

Zur Histologie der Siphonophoren.

Von

Dr. A. Korotneff

in Moskau.

Mit Tafel 14—19 und 9 Holzschnitten.

Die feinere Structur der Siphonophoren ist bis jetzt sehr wenig bekannt, und desswegen scheint der Ursprung der außerordentlichen Empfindlichkeit, welche diesen Formen gemein ist, sehr wenig begreiflich. Mein Ziel war es vor Allem, diese Erscheinung zu erklären und dabei die anatomischen Verhältnisse, welche diese Empfindlichkeit verursachen, ins Licht zu setzen. So gelangte ich zur Entdeckung eines ziemlich complicirten Nervensystems und seiner histogenetischen Beziehung zu den anderen Geweben. Selbstverständlich konnte ich hierbei nicht stehen bleiben, sondern dehnte meine Untersuchungen allmählich auch auf die anderen Organe des Siphonophorenorganismus aus.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zoologischen Station zu Neapel im Laufe des Winters 1882—1883 ausgeführt; ich benutze diese Gelegenheit, um der genannten Anstalt für die wissenschaftliche Unterstützung, die ich dabei fand, meinen herzlichen Dank abzustatten.

Der Stamm.

Der wichtigste und bedeutendste Theil eines Siphonophorenorganismus ist gewiss der Stamm; dies gilt auch von der feineren Structur desselben. Gleichwohl sind unsere Kenntnisse in dieser Frage noch sehr lückenhaft.

Ohne mich eingehend mit der Frage nach den äußereren Merkmalen des Stammes zu beschäftigen, erwähne ich kurz die Eigenthümlich-

keiten, die von LEUCKART¹ und CLAUS² so ausführlich und sorgfältig beschrieben wurden. Jeder Siphonophorenstamm erfährt eine sehr ausgesprochene Spiraldrehung, welche nach den Arten verschieden sein kann; größtentheils ist die Spirale linksgewunden (*Halistemma*, *Forskalia*, *Agalma*); diese Spirale kann auch in dem Schwimmglockenabschnitte eine umgekehrte Drehung erhalten. Der Länge des Stammes entlang befinden sich besondere Befestigungspunkte für die verschiedenen Organe, welche reihenweise oder in Gruppen angeordnet sind. Die Organe gehören der von allen Autoren als ventral bezeichneten Seite des Stammes an, die gegenüber liegende wird also die dorsale sein.

Was die Histologie des Stammes angeht, so unterscheidet man folgende Structuren. Unterhalb des Ectodermepithels befindet sich eine Schicht von querverlaufenden Muskelfasern, welche aber stets dünn sind und im Zusammenhange mit dem Epithel bleiben. Tiefer folgt eine starke Lage von Längsmuskelbändern, welche die außerordentliche Contractilität des Stammes ermöglicht. Diese Bänder schmiegen sich den Seitenflächen besonderer radialer Blätter, die als hyaline Leisten der im Grunde des Ectoderms liegenden Stützlamelle anzusehen sind, dicht an; diese Blätter, d. h. die Stützleisten mit den Muskeln, werde ich der Kürze halber einfach als Muskelsepten bezeichnen. An der Innenseite der Stützlamelle breitet sich eine Schicht von feinen Ringmuskelfasern aus, welche dem einschichtigen Entoderm angehören. An der Ventralseite bildet die hyaline Stützlamelle eine wulstförmige Verdickung, welche Knospen und verschiedene Organe trägt. Der beschriebene Typus findet sich jedoch nicht bei allen Siphonophoren, weil er nach seinen Besonderheiten schon ein sehr entwickeltes histologisches Schema darbietet. Größtentheils haben die Siphonophoren eine viel einfachere Structur, die sich direct an diejenige der Hydroiden anschließt.

Ich werde aber zunächst eine genetisch hochstehende Form analysiren, um nachher den Weg der genetischen Entstehung und anatomischen Vervollständigung zu bezeichnen, und werde zugleich die verschiedenen Abweichungen von diesem hochstehenden Typus erwähnen. Ehe ich indessen diese complicirten Verhältnisse, wie man sie z. B. bei *Halistemma rubrum* vorfindet, beschreibe, deute ich kurz die Eigenthümlichkeiten an, die sich auf Stammquerschnitten von verschiedenen Siphonophoren darbieten. Wenn wir nämlich Schnitte von *Praya diphyes*,

¹ LEUCKART, Zoologische Untersuchungen I. Heft. Siphonophoren. 1853.

² CLAUS, Über *Halistemma tergestinum*. Wien 1878.

Apolemia uvaria, *Halistemma rubrum* und *Forskalia ophiura* verglichen, so werden wir sehen, dass bei der ersten Form fast kein Unterschied zwischen der Ventral- und Dorsalfläche existirt (Taf. 14 Fig. 6): es giebt hier keine wulstförmige Verdickung, welche die Ventralseite charakterisirt. Das einzige Merkmal ist hier darin zu sehen, dass der innere Stammcanal nur etwas, aber ganz unbedeutend, näher der Ventralseite verläuft. Nur allemal dort, wo die verschiedenen Organe von der Ventralseite abgehen, wird die Ventralwand dünn und lamellenartig. Dieser Typus schmiegt sich am nächsten den Hydroiden an. Wenn wir eine *Myriothela*¹ im Querschnitte ansehen, so finden wir ganz eben solche Muskelsepten, wie bei einer typischen Siphonophore; die Organe sind hier aber nicht nur an einer Seite des Körpers angebracht; desswegen sind hier alle Seiten gleich, auch liegt der innere Canal ganz central, ohne sich in der Richtung des Schwerpunktes (Anheftungsstelle der Organe) zu verlagern.

Die zweite Stufe der genetischen Veränderung, wo der Hydroidentypus bedeutend metamorphosirt ist, werden wir bei *Apolemia uvaria* vorfinden. Was diese Form betrifft, so lesen wir bei CLAUS² Folgendes: »Da wo am langgestreckten Stamme, wie bei *Apolemia uvaria*, die Anhänge büschelweise zusammengedrängt entspringen und von den benachbarten Anhangsgruppen durch lange nackte Internodien des Stamms geschieden sind, scheint an diesem letzteren der ventrale Wulst solid zu bleiben und der Gefäßausstülpungen des Reproductionscanales innerhalb der verdickten Skelettsubstanz zu entbehren.« Obwohl die krausenartigen Ausstülpungen, die CLAUS Gefäßausstülpungen nennt, von diesem Forscher geleugnet werden, so kommen sie doch vor, aber immer an dem Orte, wo sich die Organbüschel befinden; in den Internodien sind sie nicht zu sehen. Hier macht sich jedoch ein Unterschied zwischen der Ventral- und Dorsalfläche geltend (Taf. 14 Fig. 9); nämlich ganz an der Ventrallinie befindet sich ein zungenförmiger Vorsprung, der sich im Großen und Ganzen als eine Crista, die längs der Ventrallinie verläuft, darstellt. Auf Querschnitten zeigt sich diese Crista als eine hyaline Verdickung, die eine directe Fortsetzung der Stützlamelle ist; sie liegt in einer Ektodermfalte. Der innere Stammcanal (Reproductionscanal, CLAUS) ist der Ventralseite genähert. Der Ventralcrista gegenüber liegend kommt ein Längseinschnitt vor, der bis an die Stütz-

¹ A. KOROTNEFF, Versuch einer vergleichenden Beschreibung der Coelenteraten. Nachr. Gesellsch. Freunde der Naturwissenschaft etc. Moskau (russisch). Bd. XXXVII, Suppl. 2. 1880.

² CLAUS, l. c. p. 13.

lamelle reicht und bei Betrachtung der ganzen Siphonophore als eine zarte Dorsallinie hervortritt; die wichtige Bedeutung dieses Dorsaleinschnittes soll später hervorgehoben und seine Beziehung zum Nervensystem gezeigt werden. *Apolemia uvaria* weicht in ihrem Baue also schon ziemlich von den Hydroiden ab und bildet einen directen Übergang zu dem wahren Siphonophorentypus, dessen höchste Entwicklungsstufe wir am klarsten bei *Halistemma rubrum* sehen. Bei dieser Form sind die Verhältnisse der Dorsal- zu der Ventraleite ganz dem ähnlich, was wir der CLAUS'schen Beschreibung der verwandten *Halistemma tergestinum* (*pictum*, METSCHNIKOFF¹) entnehmen können. Hier liegt der Stammescanal ganz ventral und entsendet, wie CLAUS sagt, »weite gefäßartige Nebenräume, welche wiederum nach der Peripherie engere Abzweigungen entsenden und durch diese mit dem oberflächlichen Ectodermbelag fast in Berührung treten« (l. c. p. 12).

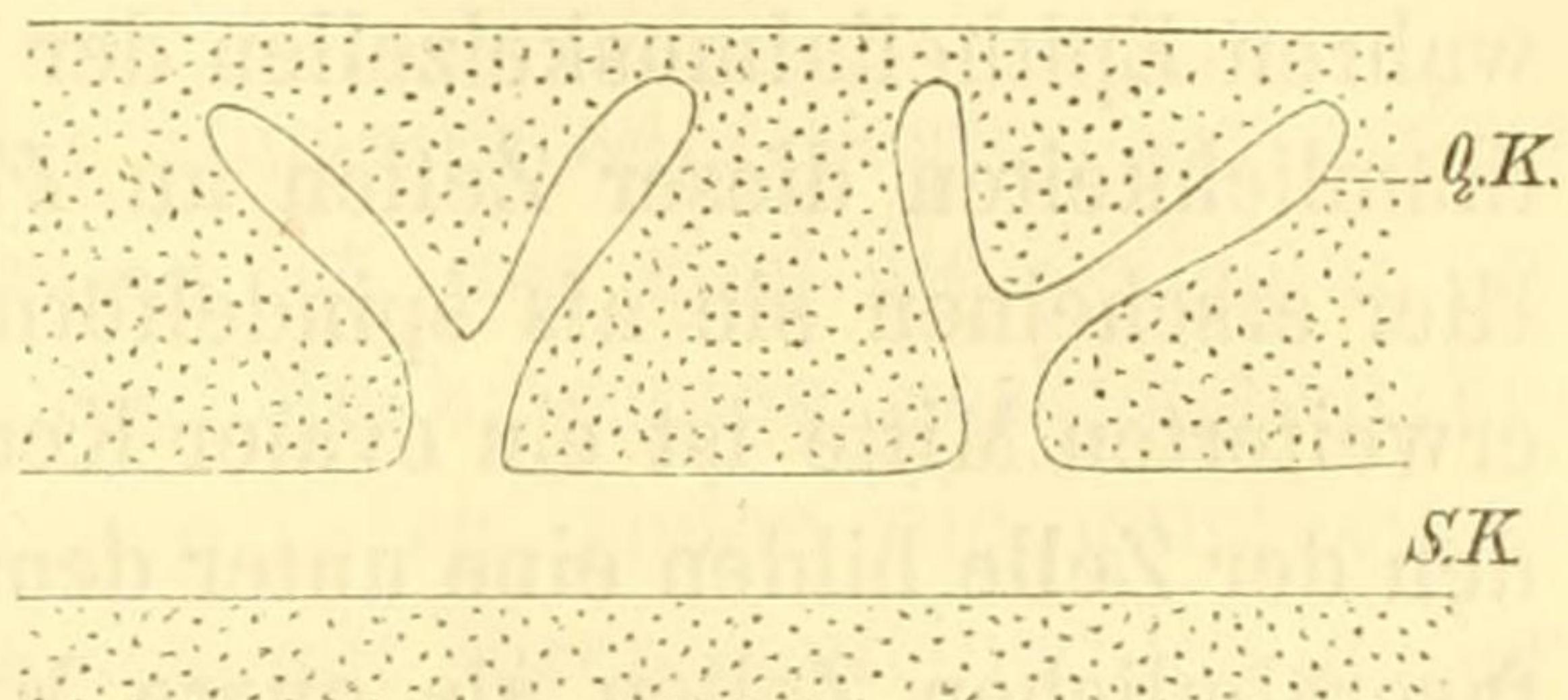
Als eine sehr abweichende Form ist *Forskalia ophiura* zu erwähnen. Schon bei oberflächlicher Betrachtung sieht der Stamm anders aus: er ist keine cylindrische Bildung, sondern ein abgeflachtes dickes Band mit elliptischem Querschnitte, dessen beide Durchmesser sich etwa wie 2 : 5 verhalten (Taf. 14 Fig. 4). Ventral und dorsal sind am Stamme besondere Längsvorsprünge zu sehen. Der ventrale Vorsprung ist die schon erwähnte krausenartige Membran, die eine ununterbrochene Reihe von Organen trägt; letztere bilden bei der engen Spirale des Stammes eine dichte Bedeckung desselben. Der Stammescanal liegt ganz ventral und giebt nicht nur Abzweigungen (Gefäßausstülpungen) ab, wie wir es bei *Halistemma* gesehen haben, sondern nimmt selbst Anteil an der Ausbildung des ventralen Vorsprunges des Stammes. Der dorsale Vorsprung ist eine besondere Anschwellung, die längs der ganzen Colonie verläuft, auf beiden Seiten rinnenartig begrenzt ist und die Anlage des Centralnervensystems beherbergt. Wenn wir einen Längsschnitt durch den Stamm parallel zur Längsachse und der Ventralfläche machen, so bekommen wir ein Bild der inneren Structur; wir erblicken nämlich (Taf. 14 Fig. 3) Querschnitte besonderer Canäle (*QK*), welche quere Abzweigungen des Hauptcanales des Stammes sind, sich nach der dor-

¹ METSCHNIKOFF in: Nachrichten Gesellsch. Freunde der Naturwiss. etc. (russisch). Moskau. T. VIII. Die von CLAUS vermutete Identität seines *H. tergestinum* mit dem von METSCHNIKOFF beschriebenen *H. pictum* kann ich völlig bestätigen. Als gleiche und ganz charakteristische Merkmale in beiden Fällen erwähne ich das Involucrum am Nesselfaden und die Zerstreuung des rothbraunen Pigments am Grunde verschiedener Organe. Was aber METSCHNIKOFF als sehr eigenthümlich für *H. pictum* hält, erwähnt CLAUS nicht; ich meine das Vorhandensein von besonderen Excretionsöffnungen an der Spitze der Taster.

salen Anschwellung wenden und hier blind endigen (Fig. 4). Diese wahrscheinlich als Nährkanäle anzusehenden Bildungen lassen sich nach dem Volumen in große und kleine unterscheiden und vertheilen sich ganz regelmäßig (Taf. 14 Fig. 3 *QK* und *qk*). Auf einen großen Canal folgen 7 oder 8 kleinere. Diese Anordnung verursacht eine vollständige Segmentirung des Stammes. Diese spricht sich übrigens auch in der Beschaffenheit der benachbarten Theile klar aus: jedem großen Canale entspricht eine helle Zone, die sich quer durch den ganzen Schnitt hinzieht und die Grenze eines Segmentes andeutet. Von außen ist diese Segmentirung vermittels besonderer Querstreifen, welche von den rinnenartigen Längsvertiefungen des Stammes (Taf. 14 Fig. 4 *za*) bis zum ventralen Vorsprung verlaufen, angedeutet. Die Querkanäle, die wir bei *Forskalia ophiura* beschrieben haben, kommen auch bei anderen Species dieser Art vor; so sind z. B. bei einer jungen *Forskalia*, die ich nicht näher bestimmen konnte, ganz eigenthümliche Querkanäle zu finden (s. Fig. 1). Von dem Hauptcanal verlaufen hier gabelförmige Auswüchse, welche den Querkanälen der *F. ophiura* gewiss analog sind. Obwohl das Lumen dieser Canäle ganz constant ist, so können sie sich in Folge der Muskelcontractilität verengern und sogar auf kurze Zeit ganz verschwinden.

Wir wenden uns nun zur Analyse der feineren Structur des Stammes. Wegen der außerordentlichen Contractilität desselben ist es schwierig, gute Querschnitte von ihm zu erhalten; es war daher vor Allem nöthig, eine Methode ausfindig zu machen, bei welcher diese Eigenschaft gänzlich beseitigt wird. Ich habe dies in folgender Weise bewirkt. Nachdem die Siphonophore sich völlig beruhigt hat und keine Contraction mehr ausübt, lasse ich auf der Oberfläche des Wassers ein Uhrschälchen mit Chloroform schwimmen und bedecke das ganze Glas mit einer Glocke. Durch die Verdunstung des Chloroforms wird das Thier ganz matt und streckt sich aus; alsdann nimmt man die Glocke ab und übergießt es plötzlich mit einer erhärtenden Flüssigkeit. Als solche habe ich gewöhnlich eine $\frac{1}{2}\%$ ige Lösung von Chromsäure oder eine 1% ige heiße Lösung von Sublimat gebraucht. Letzteres Mittel muss man ganz geschwind über die Siphonophore gießen und dann das Thier möglichst bald in $20-30\%$ igen Alkohol übertragen. Aber auch so

Fig. 1.



Vertheilung der Canäle im Stamme einer ganz jungen *Forskalia*. SK Stammescanal; QK Querkanal.

gelingt es nur selten, gut erhaltene und erhärtete Präparate zu bekommen. Dies erklärt auch zur Genüge, warum die Structur des Stammes bis jetzt fast gänzlich unbekannt geblieben ist. Gewöhnlich wird angegeben, das Ectoderm sei mehrschichtig, indessen lässt sich nur schwer feststellen, wie viel Schichten es sind. So behauptet CLAUS für *Halistemma pictum*, das äußere Epithel erzeuge Ringfasern und im Verlaufe der Faserzüge seien kleine ovale Kerne zu finden. Für *H. rubrum* ist diese Beschreibung nicht besonders richtig, denn an feinen Querschnitten, auf denen das Ectoderm nicht zusammengeschrumpft ist, tritt uns nur eine einzige Epithialschicht (Taf. 14 Fig. 1 ep) entgegen, die aus Zellen mit verlängerten Kernen besteht. An einem Flächenpräparat sind diese Zellen in die Quere stark verlängert, was ihnen ein faseriges Aussehen giebt. Aber nur in der Form sind diese Zellen faserig; sie schließen keine echten, glänzenden Fibrillen ein, wie es bei den wahren Epithialmuskelzellen der Fall ist. Am besten sind die Eigenthümlichkeiten dieser Zellen an *Forskalia* zu sehen (Taf. 14 Fig. 7). Hier erscheinen sie als spindelförmig verlängerte Bildungen. In ihrer erweiterten Mitte ist ein ovaler Kern zu sehen; die faserförmigen Enden der Zelle bilden eine unter dem Epithel liegende Schicht. Ob diese faserähnlichen Zellen als quere Muskelfasern functioniren, kann ich nicht bestimmt sagen, es kann wohl aber sein.

Als Gerüst oder Skelett dient für den ganzen Stamm die Stützlamelle, welche, wie bekannt, Ectoderm und Entoderm scheidet. Sie giebt radiale, schmale Leisten ab, die sich vom Centrum aus zur Peripherie richten. Bei *Praya* (Taf. 14 Fig. 6) und *Apolemia* (Taf. 14 Fig. 9) sind die Leisten dorsal und ventral fast gleich groß, bei *Halistemma* sehen wir dagegen schon ein ganz anderes Bild: dorsal sind sie hoch und nehmen fast die Hälfte eines ganzen Querschnittes ein, ventral werden sie immer niedriger und verlieren sich nach der krausenartigen Membran zu gänzlich. Bei allen diesen Formen entspringen die Leisten von der Stützlamelle, welche den Stammcanal einschließt, bei *Forskalia* reicht hingegen die Stützlamelle nicht nur um den inneren Canal, sondern auch um die Quercanäle (Taf. 14 Fig. 3), welche gänzlich in ihr eingeschlossen sind. Dabei bildet sie eine gemeinsame Scheidewand, die sich vom Stammescanal in der Richtung der dorsalen Anschwellung hinzieht (Taf. 14 Fig. 4). Von dieser hyalinen Scheidewand gehen Leisten ab; dorsal sind diese am kleinsten und werden lateral höher, um ventral wieder ganz niedrig zu werden. CLAUS hat vollständig Recht, wenn er sagt, dass die Länge der Leisten der Contractionsstufe der Siphonophore entspricht; ist also das Thier zusammengezogen, so sind

die Leisten viel höher und breiter als im gewöhnlichen Zustande. Die Stützlamelle wird jederseits (auf dem Querschnitte) von einer Reihe rundlich-ovaler Körperchen bedeckt — es sind quergeschnittene Längsmuskeln. Die ganze Bildung hat ein federförmiges Aussehen und ist am besten als ein Muskelseptum zu bezeichnen. Im gewöhnlichen Zustande erscheinen die Längsmuskeln als unregelmäßige hyaline Faden, die nicht überall gleich dick sind und an ihrer Oberfläche varicöse Anschwellungen darbieten. Längsmuskeln von verschiedenen Siphonophorenarten sind gleich und unterscheiden sich nur nach ihrer Breite, was in gewissem Grade auch von der Contraction herrühren kann. CLAUS hat vergeblich Kerne oder auch nur Reste von ihnen an den Längsmuskeln gesucht und ist geneigt Anschwellungen der Muskelfasern als solche anzusehen; aber diese Anschwellungen sind der Substanz nach von den Fasern (Fibrillen) selbst gar nicht verschieden und daher keine Kerne.

Was an der ganzen Structur des Stammes oder besser des ganzen Siphonophorenleibes am sonderbarsten ist, das sind die Zellelemente, die zwischen den äußeren Enden der Muskelsepten vorkommen und gerade dem äußeren Epithel anliegen. Ich meine die ganz eigenthümlichen conischen Zellen (Fig 1 nm) mit ihren centripetalen außerordentlich langen Ausläufern, die man oft bis an die Stützlamelle des Stammescanales verfolgen kann. Die Zelle selbst schließt einen ziemlich großen Kern ein, und ihre an Zahl nicht constanten Ausläufer können, obwohl sie sich ganz deutlich von den benachbarten Geweben unterscheiden und stark lichtbrechend sind, nicht Fibrillen im Sinne der echten Muskelfibrillen genannt werden. Um die Beziehung dieser conischen Zellen einerseits zu den Muskelsepten, anderseits zu den Epithelialzellen gut zu begreifen, vergleiche man Taf. 14 Fig. 1 und Taf. 15 Fig. 16. In jener sehen wir, dass jedem Raume zwischen zwei benachbarten Muskelsepten eine einzige Zelle entspricht; diese dominiert alle Muskelfibrillen der zwei gegen einander gekehrten Muskelsepten. An Taf. 15 Fig. 16 ist zu bemerken, dass auf einem Grunde von verlängerten Epithelialzellen in gleichen Abständen längliche Zellen reihenweise sitzen, wobei der Abstand zwischen zwei Reihen genau der Dicke eines Muskelseptum entspricht. Es fragt sich nun, wohin gehen die Ausläufer der conischen Zellen, wie endigen sie, sind sie überhaupt mit den benachbarten Geweben vereinigt? Nach langwierigem und mühsamem Zerzupfen gelang es mir zu sehen, dass die Ausläufer der Zellen in inniger Beziehung zu den Längsmuskelfibrillen stehen. Jede endet nämlich unmittelbar an einer Fibrille (Taf. 14 Fig. 13)

und an der Berührungsstelle ist ein Häufchen grobkörniges Plasma vorhanden; an derselben Abbildung kann man sich auch davon überzeugen, dass die Ausläufer sich dichotomisch verzweigen können. Dabei hebe ich noch die Thatsache hervor, dass die Längsmuskelbänder, welche die Stützlamelle bekleiden, in Segmente zerfallen (Taf. 14 Fig. 13), welche denen der Stützlamelle entsprechen. Wir dürfen sogar die Articulationsstellen der Muskelbänder als Anheftungspunkte der Muskelfibrillen an die Stützlamelle betrachten. Bei *Forskalia* liegt die Sache nur unwesentlich anders: die sonderbaren conischen Zellen sind hier auch vorhanden und zwar reichlicher als bei *Halistemma*; sie liegen (Taf. 14 Fig. 5) gerade unter den Zellausläufern des Epithels und bilden eine ununterbrochene Schicht. Ihre Ausläufer sind aber etwas anders vertheilt, als bei *Halistemma*. Man sieht nämlich Zellen, die gerade über den Muskelsepten liegen und in diesem Falle richtet sich ein Theil ihrer Ausläufer auf die eine Seite des Muskelseptum, der Rest auf die andere. Die conische Zelle entspricht hier wahrscheinlich nicht zwei einander zugekehrten Muskelflächen von zwei benachbarten Muskelsepten, wie wir es bei *Halistemma* gesehen haben, sondern einem einzigen ganzen Muskelseptum. Die Ausläufer der conischen Zellen haben bei *Forskalia* dieselben Beziehungen zu den Muskelfibrillen, wie bei *Halistemma*. In der Nähe des ventralen, krausenartigen Vorsprunges des Stammes verschwinden die conischen Zellen und werden durch andere Elemente ersetzt. Es sind verlängerte Zellen (Taf. 15 Fig. 27), die einen beträchtlichen Kern einschließen und mit einer Anschwellung an der Muskelfibrille enden, wie es bei den echten conischen Zellen der Fall ist. Aber was die beiden Arten Elemente unterscheidet, das sind eigene Tasthaare, welche an der freien Oberfläche der zweiten Zellart vorkommen und diese zu Tastzellen stempeln.

Die hervorgehobenen Eigenschaften der conischen Zellen von *Halistemma* und *Forskalia*, so wie ihre Entstehung, die weiter unten aus einander gesetzt werden soll, führen zur Annahme, dass wir es mit metamorphosirten Epithelialmuskelzellen zu thun haben. Ihre Beziehungen aber zu den Muskelfibrillen, ihre nahe Verwandtschaft mit den Tastzellen¹, endlich die Art der Metamorphose, der sie unterworfen sind, beweist uns ganz positiv, dass uns hier wahre Neuromuskelzellen entgegentreten. Ehe ich jedoch die Histogenese berühre, habe ich einer höchst wichtigen Eigenthümlichkeit im Bau von *Forskalia* und *Halistemma* zu erwähnen — es ist die Anlage des Centralnerven-

¹ Siehe unten p. 242 bei *Physophora*.

systems, die unser Interesse auch desswegen erregt, weil wir dabei eine allmähliche Concentrirung des peripherischen Nervensystems vorfinden. In der dorsalen Anschwellung des *Forskalia*-Stammes sind am Querschnitte eine oder sogar zwei große Zellen zu sehen (Taf. 14 Fig. 2 CN). Bei starker Vergrößerung finden wir oberflächlich eine Schicht von verlängerten Epithelialzellen (*ep*) und unmittelbar darunter zwei große saftige, auf einander gelegene Zellen; die untere giebt plasmatische kurze Auswüchse zu den benachbarten Muskelfasern ab. In der Nachbarschaft kommen aber auch conische Neuromuskelzellen vor (*nm*). Von der Oberfläche gesehen erscheint, wenn die Epithialschicht und die an beiden Seiten liegenden Muskelfibrillen abgenommen sind, die Sache so (Taf. 15 Fig. 19): längs der Dorsallinie befinden sich große, aber platte und der Zeichnung nach gekrümmte Zellen, mit seitlichen feinen pseudopodienähnlichen Faden zu den Muskeln. Diese Zellen sind dem Querdurchmesser des Stammes parallel angeordnet und werden hierin nur an bestimmten, regelmäßigen Stellen von den schon oben erwähnten Quercanälen (*QK*) unterbrochen.

Es ist also in der Anordnung auch dieser Zellen eine eigenartige Regelmäßigkeit, die auf eine Segmentirung hinweist, zu sehen. Eine ganz ähnliche Bildung habe ich bei *Halistemma rubrum* beobachtet. Hier sind ebenfalls der dorsalen Linie nach große ovale Zellen eingelagert (Taf. 15 Fig. 20), die unmittelbar unter dem Epithel liegen; oft trifft man zwei von ihnen an einander gelegen. Ihre Ausläufer sind auch fein und pseudopodienähnlich. Weiter unten werden wir noch lernen, dass diese großen Zellen sich den conischen gleich entwickeln: es sind auch Neuromuskelzellen, die aber ein besonderes Centralsystem, das als eine Anlage des Centralnervensystems aufzufassen ist, bilden. Es entsteht also jetzt die Frage: wesswegen unterscheidet sich das Centralnervensystem von dem peripherischen, wenn sowohl die Entstehung als die Beziehung zu den benachbarten Geweben die gleiche ist? Dieses Rätsel lässt sich vielleicht ganz mechanisch lösen: jene peripherischen Zellen ziehen sich in ungeheuer lange Ausläufer aus, welche den eigentlichen Zellkörper consumiren; bei der großen Zelle ist es etwas anders: hier bleibt die Zelle erhalten, indem sie nur ganz feine Zweige entsendet.

Eine gute Bestätigung der erörterten Eigenthümlichkeiten im Bau des Stammes kann seine Entwicklung uns geben. Ich habe Zupfpräparate und Querschnitte von ganz jungen *Halistemma* gemacht und dabei Folgendes gesehen (Taf. 15 Fig. 18): Die Muskelfasern sind schon bedeutend entwickelt und von oben mit einer einzigen Schicht Zellen be-

deckt. Diese sind, analog denen der Hydroïden, echte Epithialmuskelzellen, welche die mächtigen Züge von Muskelfibrillen entwickelt haben. Sie sind aber unter sich nicht ganz gleich: die, welche direct über den Muskelsepten liegen, sind von denen, welche auf die Zwischenräume treffen, ganz verschieden; jene nämlich sind platt und haben verlängerte Kerne, diese hingegen sind, obschon sie ebenfalls oberflächlich liegen, conisch, nach unten zu verlängert, haben einen viel größeren Kern und geben zu den Muskelfibrillen Ausläufer ab, die aber klein und unbedeutend sind. Es kann gewiss keinem Zweifel unterliegen, dass diese zweite Zellart ihren Ursprung den benachbarten gewöhnlichen Epithialmuskelzellen verdankt. An demselben Stamm kann man gut verschiedene Stufen dieser Metamorphose beobachten. Bei der weiteren Entwicklung verlieren die entstehenden conischen Zellen ihre oberflächliche Lage, senken sich in die Tiefe und werden von den benachbarten Epithialzellen gänzlich bedeckt, wie es an der Zeichnung deutlich zu sehen ist. Ohne Zweifel entspricht dieser ganze Vorgang völlig der typischen, normalen Entstehung der Nervenzellen¹. Die Anlage des Centralnervensystems an demselben Exemplar stellt eine Anhäufung von Zellen dar (Taf. 15 Fig. 17), die alle gleich groß sind und auf zwei Weisen entstandens ein können: entweder durch Hineindringen, wie das peripherische System, oder durch Vermehrung der deckenden Epithialmuskelzellen. Die Vergrößerung der darunter liegenden Zellen ist schon eine spätere Erscheinung. Auf diese Weise haben wir auf ontogenetischem Wege Principien gewonnen, die wir nun auch phylogenetisch stützen können. Zu diesem Zwecke wollen wir *Praya diphyses* (Taf. 14 Fig. 6) studiren, die wir als eine einfache Siphonophore ansehen dürfen, weil sie, wie gesagt, fast keinen Unterschied zwischen der dorsalen und ventralen Fläche zeigt. Die feinere Struktur ihres Ectoderms ist Taf. 14 Fig. 11 etwas schematisch dargestellt. Hiernach besteht dieses nur aus zwei Zellschichten: der Muskel- und der Epithialschicht; erstere ist, wie gewöhnlich, aus Fibrillen, welche die Stützlamellen bekleiden, zusammengesetzt; zwischen den Fibrillen ist ein feines Plasmanetz zu bemerken, oder mit anderen Worten, die Muskelfasern sind in ein gemeinsames Plasmanetz eingebettet. Dieses kann offenbar nur der darüber befindlichen Reihe Epithialmuskelzellen angehören. Denn außer ihnen giebt es absolut keine anderen

¹ Am sonderbarsten ist dabei wohl die Thatsache, dass bei der Entwicklung des Centralnervensystems der Insecten (z. B. von *Gryllotalpa*) dieselbe Erscheinung Schritt für Schritt vorkommt: einige Ectodermzellen sinken in die Tiefe und bilden Ganglien, die benachbarten überdecken sie und dienen als Epithelien.

Zellelemente im Ectoderm von *Praya diphyes*. Der Typus des Baues ist ganz hydroidenähnlich. Auf Grund dieser Thatsachen müssen wir also annehmen, dass die Epithelialmuskelzellen nur an ihrer freien Oberfläche geschieden sind, an der Basis hingegen eine gemeinsame Plasmamasse ohne Zellgrenzen bilden, in welcher sich die Muskelfibrillen ablagern. Wahrscheinlich ist die äußere Fläche der Stützmembran ganz glatt, und sind die Muskelfibrillen einschichtig angelegt, später aber bilden sich die Auswüchse der Stützmembran (die Stützlamellen) aus, während die Muskelfibrillen, den Stützlamellen folgend, Runzeln erzeugen, was den angehäuften Muskelfibrillen ein mehrschichtiges Aussehen giebt; dabei ist keine Spur von besonderen Centralzellen, wie bei *Forskalia* und *Halistemma*, vorhanden.

Eine weitere Stufe der phylogenetischen Entwicklung werden wir wohl bei *Praya maxima* (Taf. 14 Fig. 10) finden. Auch hier wird das Ectoderm nicht von zwei Zellschichten gebildet, vielmehr unterscheidet man, genau wie bei *Praya diphyes*, nur das äußere Muskelepithel und die mehrschichtige Bildung der Muskelfibrillen. Den folgenden Schritt können wir bei derselben *Praya* jedoch darin sehen, dass die Muskelfibrillen sich anders zu dem Epithel verhalten, indem die Muskelepithelzellen centripetale, bandartige, aus ganz feinen Fasern zusammengesetzte Vorsprünge bilden. Gegen die Ventralfläche hin findet man die Muskelzellen stellenweise von schlanker Form und mit einer Geißel versehen — es sind ganz primitive Tastzellen, die eine nur sehr unbedeutende Metamorphose der eigentlichen Epithelmuskelzellen darstellen.

Das folgende phylogenetische Stadium in der Specialisirung der Gewebe finden wir bei *Apolemia uvaria*. Das Ectoderm besteht hier auch nur aus einer stark entwickelten Schicht von Muskelsepten und einem einschichtigen Muskelepithel. Die Beziehungen der Gewebe aber sind hier etwas complicirter als bei *Praya maxima*. Die Zellen sind zwischen die Muskelfibrillen gesunken (Taf. 14 Fig. 8) in der Art, dass die Fibrillen hier höher als die Zellkerne liegen, was in den früher betrachteten Beispielen nicht der Fall war. An der Basis zerfällt jede Zelle in eine Masse feinerer Fasern, die sich zwischen den Muskelfibrillen zerstreuen. An der Dorsallinie, gerade da wo bei *Forskalia* und *Halistemma* die Centralzellen vorkommen, finden wir eine ganz besondere Bildung: es ist eine in die Dicke des Ectoderms eingreifende Vertiefung (Taf. 14 Fig. 9), die längs des ganzen Stammes verläuft. Innerlich ist diese Spalte von gewöhnlichen Epithelmuskelzellen ausgekleidet: diese aber sind etwas größer geworden, als die oberfläch-

lichen Zellen, was leicht dadurch zu erklären ist, dass die ihnen zugehörenden Fibrillen an Zahl weniger sind und ein geringeres Quantum von Zellplasma verbraucht haben. Es ist gewiss kein Zweifel, dass die Vertiefungszellen bei Apolemia identisch oder sogar ganz homolog den Centralnervenzellen von *Forskalia* sind. Hierdurch haben wir eine vollständige Unterstützung für die Ansicht gewonnen, dass die Centralzellen von *Forskalia* veränderte Muskelzellen sind. Wenn die Nervenatur der Spalte von *Apolemia* constatirt ist, so drängt sich uns die Meinung auf, dass diese Längsvertiefung eine homologe Bildung der Nervenrinne der Gliederthiere ist.

Es bleibt mir nun noch übrig, einige Worte der berühmten Theorie von KLEINENBERG über die Neuromuskelzellen von *Hydra* zu widmen. Die Einführung der von ihm gebrauchten Benennung (Neuromuskelzelle) in die vorliegende Arbeit zeigt ohne Weiteres, dass ich prinzipiell mit diesem Forscher einverstanden bin: Muskelzellen, die eine nervöse Function ausüben, sind sicher vorhanden, und als beste Repräsentanten von solchen Elementen sind gewiss die conischen Zellen von *Forskalia* und *Halistemma* anzusehen. Aber dem von KLEINENBERG hierfür in *Hydra* gegebenen Beispiele kann ich nicht beistimmen. Das Ectoderm von *Hydra* besteht, wie ich es früher mehrere Mal wiederholte, aus Epithelmuskelzellen, denen man gewiss nicht Empfindlichkeit absprechen kann. Das will aber nicht heißen, dass wir es desswegen mit einer Nervenzelle zu thun haben: empfindlich ist das Plasma ohne jede Beziehung zu dem specifischen Charakter der Zelle selbst.

Um die Structur des Stammes bei allen den genannten Formen zu beschließen, muss ich noch sagen, dass die Stützmembran von feinen, radial verlaufenden Fibrillen durchsetzt wird; diese sind die directen Fortsetzungen der Entodermzellen des Stammcanales. Das Entoderm selbst besteht aus geißeltragenden Muskelzellen, deren Muskelfibrillen ringartig, perpendiculär zu den Längsmuskeln verlaufen (Taf. 14 Fig. 1 en).

Dieser so direct und genau verfolgbare Parallelismus zwischen der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung des Siphonophorenstammes erleidet betreffs der histologischen Structur einige Ausnahmen. Derartige Abweichungen vom Typus sind einerseits bei *Rhizophysa* und *Physophora*, anderseits bei *Velella* und *Porpita* zu beobachten.

Bei *Rhizophysa* bietet der Stamm einen Unterschied zwischen Ventral- und Dorsalseite dar, aber ohne die geringste Spur eines Centralsystems. Das Ectoderm ist hier so gebaut, wie es auf Taf. 14 Fig. 12 wiedergegeben ist. Als Gerüst ist, wie überall, die Stützlamelle anzusehen; diese giebt verschiedene, radial abgehende, sich dichotomisch

theilende Auswüchse ab. Die Dicke dieser Stützlamellen ist hier viel bedeutender, als in allen früher beschriebenen Fällen, und die ganze Oberfläche der Stützmembran und ihrer Lamellen ist von besonders feinen und stark lichtbrechenden Muskelfibrillen bedeckt. Die äußere Zellschicht des Stammes besteht aus einem großkernigen Ectoderm, das aber nicht die einzige Lage bildet; in der Tiefe sind noch große Zellen vorhanden, die in unmittelbarer Beziehung zu den Muskelfibrillen stehen. In der Figur (Taf. 14 Fig. 12), welche ich zur Veranschaulichung des Wachstums des Stammes gebe, kann man verschiedene Stufen der Ausbildung des Ectoderms vorfinden: man begegnet Stellen, wo das Ectoderm einschichtig ist, ferner solchen, wo es in Theilung begriffen und endlich wo es zweischichtig ist. Die ganze Histogenese ist hiernach folgendermaßen zu erklären. Anfangs besteht das Ectoderm aus Epithelmuskelzellen, welche eine einzige Lage Muskelfibrillen beherbergen. Mit der Multiplicirung der Fibrillen sinken die Ectodermzellen nicht in die Tiefe, wie wir es früher gesehen haben, sondern theilen sich, und zwar behält die untere Zelle, die in die Tiefe rückt, unmittelbare Beziehung zu den Muskelfibrillen. In der unteren Zelle haben wir, trotz ihrer etwas verschiedenen Entstehung, nichts Anderes, als eine Neuromuskelzelle zu sehen, deren morphologische Nerven-natur vor ihrer Bedeutung als Muskel zurücktritt. Obschon die Art der Entstehung dieser Zellen bei *Rhizophysa* sich an die bei *Halistemma* anschließt, so sind doch jene mehr mesoblastischen, diese nervösen Elementen homolog. Unbestreitbar aber ist es, dass wir es in beiden Fällen mit den ersten Spuren einer Gewebedifferenzirung zu thun haben, die nach zwei verschiedenen Richtungen hin erfolgt ist.

Eine noch eigenthümlichere Form bietet uns *Physophora* dar. Bei ihr haben wir am Stamme zwei ganz verschiedene anatomisch-histologische Theile zu unterscheiden; ich meine den Theil, welcher die Schwimmglocken trägt, und seine blasenartige Aufreibung. Ein Querschnitt des Stammes zeigt einen stark ausgeprägten Unterschied zwischen der Dorsal- und Ventralseite; die letztere ist krausenartig ausgebuchtet und trägt die eigentlichen Schwimmglocken. Von einem Centralnervensystem ist keine Spur vorhanden, und die ganze Peripherie des Stammes ist einförmig gebaut. Hinsichtlich der feineren Structur ist hier zu bemerken, dass schon CLAUS zwischen den longitudinalen Muskelfasern rundlich-ovale Kerne aufgefunden hat; alles Übrige ist völlig unbekannt. Ein Muskel-septum, dem Stamme entnommen und ausgetragen, zeigt uns eine Schicht von Muskelfibrillen (Taf. 15 Fig. 21 *mf*), denen Ectodermzellen aufliegen. Diese sind von zweierlei Art (die

einen besitzen sehr zarte Geißeln — Tasthaare —, die andern nicht) und sind zweischichtig angeordnet. Die Ectodermzellen, die keine Tasthaare haben, sehen von oben betrachtet kubisch aus, besitzen einen ovalen Kern und geben centripetal verschiedene fibrillenartige Ausläufer ab. Die Beziehungen der Ausläufer zu der Zelle sind ähnlich wie bei *Halistemma*; die Zelle schließt also keine Fibrille ein, sondern ihre Ausläufer werden in gewisser Entfernung von der sie producirenden Zelle fibrillen- oder faserähnlich und glänzend. In ihrem Verlaufe verzweigen sich die Fasern dichotomisch, behalten aber die frühere centripetale Richtung bei. Die zweite Art von Ectodermzellen, welche die tiefere Schicht bilden, ragen vermittels einer halsförmigen Erweiterung nach außen. Die Zelle selbst hat eine kolbenartige Gestalt; dies könnte zum Glauben veranlassen, man habe es hier mit einer Drüsenzelle zu thun, wenn nicht die außerordentlich feinen Geißeln an der nach außen ragenden Fläche wären. Von dem nach unten hin abgerundeten und aufgetriebenen Ende gehen ebenfalls faserförmige Ausläufer ab, deren Beziehung zu den Muskelfibrillen die gewöhnliche ist.

Wenn wir den ganzen Querschnitt untersuchen, so sehen wir die tiefliegenden Zellen des Ectoderms, welche schon von CLAUS beobachtet wurden. Auch ohne die Entwicklung, die Histogenese, des Stammes zu studiren, können wir doch eine Analogie mit den benachbarten Formen aufstellen und den Ectodermelementen eine bestimmte Bedeutung zusprechen. Die in der Tiefe des Ectoderms liegenden Zellen sind mit den gleichen von *Rhizophysa* zu identificiren und als wahre Mesodermzellen anzusehen. Wie sind aber die äußerlichen Ectodermzellen zu deuten? welche von ihnen kann man den conischen Zellen von *Halistemma* vergleichen? Diese Fragen sind schwer in definitiver Weise zu entscheiden. Wir möchten sagen, dass die Eigenschaften der conischen Zellen hier auf die beiden Formen der Ectodermzellen vertheilt sind: nämlich die kubischen Zellen von *Physophora* sind nur wegen ihrer Beziehung zu den Muskelfibrillen, die kolbigen aber auch noch wegen ihrer tieferen Lage den conischen Zellen von *Halistemma* analog. Kurz gefasst stellt uns die Beschaffenheit des Ectoderms von *Physophora* den Typus vor, welchen wir schon bei *Apolemia uvaria* gefunden haben, nur ist dort die Sache bedeutend primitiver. Bei *Physophora* sehen wir erstens ein Mesoderm ausgebildet und zweitens haben die äußeren Ectodermzellen eine specifische Form bekommen. In beiden Fällen müssen wir die äußeren Ectodermzellen als Neuro-Muskel-epithelzellen ansehen. Unter diesen Elementen ist eine Differenzirung nur in der einen Richtung eingetreten, dass einige von ihnen mehr als

die übrigen zur Aufnahme von Empfindungen geeignet sind; das will heißen, dass die kolbigen Zellen mehr sensibel als die cubischen sind.

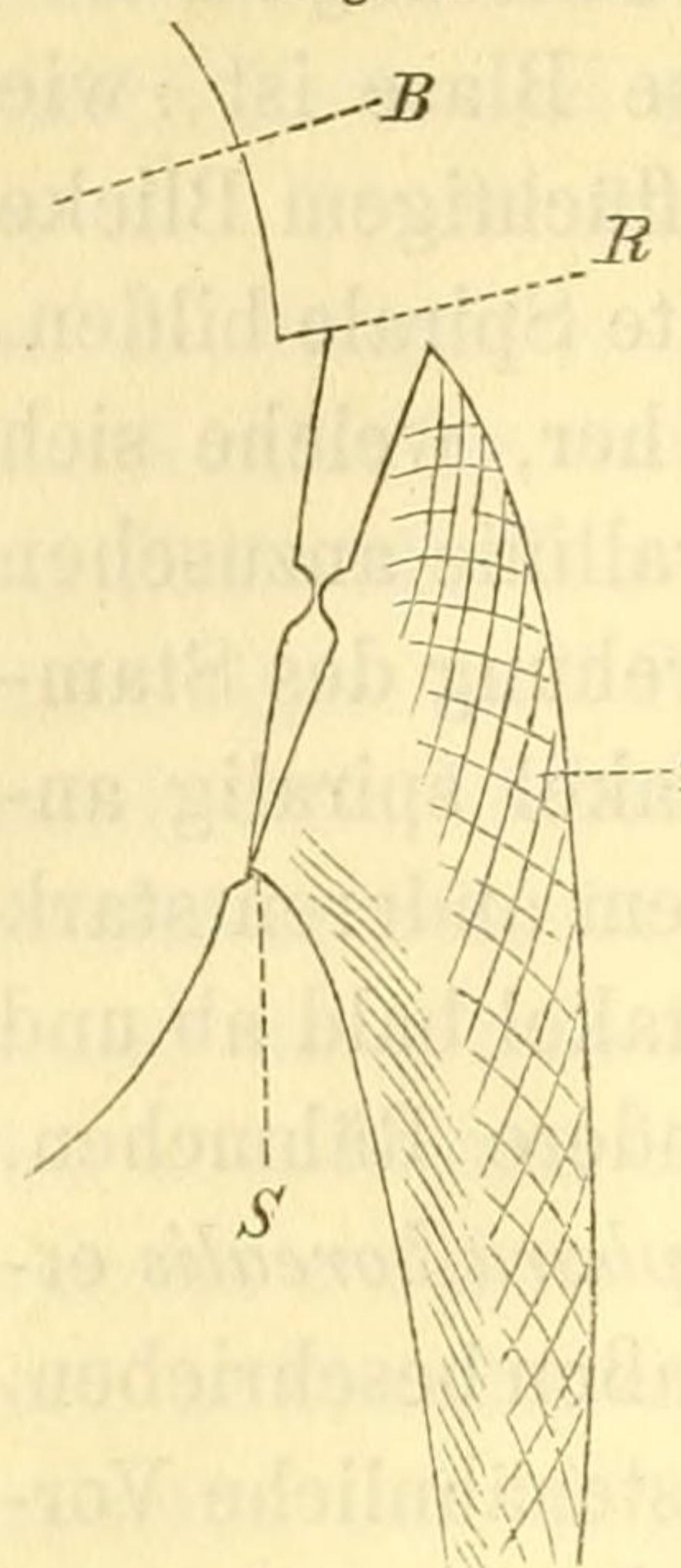
Jetzt haben wir uns mit der Structur der blasenartigen Erweiterung des Stammes zu beschäftigen. Diese Blase ist, wie bekannt, mit besonderen Tentakeln besetzt, die bei flüchtigem Blicke einen Kreis, in der That aber eine zusammengedrückte Spirale bilden. Diese röhrt von einer querverlaufenden Einbuchtung her, welche sich in die Blase vertieft und als eine Fortsetzung der Ventrallinie anzusehen ist. Diese Einbuchtung stammt von einer spiralen Drehung des Stammes sammt der Blase; desswegen sind auch die Tentakel spiralig angeheftet. Wenn eine *Physophora* mit Alkohol oder einem anderen stark wirkenden Reagens behandelt wird, so fallen die Tentakel bald ab und hinterlassen dabei an ihren Anheftungsstellen besondere Rähmchen. KOREN und DANIELSEN¹ haben ihrer zuerst bei *Physophora borealis* erwähnt; am genauesten hat aber CLAUS² sie folgendermaßen beschrieben: »Die Umrisse der Rähmchen sind durch schmale, leistenähnliche Vorsprünge des Skelettblattes erzeugt« und weiter: »die großen Tentakel des äußeren Kreises sind nahezu in der Mitte jener Felder entsprungen, so dass je ein Tentakel von einem Rähmchen umfasst wird.« Diese so aus einander gesetzte Beziehung des Tentakels zu der Blase ist von CLAUS falsch verstanden worden. In der Mitte jedes Rähmchens sitzt eine Papille, die CLAUS abbildet, aber nicht erwähnt — das ist die eigentliche Insertionsstelle des Tentakels, aber damit ist die Sache noch nicht aus: an der Basis (Taf. 15 Fig. 31), mit welcher er sich der Blase anheftet, kommt eine Nematocystenanschwellung vor, und genau aus ihrer Mitte entspringt ein secundärer peitschenförmiger Tentakel. Aber was dabei am sonderbarsten ist, das ist eine membranartige Decke, welche den Grund des Tentakels ganz zuschließt; so erscheint der abgefallene Tentakel als eine von allen Seiten geschlossene und zugleich starre Bildung; seine Wandungen fallen nur dann zusammen, wenn man sie durchsticht. An der Grundmembran des Tentakels liegt im Centrum eine dem Rähmchen correspondirende Papille; diese zwei Papillen bilden in Folge ihrer Verwachsung den Insertionspunkt des Tentakels. Möglich ist es, dass in dem jugendlichen Zustande des Tentakels eine freie Passage zwischen ihm und der Blase vorkommt; mit der Zeit aber bilden sich in Folge der Verwachsung die zwei Membranen (die des Rähmchens und die des Tentakels) aus; anstatt der Öffnung aber bleibt die schon er-

¹ J. KOREN und D. C. DANIELSEN, Fauna littoralis Norvegiae. Part 3. Bergen 1877.

² CLAUS, l. c. p. 14.

wähnte Papille zurück (Taf. 15 Fig. 25). Untersuchen wir das Rähmchen, nachdem der Tentakel abgefallen ist, so überzeugen wir uns davon,

Fig. 2.



B Blase; R Rähmchen;
T Tentakel; S Stelle, wo die
Stützmembran der Blase in
den Tentakel übergeht.

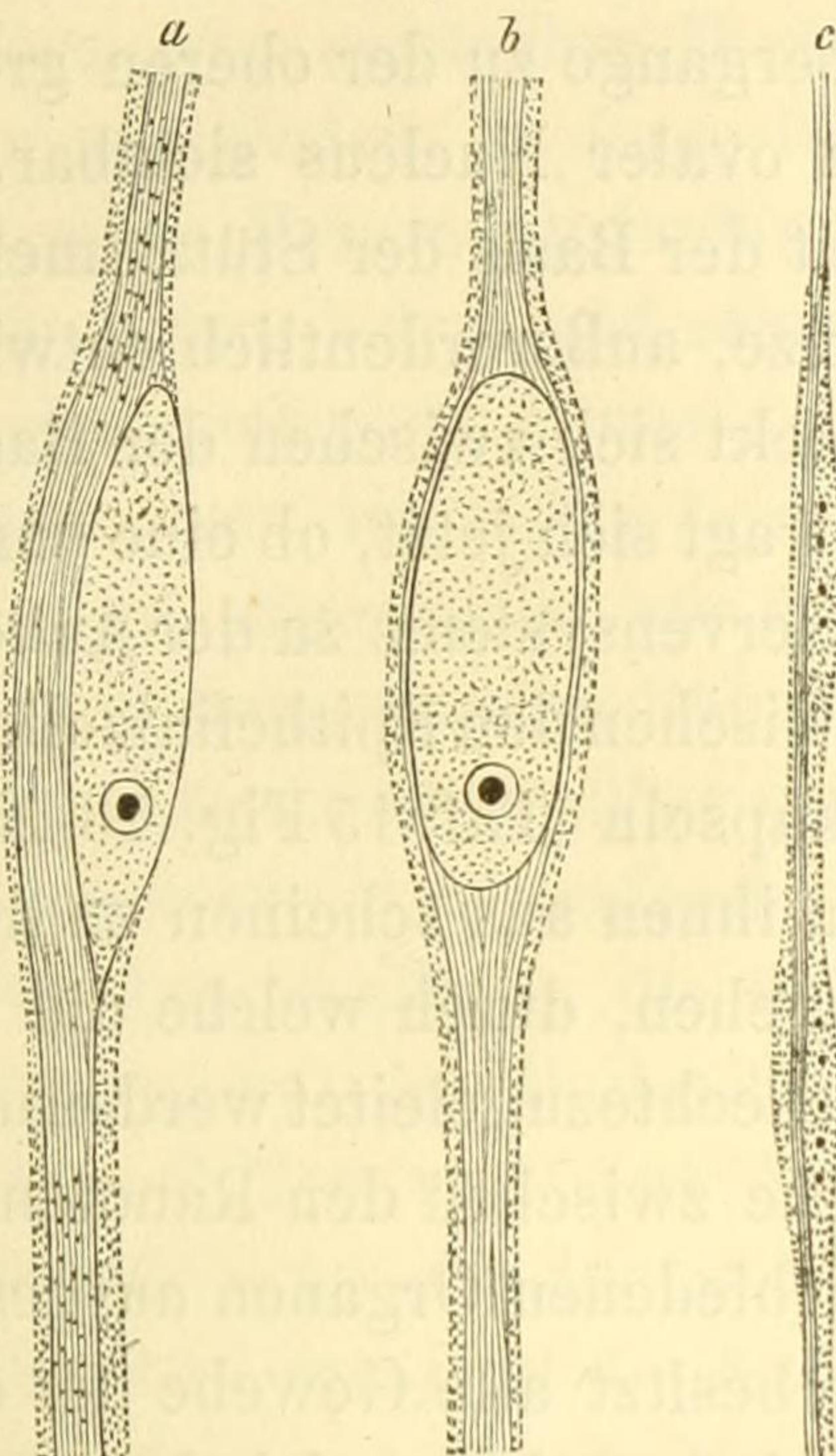
dass seine Ränder verschieden gebaut sind (vgl. Fig. 2): oben ist es eine selbständige Kante, unten besteht der Rand aus einer nackten Stützlamelle; das will heißen, der Tentakel ist nur unten an die Blase mit seinem Rande angewachsen in der Art, dass die Stützlamelle der Blase in die Stützlamelle des Tentakels unmittelbar übergeht. Oben ist er hingegen der Blase nicht angewachsen und ragt frei nach außen. Von der Oberfläche gesehen, erscheint der Tentakel mit der ganzen unteren Hälfte seiner Kante dem Rande des Rähmchens angewachsen, während die obere Hälfte frei bleibt (Taf. 15 Fig. 25). Wegen dieser unvollständigen Anwachsung bricht der Tentakel, wie erwähnt, sehr leicht ab.

Histologisch unterscheiden wir an der Blase drei verschiedene Theile: den oberen, welcher den Schwimmglocken anliegt, die seitliche Umgebung, die von den Rähmchen gebildet wird, und den unteren. Die Beschreibung, welche CLAUS hiervon giebt, ist weder klar, noch vollständig, obwohl er in den Fasern, welche er nach außen von den Rähmchen in der Tiefe des Ectoderms findet, eine Art Nerven vermutet und dabei ausspricht, dass die Zellen, die in der Dicke der Rähmchen vorkommen, Ganglienzellen sein mögen.

Als ich die Blase von *Physophora* zu untersuchen begann, erstaunte ich über den außerordentlichen Reichthum an Nerven. Man konnte wohl denken, man habe es hier mit einem wahren Gehirn zu thun. Die Ganglienzellen und Nervenfasern bilden ein dichtes Geflecht, das in der Tiefe des Ectoderms ausgespannt ist. Die obere Fläche der Blase ist von einem hohen Epithel bedeckt, in dessen Zellen rund um den Kern große Körnchen zerstreut sind. Muskelfibrillen kommen hier absolut nicht vor. Das Epithel liegt dabei direct auf der Stützlamelle, und zwischen den beiden Schichten sind dicke Nervenfasern und spindelförmige Zellen zerstreut. Die Ganglienzellen sind von zweierlei Natur, nämlich bipolar und tripolar; selten kommen auch multipolare Zellen vor (Taf. 15 Fig. 23). Jede Ganglienzelle ist ausgezogen und enthält einen runden, sich intensiv färbenden Kern. Von den Nervenfasern der Wirbellosen wird bekanntlich angenommen, sie seien marklos. Indessen an *Physo-*

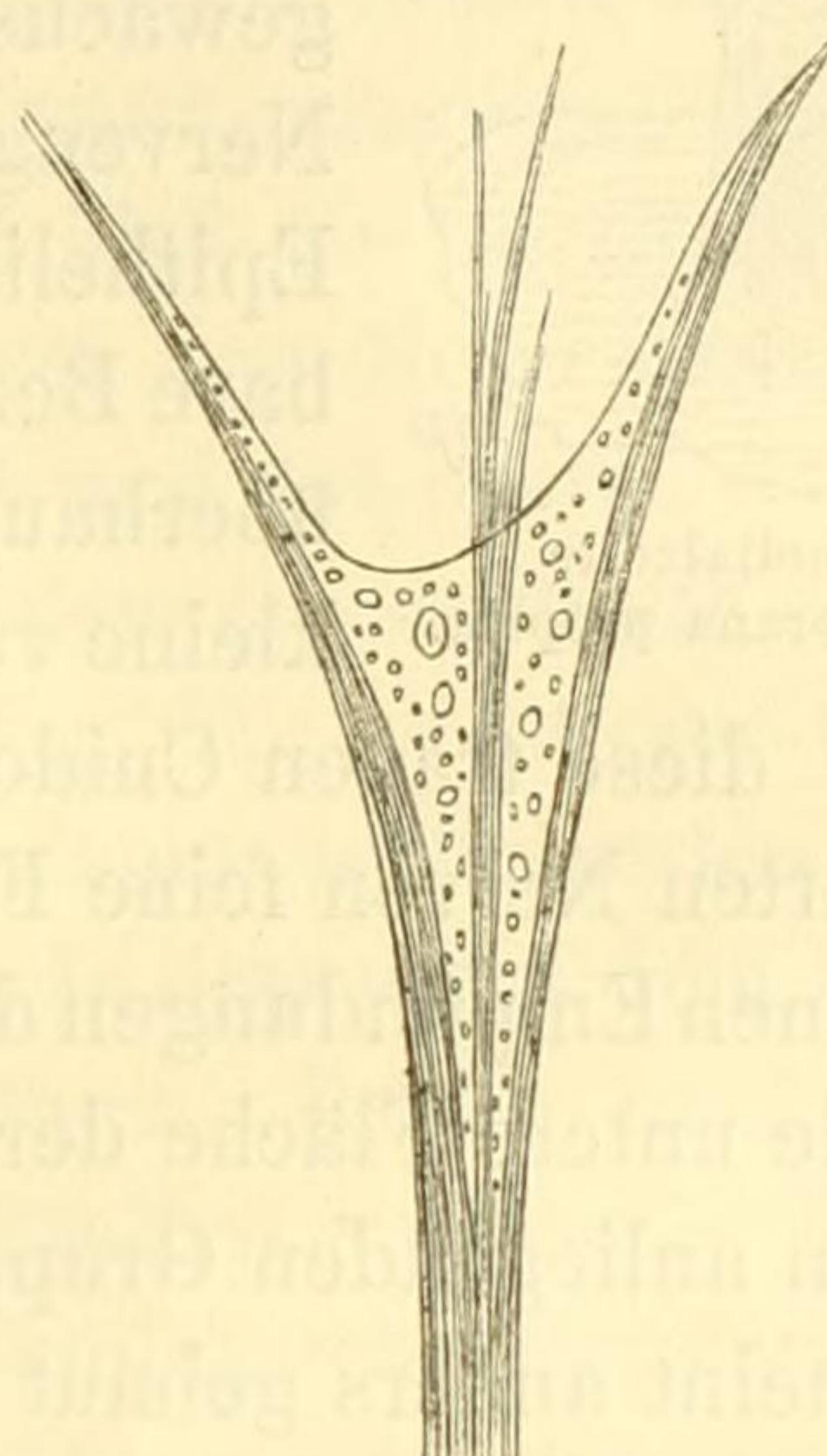
phora kann man sich davon überzeugen, dass diese These nicht so ohne Weiteres richtig ist. Jede Nervenfaser besteht hier aus einem ganzen Bündel von außerordentlich zarten Fibrillen, die von körnigem Plasma umgeben sind. Möglicherweise lassen sich diese Fibrillenbündel als Achsencylinder und das Plasma als Markscheide auffassen (vgl. Fig. 3). Die Plasmascheide ist nicht gleichmäßig vertheilt, sondern an einigen

Fig. 3.



a, b Nervenfasern mit Nervenzellen;
c Nervenfaser von Plasmasubstanz umgeben.

Fig. 4.

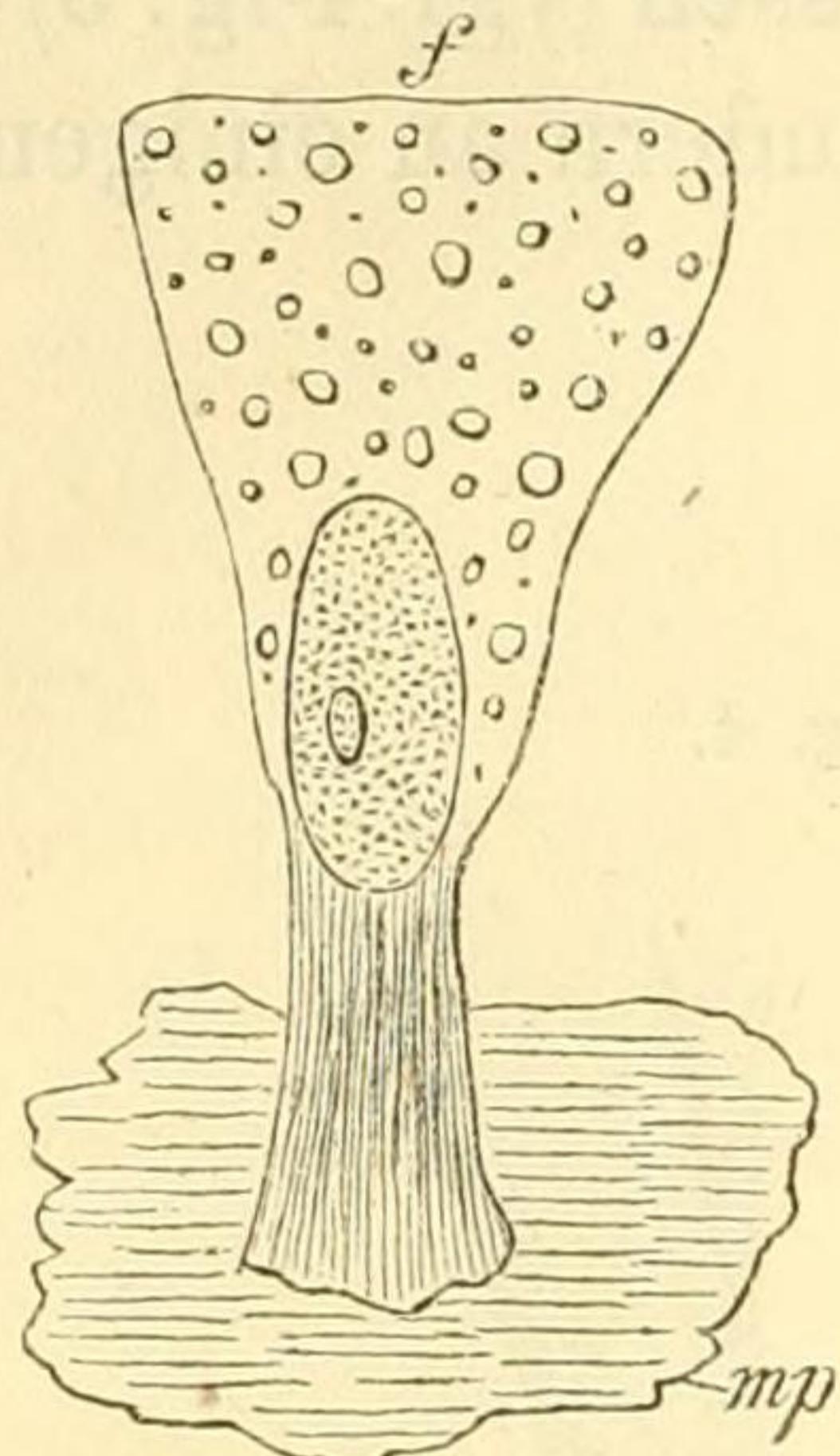


Nervenfaserverzweigung.

Stellen spindelförmig angehäuft. Die Nervenfasern können sich verzweigen; an solchen Stellen sieht man am besten die Beziehung der Plasmascheide zum Nervenbündel (Fig. 4). Dieses theilt sich in zwei oder drei primitive Bündel, und an der Theilungsstelle ist das Plasma angehäuft und hat eine grobkörnige Beschaffenheit. Bei dem Abgehen der Nervenfaser von der Nervenzelle ist die Faser plasmareich, aber an der Endverzweigung scheint die Plasmascheide ganz zu verschwinden. Die Beziehung der Nervenfasern zu den Zellen ist auch erwähnenswerth: die Zelle dient nicht als Unterbrechungsort für die Fibrillen; diese ziehen sich längs der Zelle hin, aber in einer etwas anderen Weise, als es bei höheren Formen vorkommt. Bei diesen lösen sich, wenn die Fasern eine Zelle erreichen, die sie constituirenden Fibrillen auf, setzen ihren Verlauf auf der Peripherie der Nervenzelle fort und vereinigen sich am entgegengesetzten Pole wieder, um eine der ersten ganz gleiche Nervenfaser wieder zusammenzusetzen; bei den Siphonophoren hingegen zersetzen sich die Nervenfibrillen in der Zelle

nicht, sondern behalten die gemeinsame Bündelform bei und legen sich gewöhnlich einer Seite der Zelle so an, dass diese einen Anhang der Faser selbst bildet (Fig. 3 *a* und *b*). Wenden wir uns nun dem bedeckenden Epithel wieder zu, so sehen wir, dass seine Elemente, wie

Fig. 5.



Epithelialzelle
mp Membrana propria.

gesagt, aus hohen, becherförmigen Zellen bestehen (Fig. 5). An der Basis ist die Epithelialzelle heftig verdünnt und hat hier eine fein fibrilläre Beschaffenheit; am Übergange zu der oberen grobkörnigen Partie ist ein ovaler Nucleus sichtbar. Jede Epithelialzelle ist mit der Basis der Stützlamelle angewachsen. Das ganze, außerordentlich entwickelte Nervengeflecht erstreckt sich zwischen der Basis der Epithelialzellen. Es fragt sich jetzt, ob eine unmittelbare Beziehung des Nervensystems zu der Außenwelt überhaupt existiert. Zwischen den Epithelialzellen sind

kleine runde Nesselkapseln (Taf. 15 Fig. 23 *N*) zerstreut; diese tragen Cnidocils und von ihnen aus scheinen zu den benachbarten Nerven feine Fibrillen abzugehen, durch welche die aufgenommenen Empfindungen dem Nervengeflechte zugeleitet werden mögen.

Die untere Fläche der Blase, welche zwischen den Randtentakeln und den anliegenden Gruppen von verschiedenen Organen ausgespannt ist, scheint anders gebaut zu sein. Sie besitzt alle Gewebe der oberen Fläche der Blase und außerdem noch eine stark entwickelte Muskulatur; diese ist aber in einer einzigen Schicht ausgebreitet, ohne besondere Muskelsepten auszubilden. Die Muskelfibrillen beschränken sich aber nicht hierauf, sondern gehen auf die Tentakel, deren Musculatur sie bilden, über. Die Muskelfibrillen der unteren Fläche sind von feinkörnigen Epithelialzellen, die keine grobkörnigen Agglomerate einschließen, wie es am oberen Epithel zu sehen war, überdeckt; im Großen und Ganzen ist es eine einfache Muskelepithelialschicht. Zwischen den Elementen dieser Schicht ist wieder ein Nervennetz, das aus Fasern mit dreieckigen oder spindelförmigen Ganglienzellen besteht, ausgebreitet (Taf. 15 Fig. 24). Die Zahl der Nerven ist hier nicht so bedeutend, wie an der oberen Fläche, auch halten sie viel mehr einen bestimmten Verlauf inne. Größtentheils sind die einzelnen Nervenfasern zu Bündeln vereinigt; in jedem Bündel (Taf. 15 Fig. 26) lässt sich eine starke centrale Faser von den sie umgebenden viel feineren unterscheiden.

Wie wir schon *a priori* vermuten können, bleibt das Hinzutreten der Muskeln nicht ohne Einfluss auf das Nervengeflecht. Hier giebt es wirklich eine unmittelbare Beziehung der Nervenfasern zu den Muskel-

fibrillen, und diese ist, was dabei am wichtigsten ist, ganz gleich der von *Halistemma* (conische Zellen), mit anderen Worten: die Nervenfaser endet mit einem Hügelchen auf der Muskelfibrille. Von Nesselkapseln, welche zur Aufnahme der Empfindungen dienen könnten, ist hier keine Rede.

Die Nervengeflechte auf der oberen und unteren Fläche der Blase stehen mit einander folgendermaßen in Zusammenhang. Die Rähmchen der Blase, oder sogar ihre Tentakel selbst sind von einander vermittels Rinnen geschieden, in deren Boden bereits CLAUS Zellen gesehen hat, die in zarte Fasern auslaufen, eine unverkennbare Ähnlichkeit mit Ganglienzellen haben und sehr an die multipolaren Zellen der Subumbrella der Acalephen erinnern. Diese von CLAUS ausgesprochene Vermuthung kann ich völlig bestätigen. Auf Taf. 15 Fig 25 ist etwas schematisch dargestellt, wie eine ganze Masse von Nervenfasern zwischen zwei benachbarten Rähmchen verläuft und das obere Nervennetz mit dem unteren unmittelbar vereinigt. Auf dem Querschnitte stellt die Rinne kaum etwas Besonderes vor (Taf. 15 Fig. 22); es ist eine polsterähnliche Anschwellung, die äußerlich aus einem verlängerten Epithel zusammengesetzt ist. In der Tiefe des Epithels liegen auf dem Schnitte besondere Zellen und eine Art Punktsubstanz. Beides gehört einer Nervenschicht an, die der Stützlamelle unmittelbar aufliegt.

Es bleibt uns jetzt die Aufgabe, die histologische Verwandtschaft der Blase mit dem Abschnitte, welcher die Schwimmglocken trägt, darzulegen und dann die Function der Blase zu erklären. Es kann schon a priori gewiss keinem Zweifel unterliegen, dass der histologische Typus der Blase und des Stammes ein und derselbe sind, weil, wie gesagt, die Blase nur eine Modification des Stammes ist. Die Structur des letzteren und der oberen Fläche der Blase sind die Extreme, welche sich mittels der Eigenthümlichkeiten in der Structur der unteren Fläche derselben Blase in Einklang bringen lassen. Behufs einer Vergleichung der beiden scheinbar typisch verschiedenen Nervensysteme, die wir in den beiden Fällen haben, müssen wir uns vorstellen, dass der Schwimmglockenabschnitt von *Physophora* in die Breite ausgezogen sei und die Muskeln, anstatt radiäre Gruppen zu bilden, sich zu einer einzigen Schicht ausgestreckt haben. Dabei werden die Ausläufer, welche von den Ectodermzellen abgehen, um die entferntesten Fibrillen zu erreichen, ganz unnöthig, und jede Ectodermzelle wird unmittelbar mit der ganzen unteren Fläche auf den Fibrillen ruhen. Die kolbenförmigen Tastzellen sinken aber noch tiefer in das Ectoderm ein, verwandeln sich in Nervenzellen, ohne ihre Beziehung zu den Fibrillen zu verlieren, und so

erhalten wir alle drei beschriebenen Schichten: Epithel, Nervennetz und Muskelfibrillenschicht. Dass diese Anschauung ganz plausibel ist, dafür kann die schon aus einander gesetzte Entwicklung des Stammes bei *Halistemma* als Beweis dienen.

Betreffs des Ectoderms der oberen Fläche der Blase müssen wir annehmen, dass, obwohl sich in der Tiefe des Ectoderms Muskelfibrillen nicht entwickelt haben, weil sie wahrscheinlich unnötig wären, doch das Ectoderm die erworbene Fähigkeit, Nervenelemente auszubilden, beibehält; in dieser Weise geschieht eine Trennung der innig verwandten Muskel- und Nervenelemente: die einen gehen zu Grunde, die anderen gelangen zu außerordentlicher Entwicklung.

Wenn wir eine *Physophora* der physiologischen Beobachtung unterziehen, so ermitteln wir gewiss Thatsachen, die für das Vorhandensein eines außerordentlich empfindlichen Nervensystems sprechen. Des primitiven Baues wegen ist aber die physiologische Thätigkeit dieses Thieres leicht zu verstehen und in die einzelnen Momente zerlegbar. Wenn wir z. B. es an einem beliebigen Punkte, am besten am Randtentakel, berühren, so sehen wir Folgendes: das Thier wird außerordentlich empfindlich, kehrt sich in verschiedener Weise um und bemüht sich alle seine Tentakel gegen den Berührungspunkt zu wenden, als ob es das störende Object wegschaffen wolle. Nach einigen Augenblicken entflieht es rasch und benimmt sich dabei ganz vernünftig: es strebt danach, sich so klein wie möglich zu machen und legt die Tentakel zusammen, um die Fläche, welche der Richtung des Laufes entgegensteht, so stark wie möglich zu vermindern.

Es handelt sich jetzt um die Frage: wie kann man physiologisch alle diese so complicirt erscheinenden Thatsachen erklären? Die Empfindung, von welchem Punkte sie auch aufgenommen sei, wird auf die obere Fläche der Blase übertragen; hier liegt bestimmt der percipirende Punkt des ganzen Organismus; von hier aus gehen erstens Nerven zu den Tentakeln und zweitens verlaufen Nervenbündel zwischen den Rähmchen zu der unteren stark muskulösen Fläche der Blase. Der Weg zu den Tentakeln ist der kürzeste, desswegen wird sich ein Ausdruck der Thätigkeit des Organismus in dieser Richtung zunächst offenbaren: die Empfindung wird auf die Tentakel übertragen, und diese wenden sich gegen den Berührungspunkt. In zweiter Linie erreicht die Empfindung die untere Fläche; die Nerventhätigkeit in diesem Punkte richtet sich gegen die Muskeln, welche sich zusammenziehen, die Tentakel fest an einander legen und die Flucht, welche so charakteristisch für die *Physophora* ist, bewirken.

Unter den abweichenden Siphonophoren habe ich nur zwei, *Velella* und *Porpita*, mit Bezug auf das Nervensystem untersucht. Hinsichtlich der Ersteren kann ich die Angaben von Dr. CHUN nur bestätigen¹. Unter dem Epithel der ganzen Oberfläche von *Velella* ist ein Nervennetz vertheilt; dieses besteht aus Nervenzellen, die oft multipolar sind (Taf. 15 Fig. 29), und aus den sie verbindenden Fasern. Oft sieht man, dass die Nervenfasern sich durchkreuzen, wobei sie mit einander verwachsen und ein gemeinsames Plättchen bilden (Taf. 15 Fig. 29 t), wie es auch von CHUN beschrieben war². Ein Ringnervensystem, wie es CHUN beschreibt, habe ich nicht gefunden; nach meiner Meinung giebt es hier nur ein einfaches Netz, also ein peripherisches Nervensystem ohne jede Concentrirung. Alles was ich über *Velella* gesagt habe, kann mit demselben Recht auf *Porpita* übertragen werden. Bei dieser Form ist der Typus ganz derselbe geblieben; der einzige Unterschied besteht in dem viel selteneren Vorkommen der Nervenzellen und der oft dichotomischen Verzweigung der Nervenfasern (Taf. 15 Fig. 28). Der Ursprung dieses Nervensystems kann auch in der Art erklärt werden, wie ich es für *Physophora* versucht habe: die Muskel-fibrillen haben sich nicht entwickelt, dagegen ist die Eigenschaft der Epithelial- (besser: Muskel-Epithelial-) zellen, Nervenelemente auszubilden, beibehalten worden.

Bei *Halistemma* ist eine Eigenthümlichkeit der Erwähnung werth; nämlich die Nährpolypen sitzen am Ende von stielförmigen, spiraling gedrehten Seitenanhängen des Stammes, welche zugleich zahlreiche über einander gelagerte Deckschuppen tragen. Auf Querschnitten durch diese Anhänge sieht man, dass sie in ihrem Bau eine verkleinerte Copie des Stammes darstellen. Die Dorsalseite ist verdickt, die Ventrale Seite leistenartig; mit anderen Worten: der Centralcanal des Anhanges, welcher gewiss eine unmittelbare Abzweigung des Centralcanales des Stammes ist, liegt im Anhange nicht ganz central, und dies bewirkt in etwas die Verschiedenheit in der Structur der Dorsal- und Ventrale Seite. Ein Segment des Querschnittes ist auf Taf. 14 Fig. 15 abgebildet. Die Hauptmasse wird auch hier von den Muskelsepten gebildet. An der Oberfläche ist dabei ein einschichtiges Ectoderm zu sehen, das gewiss aus lauter Epithelialmuskelzellen zusammengesetzt ist. In der Medianlinie befindet sich eine riesige Zelle, die hier einen Ausdruck des Central-

¹ CHUN, Das Nervensystem der Siphonophoren. Zool. Anz. 1881. Nr. 77.

² CHUN, Die Gewebe der Siphonophoren. Zool. Anz. 1882. Nr. 117.

nervensystems darstellt. Ich betrachte diese stielartigen Anhänge, die im Bau ganz von den Polypen verschieden sind, als besondere knospenartige Bildungen des Stammes, die sich nicht weit genug entwickelt haben, um selbständige Wesen zu schaffen und eine unabhängige Existenz zu haben.

Taster.

Ohne mich mit den morphologischen Eigenthümlichkeiten, die schon von Mehreren so eingehend beschrieben wurden, zu befassen, werde ich hier nur die histologischen Besonderheiten dieses Gebildes beschreiben und dabei die möglichen Leistungen des functionell noch so räthselhaften Organes darzustellen suchen.

Die höchste Entwicklungsstufe erreicht der Taster bei *Physophora*, und desswegen werde ich bei meiner Beschreibung hauptsächlich auf dieses Thier Rücksicht nehmen. Dabei ist es vielleicht nicht ohne Interesse, eine Erklärung des wahren Verhältnisses der abweichen den Taster von *Physophora* zu denen der anderen Siphonophoren zu erhalten. Es ist nämlich schon lange bekannt, dass der Taster gewöhnlich mit dem Stämme mittels eines langen, oft fadenförmigen Stieles vereinigt ist; dies ist aber bei *Physophora* nicht der Fall, vielmehr bildet ein Knopf die Anheftungsstelle; wahrscheinlich ist dieser nichts als ein verkürzter Stiel.

In histologischer Beziehung hat CLAUS¹ die Schichtenfolge in dem Taster genau beschrieben: unterhalb des zarten Außenepithels befindet sich wieder eine Längsmuskelschicht, dann folgt die einfache Stützlamelle ohne Längsrippen (nur *Physophora* macht eine Ausnahme), die zarte Ringmusculatur und die Entodermbekleidung. Von *Physophora* sagt CLAUS ganz kurz, dass die Structur der Tasterwand hier die höchste Complication erreiche, indem der Taster mit seinen Muskel septen den Bau des Stammes genau wiederhole. CLAUS fand dabei auch besondere Fasern, welche in der Tiefe des Epithels circulär verlaufen und an vielen Stellen unterbrochen sind. Am Taster von *Physophora* ist die gewöhnliche wulstförmige Ectodermverdickung, die Nematocysten einschließt, ebenfalls vorhanden, aber stark verkürzt und nur als eine polsterförmige Auftriebung (Taf. 15 Fig 31 *pv*), in deren Mitte ein peitschenförmiges Tentakelchen vorspringt. Histologisch kann man an ihm drei Regionen unterscheiden: die Basis, den Mitteltheil und die

¹ l. c.

Spitze, deren Complication in derselben Reihenfolge zunimmt, die aber ohne scharfe Grenze in einander übergehen. Wir werden unsere Beschreibung mit dem Mitteltheile beginnen. Die Stützlamelle bildet, wie gesagt, hier radiale Auswüchse, die mit Muskelfibrillen belegt sind. Ein solcher mit dem aufliegenden Epithel ist auf Taf. 15 Fig. 32 abgebildet. Die circulären Muskelfasern, die CLAUS beschreibt, sind hier gar nicht vorhanden, das Epithel hingegen ist dabei einer sehr bedeutenden Veränderung unterworfen. Es besteht nämlich aus dreierlei Elementen: echten Drüsen, Tastzellen und blassen, drüsennähnlichen Elementen. Erstere sind von beträchtlicher Größe (*Dr*) und wurstförmiger Gestalt und beherbergen im Inneren ziemlich stark lichtbrechende Ballen, die in helles Plasma eingebettet sind. Diese erfüllen die Drüsen vollständig, und nur ganz nahe der Basis, mit welcher die Drüsen den Muskelsepten aufsitzen, ist ein beträchtlicher Kern zu sehen. Die Tastzellen sind sehr verlängerte, faserähnliche Zellen (*sz*); in ihrer Mitte liegt nur der Kern mit einer bedeutenden Menge Plasma. Diese faserähnlichen Zellen, oder sogar vielleicht einfache Fasern, ziehen sich zwischen den benachbarten Drüsenzellen hin und enden nach der Außenfläche zu mit einem plasmatischen Knopf, der einige Tasthaare trägt. Merkwürdigerweise enthält die Plasmaanhäufung an der Spitze mehrere stark lichtbrechende Körnchen, welche dem ganzen Gebilde eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Drüse geben. Die dritte Zellart erscheint etwas sonderbar; es sind ebenfalls schlauchförmige Bildungen (*Dr'*), die eine netzförmige Verästelung des Plasma zeigen, während der Rest von einer hellen Substanz eingenommen wird. Auch hier liegt, wie in den gewöhnlichen Drüsen, der Kern nahe der Basis. Ich glaube, man kann sie nur als Drüsen auffassen, die aber ihren Inhalt entleert haben und vielleicht nur in Folge dessen sich von den gewöhnlichen Drüsen unterscheiden. Die Untersuchung der Längsmuskelfibrillen überzeugt uns davon, dass dabei absolut keine Kerne oder Zellreste vorkommen; das beweist ganz klar, dass die Fibrillen ihre Entstehung besonderen Zellen verdanken, nämlich ohne Zweifel den oberen Ectodermzellen und zwar unterschiedslos allen oben erwähnten drei Arten. Taf. 15 Fig. 32 zeigt uns, dass die Muskelsepten von Plasmafibrillen überdeckt werden, die unmittelbare Fortsetzungen der oberen Ectodermelemente sind. Wie die Tasterzellen, so geben auch die Drüsen (und dies ist am sonderbarsten) ein dichtes Plasmanetz ab, welches sich zwischen den Muskelsepten durcharbeitet.

Vergleichen wir das Ectoderm des Tasters mit dem des Stammes, so werden wir unbedingt sehen, dass dabei die vollste Homologie

existirt. Am besten ist es gewiss hierbei, den Stamm der *Physophora* selbst ins Auge zu fassen; dann entsprechen die Drüsen den einfachen Ectodermzellen und die kolbenförmigen Elemente den faserähnlichen Tastzellen. Weil die Ectodermzellen sich in Drüsen verwandelt und so ihr Volumen vergrößert haben, so mussten sich die kolbenförmigen Zellen, um die Außenwelt als Tastzellen zu erreichen, außerordentlich in die Länge ziehen. Um dieser Ansicht eine noch gründlichere Basis zu geben, wollen wir die Histogenese der Ectodermschicht genau verfolgen. Wenn wir die Gewebe am Grunde des Tentakels, oder noch besser einen jungen Tentakel untersuchen, so finden wir Folgendes. Das ganze Ectoderm besteht aus einer einzigen Schicht Muskelfibrillen, die von einem platten Epithel bedeckt sind; das will heißen, wir haben es hier mit einem Muskelepithel zu thun. Bei der Weiterentwicklung findet eine Metamorphose der Zellen statt: einige von ihnen behalten dunkle Kerne und werden eher kleiner, als größer (von der Oberfläche gesehen); die anderen wachsen bedeutend (und mit ihnen auch ihre Kerne) und dabei wird die Substanz der Zellen und der Kerne viel heller. Etwas später (Taf. 16 Fig. 34 a) zeigt uns das Ectoderm, von der Seite gesehen, einen Unterschied der großen hellen Zellen von den kleinen dunkleren; jene nehmen am oberen, äußeren Ende eine grobkörnige, klumpige Beschaffenheit an, was unstreitbar auf eine Drüsennatur hinweist; die kleinen aber werden schlank und ziehen sich aus. Mit der Zeit bilden sich am Grunde der Zellen neue Fibrillen, die sich, wie es für den Stamm erklärt wurde, mehrschichtig anlegen; das bewirkt die Ausbildung der wurzelähnlichen Plasmafortsätze der Ectodermzellen, und in dieser Weise sind zwischen den Ectodermzellen solche Formen entstanden, wie sie auf Taf. 16 Fig. 34 b angedeutet sind. Hier ist zu sehen, dass wegen Vermehrung der Fibrillen, die sich nicht mehr in einer einzigen Schicht anlegen, die Epithelmuskelzellen in die Höhe gedrängt werden, ohne die innigste Verbindung mit den Fibrillen zu verlieren. Die weitere Zellenmetamorphose gründet sich auf eine physiologische Vervollkommnung der Drüsen einerseits und der Tastorgane anderseits; prinzipiell wird dabei nichts verändert. Wir haben es aber hier mit lauter Muskelzellen, die sich einerseits in Drüsen und anderseits in Tastzellen verwandelt haben, zu thun.

Der Tasterspitze näher sehen die Ectodermelemente ein wenig anders aus. Die Drüsen sind hier nicht so besonders stark entwickelt (Taf. 17 Fig. 61), sind aber ebenfalls ziemlich lang, schlauchähnlich und geben centripetale Fasern ab, die sich den Muskelfibrillen anschmiegen. Die Tasterzellen ziehen sich wegen des dicker werdenden Ectoderms sehr

in die Länge und erscheinen bei Behandlung mit Sublimat oder Kaliumbichromat wie in einer structurlosen Scheide befindlich (Taf. 17 Fig. 63 und 64). Ihre Form ist nicht überall die gleiche: es kommen sowohl ganz faserähnliche wie auch verlängerte plasmareiche Zellen vor; dabei sind oft stark lichtbrechende Körper in ihnen zu beobachten (Taf. 17 Fig. 64 c), denen man mit vollem Rechte Aufmerksamkeit schenken muss. Es sind nämlich nicht etwa Öltropfen, sondern vielmehr solide Bildungen, und sie dienen wahrscheinlich als besondere Lichtbrechungsmedien, um die Empfindung der Tastzellen zu verstärken. Am unteren Ende zerfällt der faserähnliche Ausläufer der Zelle in eine Anzahl Fäserchen, die wie gewöhnlich mit den Muskelfibrillen in Zusammenhang treten. Die Spitze des Tentakels ist mehr als ein anderer Punkt der Berührung unterworfen, und desswegen können wir schon a priori hier das Vorhandensein der Coelenteratenwaffen, der Nesselorgane, vermuten. In der That kommen diese in reichlicher Menge vor. Die einen sind groß und elliptisch (Taf. 17 Fig. 62) und besitzen am oberen Ende eine flache netzartig ausgespannte Zelle (Taf. 17 Fig. 65). Der innere Raum des Nesselorganes ist von einer ganz besonderen Substanz eingenommen, die sich nach Behandlung mit Alkohol zusammenzieht und gerinnt. Vielleicht ist es eine Giftsubstanz, die sich bei Entladung der Kapsel ergießen kann. Die andere Art der Nesselorgane ist ganz klein und befindet sich in einer Zelle mit einem großen Kern eingeschlossen (Taf. 17 Fig. 60, 61 u. 64 b), welche ein ganzes Bündel von Fasern abgibt. Der Spitze des Tasters näher sind hauptsächlich die großen Kapseln zu sehen, etwas weiter nach der Basis zu kommen aber auch die kleinen vor und dabei erlangt der Taster ein Aussehen, das auf Taf. 17 Fig. 60 wiedergegeben ist: die obere Schicht wird von kleinen Nesselkapseln gebildet, während die unteren eine Anhäufung von Tastzellen zeigen, deren Kerne in verschiedenen Höhen stehen.

Bei den anderen Siphonophoren ist die Structur der Taster prinzipiell der beschriebenen gleich; die Ectodermzellen sind aber nicht so metamorphosirt, nicht so verlängert. Wenn wir den Taster von *Halistemma* oder *Forskalia ophiura* untersuchen, so finden wir die Zellen ganz niedrig, obwohl sie sich verschiedenen Functionen angepasst haben; die Drüsen und Tastzellen, die dabei vorkommen, sind kaum veränderte Muskelzellen, wie es oben am jungen Ectoderm von *Physophora* beschrieben wurde.

Über die physiologische Bedeutung des Tasters bei den verschiedenen Siphonophoren sind viele Meinungen ausgesprochen worden. METSCHNIKOFF hat bei *Halistemma pictum* gesehen, dass an

der Spitze des Tasters eine Öffnung existirt, durch welche die Nahrungsreste ausgestoßen werden. Bei den anderen Siphonophoren hat er aber diese Öffnungen nicht gefunden, mit Ausnahme einer jungen *Agalma Sarsii*, bei der sie aber mit der Zeit zuwachsen, so dass die excretorische Function untergeht und der Taster nur noch zur Berührung dient. CLAUS meint, der Taster nehme keinen directen Antheil an der Verdauung, seine Rolle sei dabei eine secundäre und betreffe nur die weitere Verarbeitung der Säfte unter Bildung von Ausscheidungsstoffen. Ich möchte hier zwei Thatsachen erwähnen, um die Function der Taster klarzustellen: erstens das Vorhandensein von besonderem Pigmente im Ectoderm des Tasters, und zweitens die Erfüllung des Tasterlumens mit einer albuminösen Flüssigkeit. Die Bedeutung des Pigments lässt sich am leichtesten an *Forskalia* verstehen; auf der Tasterspitze sitzt hier eine zwiebelförmige Aufreibung mit braunrothem Pigmente. Nach Reizung des Thieres trennen sich die Pigmentzellen, welche die zwiebelförmige Aufreibung bilden, ab, ihr Pigment wird aufgelöst und das Seewasser wird trüb und rothgelb. Diese Eigenschaft bringt dem Organismus einen unzweifelhaften Nutzen, weil hierdurch sowohl die Erlangung der Beute als auch, was aber gewiss nur secundäre Bedeutung hat, die Flucht sehr erleichtert wird. Das Vorkommen einer specifischen Flüssigkeit im Innern des Tasters scheint der Vermuthung von CLAUS eine Stütze zu gewähren, aber dabei darf man einen Punkt nicht übersehen: diese Flüssigkeit ist zu dick und der Canal, welcher den Stamm mit dem Taster vereinigt, zu eng (haarfein), um eine Entleerung der Tasterflüssigkeit ins Innere des Stammes zu gestatten; bei *Physophora* kann diese absolut nicht vorkommen. Mir scheint eine andere Erklärung den Thatsachen mehr zu entsprechen: die Flüssigkeit dient dazu, den Taster in Erection zu erhalten. Dieser Zustand ist am evidentesten bei *Halistemma rubrum*, wo die Tasterflüssigkeit sehr dick und eiweißartig ist und dem ganzen Gebilde ein glänzendes, eigenthümliches, von dem Reste des Polypen verschiedenes Aussehen giebt. Nach Durchstechen des Tasters fallen die Wandungen zusammen. Die Bedeutung der Erection ist von selbst klar: sie ruft die Empfindlichkeit des Tasters hervor.

Fangfaden.

Diese höchst sonderbaren Bildungen sind, was die feinere Structur betrifft, bisher vollständig unbekannt geblieben, weil alle früheren Forscher und sogar CLAUS in seinem letzten Werke über die Siphonophoren diesen Theil der Thiercolonie ganz oberflächlich beschrieben haben; ich erkläre mir dies aus der Kleinheit des Objectes und der ganz besonderen Schwierigkeiten, welchen man bei ihrer Untersuchung begegnet. Eine genaue Beschreibung der Fangfäden bei den verschiedenen Siphonophoren ist aber desswegen besonders wünschenswerth, weil, wie bekannt, Form und Bau ihrer Nesselknöpfe ein ganz vortreffliches Merkmal für die Bestimmung der Gattungen und Arten liefern.

In Bezug auf die äußereren Eigenthümlichkeiten findet man an den Fangfäden nur wenig allen Formen Gemeinschaftliches, so sehr sind diese Bildungen verschieden; im Großen und Ganzen sind es aber stielartige Anhänge, welche vom Grunde des Magens ausgehen. Die einfachste Form trifft man bei *Apolemia uvaria* an; hier ist es ein schlauchförmiger, außerordentlich contractiler Stiel, ohne den accessorischen Faden, den wir bei den übrigen Siphonophoren sehen werden. Andere Eigenthümlichkeiten sind hier nicht zu erwähnen, höchstens das braune Pigment, welches im Ectoderm zerstreut ist und dem Fangfaden ein ganz besonderes Aussehen verleiht. Die Nesselkapseln sind kugelrund und mehr in der Mitte des Fangfadens angehäuft.

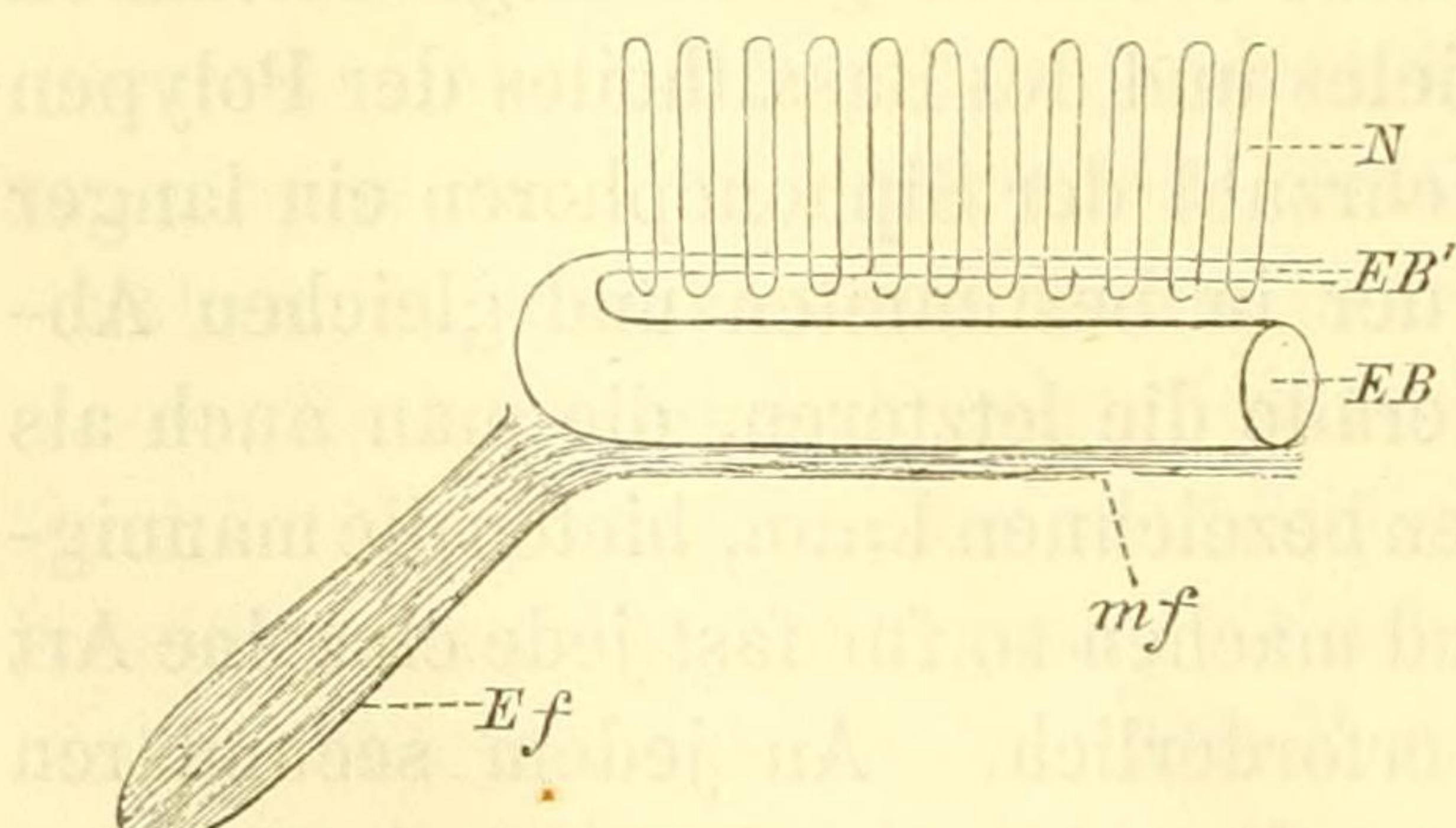
Bei den übrigen Siphonophoren, mit Ausnahme von so abnormen Formen, wie *Physalia*, *Velella*, *Porpita* und auch von *Rhizophysa*, lässt sich der Typus des Fangfadens ziemlich genau folgendermaßen feststellen: an der Grenze des Stieles und des Basaltheiles der Polypen findet sich gewöhnlich bei der Mehrzahl der Siphonophoren ein langer und äußerst contractiler Faden, der in bestimmten und gleichen Abständen Seitenzweige abgibt. Gerade die letzteren, die man auch als accessorische oder secundäre Faden bezeichnen kann, bieten die mannigfachsten Verschiedenheiten dar und machen so für fast jede einzelne Art eine selbständige Beschreibung erforderlich. An jedem secundären Faden finden wir drei Abtheilungen, die sehr scharf und bestimmt markirt sind und die wir Stiel, Nesselknopf und Endfaden nennen wollen.

Unter den Formen, welche einen zusammengesetzten Fangfaden besitzen, ist er am bequemsten bei *Halistemma rubrum* zu beobachten. Von den genannten Theilen ist die dem Knopf homologe Partie ganz besonders verlängert und gleicht desswegen mehr einer Schnur als einem Knopfe. Sie ist von den Seiten etwas comprimirt und zu einer

Spirale aufgewunden. Diese ist ganz frei (ohne Involucrum) und ziegelroth. Wenn wir die Spirale aus einander ziehen, so bemerken wir, dass sie aus drei Theilen, oder, besser gesagt, Strängen zusammengesetzt ist (Taf. 16 Fig. 51), welche sich um einander schlingen und so eine gemeinsame Schnur bilden. Die drei Stränge sind: das elastische Band, die mucöse Schicht und der Nesselstrang. Als Achse der ganzen Bildung dient das paarige elastische Band (*EB*), das von einer mucösen, sich mit Farbstoffen stark tingirenden Schicht (*Dr*) bedeckt wird und dem sich außen die Spiraltouren des Nesselstranges (*Nst*) dicht anschmiegen. Um die Einzelheiten des ganzen Gebildes zu begreifen, sind Schnitte und Zupfpräparate unentbehrlich. Ein solcher Schnitt ist, etwas schematisch dargestellt, auf Taf. 16 Fig. 39 wiedergegeben. Als Achse sind hier wieder die erwähnten zwei elastischen Bänder (*EB*) zu sehen, nach unten von ihnen befindet sich eine mucöse Schicht (*Dr*), die in Folge einer leichten Streifung den Eindruck macht, als wäre sie in einzelne Elemente zerlegbar. Oben sieht man eine ununterbrochene Schicht von Nesselkapseln, die von einer Epithelialschicht bedeckt ist. An der Grenze der oberen Nesselkapsel- und der unteren mucösen Schicht (*Dr*) sind große eiförmige Nesselkapseln (*N'*), welche in zwei Reihen die Seiten der oberen Nesselstrangspirale besetzen, versenkt. Noch sind zu erwähnen zwei kleine elastische Schnüre (*EB'*), die von oben den großen elastischen Bändern anliegen und von ihnen nur durch eine Zellschicht, welche sich den großen Bändern anschmiegt, geschieden sind.

Eine eingehendere Untersuchung der genannten Theile ergiebt

Fig. .



Umbiegung des elastischen Bandes (*EB*) zur elastischen Schnur (*EB'*); *mf* Muskelfibrillen, die in den Endfaden (*Ef*) übergehen. *N* Nesselorgane.

Folgendes. Die zwei elastischen Bänder sind ganz homogen und nur an ihrem Rande (Taf. 16 Fig. 35) sind stärker lichtbrechende Haken (*bf*) zu bemerken, von denen jeder in einer besonderen Hülle sitzt. An der einen Seite der Bänder verlaufen die kleinen elastischen Schnüre (Taf. 16 Fig. 39 *EB'*), an der anderen befinden sich gerade an der

musculöse Fibrillen (Taf. 16

Fig. 35 *mf*), welche die Muskulatur des Endfadens darstellen. Jedes Hauptband biegt sich um, verdünnt sich (Taf. 16 Fig. 49) und bildet eine Schnur, die an der Basis des Nesselstranges (Fig. 6) verläuft.

Die Hauptbänder sind mit einer Schicht von langgestreckten vielkernigen Zellen überzogen. Jede Zelle (Taf. 16 Fig. 42 *gz*) bedeckt ihr eigenes Hauptband und trifft mit den entgegengesetzten in der Medianlinie zusammen (Taf. 16 Fig. 39); aus dem Verbande gelöst gleicht sie einer breiten Faser, und ihre Kerne sind in ihr perlschnurartig angebracht.

Durch Zerzupfen nach Behandlung mit Osmiumsäure lässt sich die mucöse Schicht in langgestreckte faserähnliche Bildungen (Taf. 16 Fig. 35 *Dr*) leicht zerlegen. Diese sind einzellige, verlängerte Schläuche (Taf. 16 Fig. 36, 37 u. 38), die mit einer mucösen schleimigen Substanz erfüllt sind; der sonderbaren Form ungeachtet können sie nichts Anderes sein, als höchst eigenthümliche Drüsen, wofür auch ihre rasche und intensive Färbarkeit mit Hämatoxylin und Alauncarmine spricht. Der eigentliche Plasmarest der Drüse befindet sich am Grunde und besteht aus einem stark lichtbrechenden Kern, der von einer Plasmamasse umhüllt ist. Diese giebt verschiedene Ausläufer ab, die zu einem Netze zusammenfließen. Dabei ist noch erwähnenswerth, dass zwischen diesen Drüsen noch besondere sternförmige Zellen vorkommen, die auf dem Querschnitte des Fangfadens sich als stärker gefärbte Punkte markiren (Taf. 16 Fig. 35, 39 *z*). An Zerzupfungspräparaten ergeben sie sich als sternförmige, platte, verlängerte Zellen, die ihrerseits ebenfalls ein dichtes, zwischen den Drüsen ausgespanntes Netz bilden (Taf. 16 Fig. 38 *z*). Welche Bedeutung dieses Netz hat und ob man den Zellen eine nervöse Natur zuschreiben darf, ist gewiss schwer zu entscheiden; möglich wäre es, dass sie als nervöse Elemente in Beziehung zu der Function der Drüsen stehen.

Auf die Frage: woher kommen, wie entstehen die beschriebenen Drüsen? ist es viel leichter eine bestimmte Antwort zu geben. Die entgegengesetzte, dorsale Fläche des Fangfadens (Taf. 16 Fig. 39 *Dr.ep*) ist nämlich von einem eigenthümlichen Epithel bedeckt. Breiten wir ein Stück davon aus, so finden wir, dass am Grunde Nesselorgane (Taf. 16 Fig. 45 *NC*) liegen, die von einer großblasigen Epithelialenschicht überzogen sind. Jede Zelle enthält eine kleine Vacuole, die mit einer Schleimsubstanz erfüllt ist, einen Kern, der homogen ist, das Licht stark bricht und sich intensiv färbt, und Pigment, das sich wie gewöhnlich in Alkohol löst. Indem sich dieses drüsige Epithel von der Dorsalfläche aus lateral ausbreitet, geht eine starke Veränderung mit ihm vor: die Zellen werden viel höher, verlieren ihr Pigment; zugleich dehnen sich ihre Vacuolen mehr und mehr aus und füllen sich mit schleimiger Substanz, welche wahrscheinlich auch chemisch verändert ist, da sie

sich früher nur ganz wenig, jetzt hingegen intensiv färbt. Nach und nach verwandelt sich so das niedrige dorsale Epithel in die hohe mucose ventrale Drüsenschicht (vgl. Taf. 16 Fig. 40; die Drüsenzellen sind hier vom Drucke des Deckgläschen abgeflacht und daher breit). Die sonderbaren Drüsen der Ventralseite sind also nichts Anderes als veränderte Epithelialzellen.

Unter dem Epithel der Dorsalseite liegen Nesselorgane, die sich ebenfalls ganz merkwürdig verhalten. Jede Nematocyste hat ein stabähnliches Aussehen, ist ganz cylindrisch und an den Ecken abgerundet (Taf. 16 Fig. 45 N); sie sitzt nicht frei, sondern ist in eine hyaline Kapsel eingeschlossen (NC). Letztere sind zierlich und stehen dicht neben einander, so dass das ganze Gebilde eine wabenartige Form erhält. Die Existenz von besonderen, für die Nesselorgane dienenden Behältern ist schon früher angegeben worden, so von F. E. SCHULZE für *Cordylophora*¹, von CHUN² für die Siphonophoren und von mir selbst³ für *Myriothela phrygia*. Der Hauptunterschied besteht in einer stärkeren Entwicklung der Hülle, welche hier, wie wir gesehen haben, Cylinderform angenommen hat. An diesen Cylindern ist übrigens noch etwas ganz Eigenthümliches zu sehen: jeder verlängert sich in eine Röhre, die durch die Epithelialdrüsenschicht hindurch nach außen dringt (Taf. 16 Fig. 45) und an der Oberfläche wie abgeschnitten ist. Jedem Cylinder sind zwei Zellen eigen, welche dem oberen und unteren Ende ansitzen. Die obere befindet sich, wie ganz klar zu sehen ist, im Inneren des Cylinders, liegt seinen hyalinen Wandungen dicht an und verlängert sich nach oben in einen Plasmafaden, der durch das Rohr nach außen ragt und so die sogenannten Cnidocils des ganzen Gebildes ausmacht. Am Grunde des Nesselstranges, rechts und links von der Mittellinie, sind die Cylinder an den zwei schon erwähnten elastischen Schnüren befestigt (Taf. 16 Fig. 45); die übrigen sitzen unmittelbar auf den vielkernigen Zellen, welche die elastischen Hauptbänder umwickeln (Taf. 16 Fig. 42). Ich füge noch hinzu, dass die großen Nesselkapseln, welche die zwei Laterallinien des Nesselstranges

¹ Fr. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. Leipzig, 1871.

² CHUN, Die mikroskopischen Waffen der Coelenteraten. Zeitschrift »Humboldt«. Bd. I.

³ KOROTNEFF, Versuch einer vergleichenden Untersuchung der Coelenteraten. Nachrichten Gesellsch. d. Freunde d. Naturwiss. etc. Moskau. Bd. XXVII (russisch).

bilden (Taf. 16 Fig. 43), ganz anders angeheftet sind: sie stecken nämlich nach innen nicht mit dem breiten Basaltheile, sondern mit der Spitze, gerade wo die Öffnung des Nesselorgans sich befindet. CLAUS¹ erwähnt zwar, dass an dem großen Nesselorgane von *Halistemma tergestinum* sich anstatt eines einzigen Cnidocils ein zarter, kegelförmiger, langgestreckter Zapfen erhebt, hat aber nicht erkannt, dass die Nesselorgane sich mit diesem Zapfen unmittelbar anheften. Denselben Zapfen habe ich bei *Halistemma rubrum* und *Physophora* immer gefunden und mit diesem Theile heftete sich die Nematocyste dem Nesselstrange an. Die große Nematocyste ist hier mehrzellig, die Kerne der sie bildenden Zellen zeigen sich als intensiv gefärbte Punkte an der Oberfläche.

Was die Function der ganzen Bildung betrifft, so wird sie erst nach einer vergleichenden Beschreibung der Nesselknöpfe bei verschiedenen Siphonophorengattungen verständlich werden.

Als eine Complicirung erscheint das Vorkommen eines Involucrums am Nesselknopfe, das ich bei *Agalma Sarsii* beobachtet habe (Taf. 17 Fig. 74). Es besteht aus großen polyedrischen Zellen, die beim jungen Nesselknopfe mit Cilien besetzt sind. Ferner finden sich hier noch zwei besondere Bildungen vor; ich meine den spindelförmigen Stiel und die Endblase mit den Endtentakeln. Der Stiel ist eine unmittelbare Fortsetzung des Centralcanales des secundären Fangfadens und besteht aus knorpeligen Entodermzellen, welche das Lumen des Stieles ganz ausfüllen und von außen in die Membrana propria eingehüllt sind. Das elastische Hauptband ist ebenfalls etwas verschieden — es ist stark ausgedehnt und macht verschiedene Schlingen, die an dem Nesselstrang vermittels einer bindegewebigen Membran befestigt sind (Taf. 17 Fig. 55 *Bg*). An dem Bande sind vier Abtheilungen zu sehen. Ohne diesen Gegenstand ausführlich zu beschreiben, was schon KEFERSTEIN und EHLERS gethan haben², erwähne ich nur, dass der mittlere Theil des Bandes eine verdickte Wandung besitzt (Taf. 18 Fig. 76), die aus grobkörnigen, saftigen Zellen besteht; diese gehen nach unten unmerkbar in Drüsen über, die aber nur auf der einen Seite des Bandes vorkommen (Taf. 18 Fig. 77 *Dr*) und den verlängerten schlauchförmigen Drüsen von *Halistemma* zu vergleichen sind. Auf der anderen Seite des Bandes sind einfache, platte, ebenfalls grobkörnige Zellen zu sehen. Im Hauptband von *Agalma Sarsii* kennt man schon längst besondere

¹ CLAUS l. c., p. 40.

² KEFERSTEIN und EHLERS, Zoologische Beiträge. Leipzig, 1861. p. 8.

hakenförmige Einlagerungen, die zuerst von CLAUS¹ beschrieben wurden (Taf. 17 Fig. 69 u. Taf. 18 Fig. 76). KEFERSTEIN und EHLERS stimmen mit LEUCKART² darin überein, dass sie dieselben für das Bild eines in scharfen Windungen gelegten Fadens halten. Dagegen kann ich die Angaben von CLAUS völlig bestätigen: wir haben es hier mit wirklichen homogenen, hakenförmigen Bildungen zu thun, die aber keine Kalksalze enthalten und bereits nach Einwirkung von schwachen Säuren rasch verschwinden. Oben, an der Wurzel des Nesselknopfes, ist auch eine Drüsenzellenmasse zu sehen (Taf. 17 Fig. 74 *Drm*).

Was den Endapparat (Blase und Tentakel) angeht, so haben schon KEFERSTEIN und EHLERS³ erwähnt, dass die Blase selbst sehr contractil ist; zieht sie sich zusammen, so dehnen sich ihre Tentakel gewaltig in die Länge, bis sie die Länge des Nesselknopfes mehrere Male übertreffen. Die Contraction der Blase wird von den Ringmuskeln verursacht, die in ihrem Ectoderm vorkommen. Die Endtentakel sind etwas complicirter gebaut: an ihnen unterscheidet man einen runden Stiel und abgeflachten Kopf. Im Entoderm sind Ringmuskeln, im Ectoderm Längsmuskeln vorhanden; die Zahl der letzten ist gering und übertrifft nicht fünf; aber die fünf Muskelfibrillen sind stark und dehnen sich vom Anheftungspunkt des Tentakels bis zum Endknopf aus (Taf. 18 Fig. 78). Die Structur dieser Fibrillen ist besonders lehrreich: jede einzelne Muskelzelle bildet eine Nesselkapsel aus, was wir auch bei vielen anderen Siphonophoren sehen werden. Diese Beobachtung bestätigt in evidentester Weise das von CHUN⁴ und JICKELI⁵ aufgestellte Postulat über die muskulöse Natur der die Nesselorgane bildenden Zellen. Jede Nessel-Muskelzelle wird von einem Cnidocil begleitet, was gewiss das mechanische Princip der ganzen Bildung am einfachsten erklärt: das Tasten mittels des Cnidocils bewirkt die Zusammenziehung des Tentakels und das Schleudern der betreffenden Nesselorgane. Der Kopf des Endtentakels hat keine Nesselorgane, sondern besteht aus lauter Drüsenzellen.

Bei *Physophora* ist sowohl eine Fortentwicklung als auch eine Rückbildung zu finden; die erste besteht in einer starken Ausbildung

¹ CLAUS, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. 1860.

² LEUCKART, Archiv für Naturgeschichte. 1854. p. 326.

³ KEFERSTEIN und EHLERS l. c.

⁴ CHUN, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anzeiger Nr. 99.

⁵ Carl JICKELI, Der Bau der Hydroïdpolypen. Morpholog. Jahrbuch. VIII. Bd. 1883.

des Involucrums, das den ganzen Nesselknopf umwächst, die zweite äußert sich im Verluste des Endfadens, der nur im embryonalen Stadium zu finden ist. Durch die unregelmäßige Umwachsung des Nesselstranges seitens des Involucrums liegt der Anheftungspunkt des Nesselstranges am Scheitel des Nesselknopfes. Von diesem Punkte aus ziehen vier Stränge längs der ganzen inneren Fläche des Involucrums (Taf. 16 Fig. 47 *en.m*): es sind Zellbildungen, die in verschiedener Weise verzweigt und verwachsen und am Rande von ganz gewöhnlichen Epithelialzellen begrenzt sind (Taf. 16 Fig. 44 *en.m*). Physiologisch wirken die Stränge wie Muskeln und rufen bei ihrer Zusammenziehung eine Zersprengung des Involucrums und damit eine Befreiung des Nesselstranges hervor. Noch bleibt zu erwähnen, dass der Nesselstrang im Inneren durch ein Paar zelliger verlängerter Bänder (*b'*) dem Involucrum angeheftet ist. Was die feinere Structur des eigentlichen Nesselknopfes betrifft, so ist sie fast ganz wie bei *Halistemma*. Wir unterscheiden auch hier im Inneren vier elastische Schnüre (zwei große und zwei kleine), an deren einer Seite hyaline Cylinder mit Nesselorganen angeheftet sind, an deren anderer aber besondere Drüsen liegen, welche indessen nicht so stark entwickelt sind, wie bei *Halistemma*. Hier fanden wir, dass die vielkörnigen Gürtelzellen unmittelbar die Hauptbänder (große Schnüre) umfassten, bei *Physophora* dagegen sehen wir eine Zwischenschicht von flachen pflasterähnlichen Zellen, die den Hauptbändern dicht anliegen (Taf. 16 Fig. 46 *Bz*). Die Gürtelzellen haben auch eine besondere Form — sie sind nicht polyedrisch (*Gr*) und besitzen einen einzigen Kern, der dem inneren Ende der Zelle dicht anliegt und so an den Kern der benachbarten entsprechenden Zelle anstößt; in dieser Weise bekommen wir zwei Reihen Kerne, welche die Mittellinie der ganzen Bildung einnehmen.

Um den Typus, dem *Physophora*, *Halistemma* und *Agalma* in Bezug auf die Structur des Fangfadens angehören, zu beenden, muss ich noch erwähnen, dass der Endfaden von *Halistemma* aus lauter Muskelfibrillen zusammengesetzt ist, deren Muskelzellen die epitheliale Oberfläche des Fangfadens bilden und eine Menge Nesselkapseln in der Art, wie wir es bei den Endtentakeln von *Agalma Sarsii* gesehen haben, beherbergen.

Am sonderbarsten und dazu am schwersten begreiflich ist die Form des Nesselknopfes, welche wir bei einer ganzen Gruppe (*Hippopodius*, *Praya*, *Epibulia*, *Forskalia*, *Abyla* und *Diphyes*) vorfinden. Dieser charakterisiert sich dadurch, dass er einen bohnen- oder nierenförmigen Körper darstellt. Gewöhnlich ist er mit einem einfachen Endfaden ver-

sehen; sein Stiel hat eine sehr verschiedene Länge (bei *Hippopodius* sehr kurz, bei den Diphyiden sehr ansehnlich) und ist immer außerordentlich contractil. Wir beginnen unsere Beschreibung mit *Hippopodius* (Taf. 17 Fig. 71). Der Knopf (Fig. 71) trägt hier an seiner Basis einen schwanzähnlichen Endfaden; seine Oberfläche ist mit Flimmercilien bedeckt und besitzt dabei zweierlei Nesselkapseln: kleinere, die den Scheitel umgeben und in vier Reihen angeordnet sind, und acht größere, welche die beiden Seiten des Knopfes bedecken. Innerlich besteht der Knopf aus einem blasigen Entoderm; und was besonders bemerkenswerth ist, in einer inneren blasigen Auftriebung kommen einige (2 oder 3) lichtbrechende Concremente (*Cn*) vor, die früher nirgend Erwähnung gefunden haben. Ihre Oberfläche ist etwas roh und zackig. Erwähnen muss ich auch noch die Thatsache, dass der Knopf ganz blass und farblos ist. Der Farbstoff hat, wie wir später erörtern werden, eine gewisse Beziehung zur Empfindung, und desswegen ist es nicht unmöglich, dass die Concremente hier den Farbstoff ersetzen und mit ihrem stärkeren Lichtbrechungsvermögen der Empfindung dienen, obwohl ich gestehen muss, dass ich in ihrer Nähe keine Zellenanhäufung gefunden habe, der ich eine Nervennatur zuschreiben könnte. Wenn wir aber den ganzen Knopf, und das mit vollem Rechte, als Tastorgan ansehen, so ist ein directer Zusammenhang eines lichtbrechenden Körpers mit Nervenzellen nicht absolut nöthig¹.

An der Basis des Knopfes ist innerlich ein schlingenförmiges Band zu sehen (Taf. 17 Fig. 71 *EB*), das vom Stiele herkommt und hier einen Knäuel bildet. An derselben Stelle seitlich, unter dem Endfaden, befindet sich eine Anschwellung, welche aus cylindrischen Wimperzellen aufgebaut und scharf von der inneren Entodermmasse getrennt ist; ich glaube auch am Grunde derselben eine Punktsubstanz gefunden zu haben; ob es aber Fibrillen sind, kann ich nicht bestimmt sagen. Alles bis jetzt Beschriebene kann an einem unverletzten Knopfe ohne weitere Manipulationen gesehen werden; für die Erforschung der feineren Structur sind aber Zerzupfungen unvermeidlich. Diese lehren, dass im Basaltheile des Knopfes nicht ein, sondern zwei elastische Bänder vorhanden sind, die hier aber nicht, wie man glauben möchte, blind endigen, sondern sich weiter zwischen dem Flimmerepithel bis zum äußersten Punkt der kleinen Nesselorgane hinziehen und hier in einander übergehen; mit anderen Worten: das ganze Gebilde ist eine elastische Schlinge, die

¹ So ist z. B. im Auge die Linse von den Nervenelementen ganz getrennt.

unter der Außenfläche des Knopfes verläuft (Taf. 17 Fig. 72). Am Stiele sind diese Bänder dünn, um sich allmählich in der Richtung der Schlingen zu verdicken. Ein solches Band (vgl. die Zeichnung) verläuft wellenförmig und trägt auf jeder Hälfte zwei Reihen Nesselkapseln; von diesen sitzen die einen in den Hervorragungen, die anderen in den Einsenkungen des Bandes (Taf. 17 Fig. 72). Die kleinen Nesselorgane werden von Zellen begleitet und sind an dem Bande vermittels der Öffnungsenden befestigt (Taf. 16 Fig. 48). Die Umbiegungsstelle des Bandes trägt stielartige Auswüchse (Taf. 17 Fig. 72), die sich am freien Ende zu tellerartigen Postamenten für die großen Nesselkapseln erweitern. Die Entladung der großen Nesselorgane kann nur nach dem Freiwerden derselben geschehen, weil diese Kapseln vermittels ihrer Öffnungsenden dem Postament aufsitzen. Während im Centrum des Fangfadenstieles die elastischen Bänder verlaufen, ist er außen von Muskelepithel bedeckt, dessen Fibrillen sich von der Basis des Knopfes abtrennen und ein gemeinsames Endfadenbündel bilden; bei Zerzupfung dieses Anhanges sieht man, dass seine Muskelfibrillen in bestimmten Intervallen Muskelzellen durchsetzen (Taf. 17 Fig. 68); jede Zelle enthält Nesselkapseln, und zwar die eine jedes Mal zwei ellipsoide, die folgende jedes Mal eine einzige runde. Jede Nesselkapsel wird wie gewöhnlich von einem Cnidoblast begleitet.

Wie bei dem ersten Typus, wo der Nesselknopf eine verlängerte Form hat, *Physophora*, *Agalma* u. A. in Betreff des Fangfadens eine Veränderung oder Complicirung der Form zeigen, die wir bei *Hali-stemma* beschrieben haben, so werden wir auch beim zweiten Typus, wo der Knopf compact ist, sehen, dass bei den jetzt noch zu besprechenden Formen der Knopf sich in seinem Bau auf den von *Hippopodius* zurückführen lässt. So finden wir bei *Praya maxima* ihn noch der Grundform fast gleich; die einzige Abweichung besteht hier darin, dass der Stiel an der Basis des Knopfes eine sackartige Erweiterung bildet, die einen Theil des Knopfes verbirgt (Taf. 17 Fig. 56); der Endfaden entspringt ebenfalls vom Basaltheile, ist aber wegen der erwähnten Veränderung in der Lage des Knopfes selbst etwas höher gelegen. An diesem finden wir drei Arten von Nesselkapseln: große, kleine und eiförmige; am interessantesten sind die letztgenannten: sie sitzen wie Weintrauben an Stielen (Taf. 17 Fig. 58) und strahlen alle in zwei Richtungen von einem gemeinsamen Punkte aus. Die Oberfläche des Knopfes wird von einem Epithel gebildet, in welchem nadelförmige Bildungen zerstreut sind. Es löst sich leicht ab, und seine Zellen verlieren hierbei ihren Charakter und erscheinen als Plasmaklumpen (Taf. 17

Fig. 57), in welchen die erwähnten Nadeln vorkommen; ein leichtes Zerfließen derselben beweist, dass sie rein plasmatischer Natur sind.

Eine höchst sonderbare Erscheinung haben wir in dem Nesselknopfe einer *Praya* vor uns, die eine neue Art darstellt, und die ich in der Bucht von Villafranca einige Male gefunden habe¹. Im Typus ist er dem von *Praya maxima* gleich (Taf. 18 Fig. 79); nämlich oben, am Grunde des Endfadens, kommen drei Büschel gestielter Nesselkapseln vor, deren Stiele alle von einem gemeinsamen Knoten ausgehen (Taf. 18 Fig. 80). Die zwei oberen Büschel bestehen aus separaten Stielen, das untere hat einen gemeinsamen Stiel, der Zweige zu den einzelnen Kapseln abgibt. Ganz oberflächlich in dem Gebiete dieser Nesselkapseln liegt eine grobkörnige Zelle (*ep.n*), von der Plasmafäden nach allen Richtungen ziehen, um sich zu den Nesselkapseln und ihren Stielen zu wenden; jeder Faden heftet sich unmittelbar der Nesselkapsel an der Wurzel des Stieles an. Der Lage nach ist es eine Epithelialzelle; ihre Beziehung zu den Nesselkapseln beweist aber, dass wir es hier mit einer viel wichtigeren physiologischen Bildung zu thun haben. Wir wissen schon, dass Epithel und Nerven einander nahe verwandt sind, und desswegen dürfen wir die in Rede stehende Zelle als nervös auffassen: sie beherrscht alle Nesselkapseln, und ihre Wirkung verursacht wahrscheinlich die Entladung derselben. Hier wäre noch der sonderbaren Thatsache zu gedenken, dass von derselben Zelle der umfangreichste Zweig (Taf. 18 Fig. 80 *Nf*) zu dem elastischen Bande abgeht; dieser Zweig hat eine cylindrische Form, ist kurz und endet an der Oberfläche des Bandes mit einer leichten Anschwellung. Das elastische Band ist also demselben Impulse unterworfen wie die Muskelstiele der übrigen Nesselkapseln — eine Thatsache, die wir später beurtheilen werden.

Nach den beschriebenen Verhältnissen des Nesselknopfes ist es gewiss unmöglich zu entscheiden, wie sich diese Einrichtung hervorgebildet hat und woraus die Muskelstile entstanden sind. Wollen wir nach dem Principe der Entstehung des Nervengewebes im Stämme urtheilen, so können wir annehmen, dass die Nervenepithelialzelle zugleich eine Muskelzelle ist, welche die Muskelstile erzeugt hat. Ob aber die Nesselorgane eigene Ursprungszellen, die völlig zu Grunde gegangen sind, gehabt haben oder mit den Muskelstilen desselben Ursprunges sind, was mechanisch etwas schwer zu verstehen ist, kann nur dann entschieden werden, wenn die Histogenese des Nesselknopfes bekannt wird.

¹ Die Beschreibung dieser neuen *Praya* wird an einem anderen Orte stattfinden.

Einen höchst eigenthümlichen Nesselknopf zeigen uns *Epibulia* und *Forskalia*; bei diesen Formen kommt es nicht zu einer Zersprengung, sondern zu einer Auseinanderrollung. Taf. 16 Fig. 52 stellt einen Knopf dar, der sich in eine Nesselplatte verwandelt hat. Längs der Platte verläuft, eine Schlinge bildend, das elastische Band, und an ihm sind verschiedene Nesselorgane befestigt. Von diesen giebt es große und kleine; und wie bei *Hippopodius* sind die ersteren längs der Platte angesteckt, während die anderen kranzartig am äußersten Ende der Platte sitzen. Die kleinen Nesselorgane stehen in vier Reihen und hängen an dem elastischen Bande nicht mit dem Vorderende, wie wir es bei *Hippopodius* gesehen haben, sondern mit der Basis, können sich also entladen, ohne von dem Bande abgetrennt zu sein (vgl. Taf. 16 Fig. 52). Das Entgegengesetzte gilt für die großen Endkapseln, die sich mit dem Vorderende anheften: sie können sich nur nach ihrer Abtrennung entladen. Diese Einrichtung der Nesselplatte macht die Zersprengung des Nesselknopfes unnöthig: der Nesselknopf kann sich der Beute bemächtigen, indem er sich entrollt und seine kleinen Nesselkapseln entladet. Die großen Nesselkapseln sollen eben nur in die Ferne wirken. Die *Epibulia* schießt mit ihnen und nachher überwältigt sie die Beute mit der übriggebliebenen Platte. Das elastische Band macht, bevor es in die Platte gelangt, zickzackförmige Umbiegungen (Taf. 16 Fig. 52 *EB*), die eine Verdickung des Fangfadens verursachen; darauf theilt es sich in zwei Schnüre, die sich spiraling um einander winden und dann die schon erwähnte Schlinge bilden. Bei der größten Anstrengung der Gebilde können sich die Umbiegungen und die Spirale aus einander wickeln — es ist also eine Reserve der kinetischen Kraft. Am Endpunkte des Nesselknopfes finden wir eine Veränderung des Epithels (Taf. 16 Fig. 52 u. Taf. 17 Fig. 73 *Dr.p*); hier verwandelt es sich in eine Drüsenplatte, zeigt also dieselbe Tendenz, die wir am stärksten bei *Hali-stemma* ausgesprochen gefunden haben. Was den Endfaden betrifft, so ist er in Allem denen gleich, die wir schon oben beschrieben haben; er wird also von den Muskelfibrillen des Fangfadenstieles gebildet und schließt in seinen Muskelzellen Nesselorgane ein. Dieselben Verhältnisse liegen bei *Forskalia* vor: ihre Nesselknöpfe sind denen von *Epibulia* vollständig gleich; auch gehen bei ihrer Sprengung die Nesselorgane nicht aus einander, sondern bleiben der Nesselplatte angeheftet. Der einzige Unterschied liegt in der Platte selbst, in so fern sie die von *Epibulia* drei- bis viermal an Größe übertrifft. Alle übrigen Siphonophoren zeigen sehr ähnliche Verhältnisse, wie die beschriebenen; ich erwähne nur, dass es bei *Abyla pentagona* leicht zu sehen ist, dass der Entodermcanal an der Basis

des Nesselknopfes blind endet (Taf. 18 Fig. 81), während die Stützlamelle direct in das elastische Band übergeht. Dieses ist auch etwas merkwürdig gebaut: es besteht, wie schon LEUCKART¹ hervorgehoben hat, aus einer einzigen quergestreiften platten Schnur (Taf. 17 Fig. 66 sn), das in eine Scheide mit etwas breiteren Querstreifen eingewickelt ist. Diese Streifung gab mir die Idee ein, dass wir es mit quergestreiften Muskeln zu thun haben, indessen ist dies nicht richtig, denn im polarisirten Lichte zeigt sich keine Doppelbrechung.

Bevor ich mich auf Grund der gemachten Beobachtungen zu allgemeineren Betrachtungen wende, möchte ich noch einige vereinzelte Thatsachen erwähnen, die ich gelegentlich ermittelt habe. Bei der Untersuchung einer ausgebildeten Siphonophorenlarve, die ich für eine *Forskalia*-Larve halte, fand ich sonderbare Beziehungen des Cnidocils zu der unterliegenden Zelle. Am lebenden Nesselknopfe derselben habe ich mich nämlich davon überzeugt, dass längs des Cnidocils ein Plasmakügelchen, welches der unterliegenden Zelle angehört, hin und her läuft (Taf. 16 Fig. 53 Pk). Dieselbe Thatsache lässt sich oft an Geißeln verschiedener Entodermzellen sehen und gestattet uns somit, die Cnidocils auch als constante Geißel anzunehmen. Die Cnidocils können eine sehr bedeutende Größe erreichen, wie wir bei einer jungen *Agalma* (?) sehen, wo sie lange Borsten sind, die vom oberen Theil des Nesselknopfes steif abstehen (Taf. 17 Fig. 54).

CHUN² hat bei *Physalia* gesehen, dass der Stiel der Nematocysten quergestreift ist und dass die Nesselkapselzellen ein Plasmanetz um die Kapsel bilden, dessen Ausläufer ebenfalls quergestreift sind³. Derartige Einrichtungen habe ich bei den von mir untersuchten Siphonophoren nicht gesehen, aber in den embryonalen Deckstücken einer *Halistemma*-Larve fand ich Nesselkapseln, die auf Taf. 17 Fig. 59 abgebildet sind. In einer Vertiefung sitzt hier wie gewöhnlich an einem Stiele eine Nesselkapsel. Der Stiel ist nicht eine einzelne Fibrille, sondern ein Bündelchen, das beim Eintritte in die Nesselkapselzelle divergiert.

Es bleibt mir noch Einiges über die Structur des Fangfadenstieles

¹ LEUCKART, Zoologische Untersuchungen. p. 21.

² CHUN, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anz. Nr. 99.

³ In der vorläufigen Mittheilung von CHUN scheint mir die Angabe sonderbar, dass die Plasmaausläufer der Nesselzelle quergestreift sind; im Muskel ist es gewöhnlich die Fibrille, welche eine Querstreifung hat, die Ausläufer einer Zelle haben sie nie.

zu sagen. Am Hauptfaden sieht man immer einen Centralcanal, ein Entoderm, eine mächtige Stützlamelle und ein muskulöses Ectoderm. Am secundären Faden ist die Sache etwas anders: hier kann der Centralcanal fehlen und im Inneren sieht man nur eine verdickte, schnurartige Stützlamelle. So liegt auf dem Querschnitte eines secundären Fangfadens von *Forskalia* (Taf. 17 Fig. 70) im Centrum die Stützlamelle oder das elastische Band (*EB*), das sich, wie gesagt, in der Nähe des Nesselknopfes in zwei Schnüre theilt, welche die Schlinge des Knopfes bilden. Das elastische Band des Fangfadenstieles giebt Radialblätter ab, welche mit feinen Muskelfibrillen besetzt sind. An der Fig. 70 oben ist das Gebilde mit einfachen Epithelial-Muskelzellen (*ep.m*) besetzt; das gilt aber nur für die dorsale Fläche, denn ventral sind keine Radialblätter zu sehen, auch enthält hier die Ectodermschicht große saftige Zellen. Wo die Stützlamelle in das elastische Band des Knopfes übergeht, trennen sich die Muskelfibrillen ab und bilden den Endfaden.

Bei der Contraction des Fangfadens ist gewöhnlich zu bemerken, dass die Zusammenziehung des secundären Fadens diejenige des Hauptfadens hervorruft; indessen können sich jene auch ganz selbständigt zusammenziehen, ohne eine bemerkliche Wirkung auf den Hauptfaden auszuüben. An der Anheftungsstelle eines secundären Fangfadens an den Hauptfaden habe ich bei *Epibulia* eine Anhäufung von Ectodermzellen gefunden (Taf. 17 Fig. 75), die möglicherweise einen selbständigen Impuls zur Contraction des secundären Fadens geben.

Hier möchte ich nochmals hervorheben, dass gewiss eine nahe Verwandtschaft des elastischen Bandes mit einer Muskelfibrille existirt, denn die Verhältnisse der Nesselkapseln zu dem elastischen Bande einerseits und zu den Muskelfibrillen andererseits sind fast die gleichen.

Nach den Beobachtungen von KOWALEVSKY über die Entwicklung von Coelenteraten¹ und nach meinen eigenen über die Structur der *Lucernaria*² ist die Stützlamelle eine entodermale Bildung; als solche soll auch das elastische Band als directe Fortsetzung der Stützlamelle angenommen sein. Leider ist mir die Histogenese des Nesselknopfes unbekannt geblieben. Es lohnt sich wohl, die Aufmerksamkeit auf die Entstehung der Nesselorgane, die mit dem elastischen Bande

¹ KOWALEVSKY, Entwicklung der Coelenteraten. Nachrichten der Gesellsch. Freunde Naturw. Moskau (russisch). Bd. X. Theil 2.

² KOROTNEFF, Versuch einer vergleichenden Untersuchung der Coelenteraten. *Lucernaria*. Ibid. 1876. Bd. XVIII. Theil 3.

verbunden sind, zu richten. Entstehen sie nicht, wie das elastische Band aus dem Entoderm? Wenn wir uns vergegenwärtigen, dass die Muskelfibrillen des Endfadens mit den ihnen anhaftenden Nesselkapseln dem Ectoderm angehören, so ist die entodermale Entstehung der Bandnesselorgane, welche zu dem elastischen Band gerade in denselben Verhältnissen stehen, wie die des Endfadens, sehr plausibel. Diese Vermuthung kann theilweise durch die Thatsache bewiesen sein, dass die Nesselkapselschicht des Nesselknopfes von einer mächtigen Drüsen-Zellenlage bedeckt ist, die man vielleicht als die wahre Ectodermschicht anzusehen hätte, so dass die ganze innere blasige Masse mit der ihr aufliegenden Nesselschicht entodermal sein würde. Von diesem Standpunkte aus sind wir genöthigt im Nesselknopfe den ganzen Endfaden und die den eigentlichen Nesselknopf überziehende Drüsenschicht als ectodermal, das elastische Band aber mit seinen Nesselorganen als entodermal anzusehen. Das elastische Band darf also in diesem Sinne als eine Muskelbildung figuriren.

Über die physiologische Bedeutung des elastischen Bandes möchte ich Folgendes hinzufügen: In meiner oben erwähnten Arbeit habe ich betreffs der Stützlamelle (in einem beliebigen Hydroïdenorganismus) die Meinung ausgesprochen, dass wir sonderbarerweise bei den Hydroïden nur Muskeln, die als Flexoren angesehen werden müssen, vorfinden und desswegen die Stützlamelle als einen Extensor betrachten müssen. Diese Bedeutung der Stützlamelle und selbstverständlich auch des elastischen Bandes müssen wir auch für den Nesselknopf festhalten. Es kann meiner Meinung nach keinem Zweifel unterliegen, dass das elastische Band als ein Extensor dient, welcher die Zersprengung des Nesselknopfes hervorruft und dass der Impuls zu dieser Action die Empfindung ist, welche vermittels der Cnidocils von dem Nesselknopfe aufgenommen wird.

Merkwürdig erscheint die Thatsache, dass die Nesselknöpfe, welche für die mikroskopische Bevölkerung des Meeres so gefährlich sind, zugleich so bunt gefärbt erscheinen. Theoretisch sollten Bildungen, wie die Nesselknöpfe, möglichst wenig sichtbar sein; aber hier ist das Gegentheil der Fall: bei den einen sind die Nesselknöpfe ziegelroth oder intensiv rosa, bei anderen dunkelbraun oder sogar blau u. s. w. Diese Thatsache kann man erstens dadurch erklären, dass wahrscheinlich der größte Theil der Organismen, welche den Siphonophoren zur Beute fallen, die Farben als solche gar nicht wahrnehmen; zweitens mag das farbige Pigment hier in derselben Weise, wie in den Pigmentaugen verschiedener Thiere wirken, indem es die Wärmestrahlen ab-