*Rhizostoma* in Rovigno d'Istria).
- SIEDENTOP, WERNER: Die Kriechbewegung der Aktinien und Lucernariden; in: Zool. Jahrbüch. (Allg. Zool. u. Physiol.), **44**. 2; 1926.
- TASCHENBERG, E. OTTO: Anatomie, Histologie und Systematik der *Cylicoza* Leuckart, einer Ordnung der *Hydrozoa*; in: Zs. ges. Naturwiss. Halle, **49**, 104 pp., 4 tab.; 1877.
- THIEL, MAX EGON: Die Scyphomedusen des Zoologischen Staatsinstituts und Zoologischen Museums in Hamburg. 1. *Cubomedusae*, *Stauro-medusae* und *Coronatae*; in: Mitt. Zool. Staatsinst. Mus. Hamburg, **43**, p. 1/34; 6 fig.; 1927.
- VOGT, CARL, & EMIL YUNG: Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. — Braunschweig: Fr. Vieweg & Sohn 1885 (*Aurelia aurita*. L. p. 133/151).
- WIETRZYKOWSKI, W.: Recherches sur le développement des Lucernaires; in: Arch. de Zool. exp. (5). **10**, p. 1/95, tab. 1/3; 1912.

Bisher sind folgende Teile erschienen:

In den Jahren 1925 bis 1929

Lieferungen 1 bis 16

enthaltend die Teile

I. e, I. f₁, I. f₂; II. a₁, II. c₁, II. d₁; III. b, III. c, III. f; VI. c₁, VI. d; VII. a₁, VII. a₂, VII. b, VII. c₁, VII. d₁, VII. d₂, VII. e; VIII.; IX. a, IX. c₁, IX. c₂, IX. d₁; X. b, X. c₁, X. d, X. e₁, X. f, X. g₁, X. h₁, X. h₂; XI. a₁, XI. a₂, XI. b, XI. c₁, XI. d₁, XI. e₁, XI. f₁; XII. a₁, XII. a₂, XII. b, XII. c, XII. d, XII. e, XII. f₁, XII. f₂, XII. g₁, XII. g₂, XII. g₃, XII. h₁, XII. h₂, XII. h₃, XII. i₁ (Fischereibiologie, Zoologische Stationen, Fischereibiologische Institute; *Amoebzoa*, *Reticulosa*, *Tintinidae*, *Noctiluca*; *Hydrozoa* (*Hydroida*, *Trachylina*, *Siphonophora*), *Otenophora*; *Oligochaeta*, *Echiuridae*, *Sipunculidae*, *Priapulidae*; *Enteropneusta*, *Pterobranchia*, *Chaetognatha*, *Ectoprocta*, *Gastrotricha*, *Kinorhyncha*, *Rotatoria*; *Echinoderma*; *Aculifera*, *Opisthobranchia*, *Pteropoda*, *Scaphopoda*, *Lamellibranchia*; *Copepoda non parasitica*, *Cirripedia*, *Epicaridea*, *Amphipoda*, *Leptostraca*, *Stomatopoda*, *Decapoda*; *Pantopoda*, *Tardigrada*, *Halacaridae*, *Anoplura pinnipediorum*, *Myriopoda*, *Coleoptera*; *Cope-lata*, *Thaliacea*, *Branchiostoma*; *Pisces*: Allgemeines, *Cyclostomi*, *Elasmo-branchii*, *Chondrostei*, *Physostomi*, *Physoclisti* 1—15, Nachträge; *Amphibia*, *Reptilia*) bearbeitet von H. BALSS, München; TERA VAN BENTHEM JUTTING, Amsterdam; G. A. BRENDER à BRANDIS, Blaricum; HJALMAR BROCH, Oslo; A. BÜCKMANN, Helgoland; G. DUNCKER, Hamburg; E. EHRENBAUM, Hamburg; W. FISCHER, Bergedorf bei Hamburg; V. FRANZ, Jena; L. FREUND, Prag; F. HAAS, Frankfurt (Main); H. HOFFMANN, Jena; C. J. VAN DER HORST, Amsterdam; J. E. W. IHLE, Amsterdam; E. JÖRGENSEN, Fjøsanger bei Bergen; W. KLIE, Bremerhaven; P. KRÜGER, Berlin; THILO KRUMBACH, Berlin; W. KUHL, Frankfurt (Main); H. M. KYLE, London; H. V. Lengerken, Berlin; I. LIEBERKIND, Kopenhagen; E. MARCUS, Berlin; J. MEISENHEIMER, Leipzig; R. MERTENS, Frankfurt (Main); W. MICHAELSEN, Hamburg; ERNA W. MOHR, Hamburg; TH. MORTENSEN, Kopenhagen; F. NIERSTRASZ, Utrecht; A. PRATJE, Erlangen; G. RAHM O. S. B., Freiburg (Schweiz); H. C. REDEKE, Den Helder; A. REMANE, Kiel; L. RHUMBLER, Hann.-Münden; W. SCHNAKENBECK, Hamburg; O. SCHUBART, Berlin; K. STEPHENSEN, Kopenhagen; J. THIELE, Berlin; K. VIETS, Bremen.

Preis der bisher erschienenen Lieferungen:

ℳ 4.80, 4.50, 7.80, 18.00, 8.80, 16.80, 10.80, 14.60, 13.60, 16.80, 11.20, 20.25, 13.20, 15.60, 8.80, 21.—

Im Jahre 1930

Lfg. 17, enthaltend:

Teil II. d₂: *Peridinea* von N. PETERS, Hamburg
(72 S., 174 Abb.)

Teil III. d : *Scyphozoa* von TH. KRUMBACH, Berlin
(88 S., 54 Abb.)

Der Zoologische Garten

Zeitschrift für die gesamte Tiergärtnerei

Organ der Zoologischen Gärten Mitteleuropas

Herausgegeben von den Direktionen der Zoologischen Gärten zu Amsterdam, Antwerpen, Basel, Berlin, Breslau, Düsseldorf, Dresden, Elberfeld, Frankfurt a. M., Halle a. S., Hannover, Köln, Königsberg i. P., Leipzig, München, Nürnberg, Posen, Rotterdam, Wien-Schönbrunn



(Neue Folge)

Inhalt von Bd. 2, Heft 7/9

Originale: Wissenschaftliche Tierpsychologie im Zoologischen Garten. Von Werner Fischel, Halle. — Das Affenpalmenhaus des Berliner Zoologischen Gartens. Von Ludwig Heck sen., Berlin. — Über den Penis von *Struthio camelus* L. Von G. Grimpe, Leipzig. — Die Robben der Adria. Von Othmar Kühn, Wien. — Zur Frage der Wechselbeziehungen zwischen Organismus und Umwelt. Von A. Stieren, Leningrad. — Kreuzung zwischen *Larus ridibundus* L. und *Larus canus* L. Von Ad. Schumann, Sofia. — Vom „Wegnarren“ — dem Alpensalamander (*Salamandra atra* Laur.). Von Erna Mohr, Hamburg. — Beobachtungen über einige Fälle von Erkrankungen unter den Tieren des Schönbrunner Tiergartens. Von Theodor Purmann, Wien. — Praktische Winke für den Transport von Tieren, I. Säugetiere. Von Stanley Smyth Flower u. a., London. — Randbemerkungen. Von J. Steinhardt, Berlin. — **Kleinere Mitteilungen.** — **Referate.** — **Buchbesprechungen.** — **Nachrichten aus Zoologischen Gärten**

Heft 10/12 erscheint im März 1930

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. Leipzig