ARBEITEN

AUS DEN

ZOOLOGISCHEN INSTITUTEN

DER

UNIVERSITÄT WIEN

UND DER

ZOOLOGISCHEN STATION IN TRIEST.

BEGRÜNDET VON

CARL CLAUS

FORTGEFÜHRT VON

D^R. KARL GROBBEN
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES I. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

D^R. BERTHOLD HATSCHEK
O. Ö. PROFESSOR
UND VORSTAND DES II. ZOOLOG. INSTITUTES
AN DER UNIVERSITÄT WIEN

TOM. XII.

Mit 23 Tafeln und 12 Textfiguren.

WIEN 1900.

ALFRED HÖLDER,
K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,
ROTHENTHURMSTRASSE 15.

Mittheilungen über Siphonophoren. V. Nesselzellen.

Von

Karl Camillo Schneider,

Privatdocent an der Universität Wien.

(Mit 7 Tafeln.)

Eine Neuuntersuchung des Baues und der Function der Nesselzellen erschien mir nach Publication der IWANZOFF'schen Arbeit (97) dringend nothwendig, da verschiedene Befunde des russischen Autors von vornherein Bedenken erwecken mussten. Hierhin gehört vor allem die neuerliche Annahme einer intracapsulären Schlauchanlage, die vorher ganz zurückgewiesen erschien; ferner die überraschende Beurtheilung der Kapselwandungen, deren äussere mit der Membran des Schlauches zusammenhängen soll. Ich bemerke sogleich an dieser Stelle, dass IWANZOFF in beiden Punkten Irrthümern anheimgefallen ist, und dass die früher vertretenen Anschauungen zu Recht bestehen.

Die Gelegenheit zur vorliegenden Arbeit bot sich mir in diesem Jahre (1899) in den Monaten März bis Mai, während welcher ich in Neapel und Messina Untersuchungen über Siphonophoren und Hydropolypen anstellte. Für die pecuniäre Ermöglichung des fast drei Monate dauernden Aufenthaltes, von denen April und Mai auf Messina entfielen, bin ich der k. Akademie der Wissenschaften in Wien zu grossem Danke verpflichtet, den ich auch an dieser Stelle zum Ausdrucke bringe. Das Material für vorliegende Arbeit stammt durchwegs aus Messina. Ich kann es mir nicht versagen, Herrn Prof. Eug. FICALBI für so manche in liebenswürdigster Weise mir erwiesene Gefälligkeit während meines Messinenser Aufenthaltes den herzlichsten

Dank auszusprechen. Indem er mir gestattete, mich den täglich vom Institut aus unternommenen Ausfahrten anzuschliessen, vermochte ich, werkthätig unterstützt vom Späherauge des Präparators, Don Marco, und von dem fanggewandten Diener, Don Nicolò, ein reichliches Material zu sammeln, über das auch an anderer Stelle berichtet werden wird. Auch dem Assistenten, Herrn Dr. Kwietniewski, wiederhole ich hier für vielerlei Unterstützungen meinen besten Dank.

Für die lange Beurlaubung von meinen Assistentenpflichten bin ich Herrn Prof. B. Hatschek zu wärmstem Danke verbunden.

Methoden.

In erster Linie kommt bei Untersuchung von Nesselzellen die Beobachtung des lebenden Materiales in Betracht. An der ausgebildeten, wie an der sich entwickelnden Nesselzelle kann man die meisten Structureinzelheiten schon am lebenden, besser noch am absterbenden Objecte feststellen. Die ectodermalen Basalwulste der Polypen werden von der Stützlamelle abgelöst und auf dem Objectträger zerzupft; dabei erhält man viele isolirte Zellen, an denen die Kapsel mit ihren Wandungen, der aussen sich anlegende oder bereits eingestülpte Schlauch und der Kern bei einiger Uebung gut zu erkennen sind. Die Einstülpung des Schlauches macht sich in und ausserhalb der Kapsel bemerkbar; für die Beurtheilung der Skleraanlage (siehe unten) ist das lebende Material nicht zu entbehren; dagegen entziehen sich die ersten Bildungsvorgänge des Schlauches wie der Kapsel der Beobachtung. Auch über die Beschaffenheit des Secretes ist wenig zu erfahren. Vor allem aber erfordert das Studium des eigenartigen konischen Aufsatzes auf der Kapsel und ganz speciell des Entladungsvorganges unbedingt die Untersuchung lebender Nesselzellen, die am günstigsten von den Tasterspitzen der *Agalmopsis elegans* Sars und anderer verwandter Formen gewonnen wurden.

Totopräparate von conservirten Nesselkapseln sind selbstverständlich nothwendig, aber ihre Kenntniss gibt nicht über alle strittigen Punkte sicheren Aufschluss. Wichtig ist die Anwendung recht verschiedener Conservirungs- und Färbemethoden. Der Zusatz eines Tropfens dünner (ca. 1 oder 2%) Essigsäure unter dem Deckgläschen zum lebenden Objecte gibt bei den Entwicklungsstadien oft entscheidenden Aufschluss, besonders wenn eine rasche Durchsaugung, also eine möglichst schnelle Abtödtung, vorgenommen wird. Iwanzoff nennt die Essigsäure stark deformirend, daher wenig

zur Untersuchung geeignet. Ich kann dem nur erwidern, dass der russische Forscher kaum dem Irrthume in Hinsicht des Zusammenhangs der Schlauchwand mit der äusseren Kapselwand anheimgefallen sein dürfte, wenn er Essigsäurepräparate genauer studirt hätte, da an diesen der Zusammenhang des Schlauches mit der inneren Wand gar zu evident hervortritt. Essigsäure ist ferner bei der experimentellen Untersuchung des Entladungsvorganges nicht zu entbehren. Aber sie gibt über die Anlage der Sklera (äusseren Wand) keinen Aufschluss (siehe unten); dazu bedarf es der Anwendung von Sublimat, Formol und von reiner Osmiumsäure in Verbindung mit intensiven Färbemitteln, wie z. B. Methylenblau, Methyl- oder Gentianaviolett, Orcein u. a. sind.

Besonders die beiden letzteren Fixirungsmittel machen im Innern ganz junger Kapseln einen eigenartigen dichten Strang, die Anlage des Nesselsecretes sichtbar, die von Iwanzoff als eingestülpter Schlauch gedeutet worden ist. Dass sie das nicht ist, ist zwar schon aus den Befunden am lebenden Object und an Totopräparaten zu ersehen, indessen vollste Sicherheit darüber gewähren nur Schnitte.

Ich habe durch die Basalwulste von Polypen, die mit Osmiumsäure, Formol und Sublimat conservirt waren, dünne (6—2 μ) Schnitte angefertigt, die über die ersten Entwicklungsstadien den nöthigen Aufschluss gaben. Nur durch die Untersuchung sehr dünner Schnitte gelang es, gewisse Fragen der Secretbeschaffenheit, der Skleraanlage, somit gerade die fundamentalsten Fragen für das Verständniss der Kapselentwicklung zu lösen.

Die Arbeit gelangte bereits im Mai in Messina zu einem vorläufigen Abschlusse. Während der Nachuntersuchungen in Wien sind indessen fast alle Befunde erst völlig bekräftigt oder die rechte Deutung dazu gewonnen worden, da z. B. Schnitte erst in Wien angefertigt werden konnten. Infolge dieser zweckentsprechenden Nachuntersuchungen, die sich unerwartet in die Länge dehnten, glaube ich in Hinsicht auf fast sämmtliche Nesselzellprobleme Erschöpfendes bieten zu können, soweit dies einer nur wenig vom Experiment unterstützten morphologischen Forschung möglich ist. Es hat mich selbstverständlich gefreut, meine alten Anschauungen zumeist als richtige beibehalten zu können, umsomehr als die Iwanzoff'schen Befunde, weil an grossem Materiale gewonnen und ausführlich — zumeist sogar weitschweifig — begründet, gewissermassen über jeden Zweifel sicher festgestellt zu sein schienen. Nun wäre meiner Ansicht nach die Zeit für einen Physiologen gekommen, den Nesselzellen, die in ihrer massenhaften Anhäufung an den Nessel-

knöpfen auch chemische Analysen gestatten würden, seine Aufmerksamkeit zuzuwenden; denn es gälte vor allem, die hier vertretenen und begründeten Auffassungen der Ein- und Ausstülpung des Schlauches einer experimentellen Nachprüfung zu unterziehen.

Terminologie.

Je tiefer man sich in ein Gebiet einarbeitet, desto schärfer formuliren sich die darin umschlossenen Begriffe und wecken das Bedürfniss nach klaren unzweideutigen und zugleich bequem nutzbaren Bezeichnungen. Fast an allen bereits verwendeten Ausdrücken wird sich eine mehr oder weniger grosse Unbestimmtheit geltend machen; sie sind entweder zu weit gefasst und werden deshalb in verschiedenem Sinne gebraucht, oder sie beruhen auf falscher Beurtheilung und verlangen beim Gebrauche immer, dass man sich ihrer irrthümlichen Wahl bewusst bleibt. Beides gilt im vollen Masse für die Terminologie der Nesselzellen. Einzelne Bezeichnungen, wie „Nesselkapseln", sind ungenügend präcisirt, andere, wie „Nesselfaden", „Achsenkörper", „innere und äussere Wand", „Kapselkeim", „Secretraum" etc. erwecken unrichtige Vorstellungen oder sind nichtsbesagend.

Diesem Mangel soll im folgenden abgeholfen und an der Hand scharfer Umgrenzung der Begriffe auch eine zweckmässig erscheinende Benennung eingeführt werden, die die alten gebrauchten Ausdrücke so weit als möglich schont, ihnen aber jede Zweideutigkeit nimmt. Eine Anzahl Namen musste allerdings neugebildet werden, doch hoffe ich, dass sie ihre Aufgabe zu erfüllen imstande sind.

Nesselzelle (Cnidocyte): Eine Nesselzelle ist durch den Besitz von zweierlei eigenartigen Bildungen charakterisirt. Es findet sich in ihr stets central ein Nesselorgan (Cnide) und apical (peripher im Epithel) ein Entladungsapparat, auf dessen Einwirkung hin das Nesselorgan in Function tritt. Das Nesselorgan besteht aus Kapsel und Schlauch, d. h. einem Behälter giftigen Secretes und einem Injectionsapparat, der dasselbe in das Beutethier eintreibt, wenn es aus dem Behälter in explosionsartiger Weise ausgeworfen wird. Der Entladungsapparat vermittelt die Eröffnung der Kapsel durch Absprengung des Deckels und auf diese Weise den Zutritt von Wasser zum Secret, das nun unter momentaner Quellung in Action tritt. Seine Beschaffenheit kann im einzelnen eine mannigfaltige sein, im wesentlichen ist sie immer dieselbe.

Das charakteristische Element der Nesselzelle ist das Nesselsecret, alle anderen Theile sind nur Hilfsapparate für die Verwendung

desselben. Somit ergibt sich von selbst, dass wir die Nesselzellen mit LENDENFELD (87) als eigenartige Drüsenzellen aufzufassen haben, deren Anwesenheit für das Ectoderm der Cnidarier charakteristisch ist.

Neben der Cnide und dem Entladungsapparate gibt es in der Nesselzelle meist noch specifische Protoplasmadifferenzirungen, die zur Verfestigung der Nesselzellen im epithelialen Verbande dienen. Es sind dies elastische Stiele, Knäuel und Faserhüllen (um die Kapsel), sowie die von mir (1899) beschriebenen Gitterfasern. Musculöse Einlagerungen fehlen, wie es scheint, gänzlich, mindestens kommen sie für die Entladung der Cnide nicht in Betracht. Alle solche minder wichtigen Differenzirungen werden hier als accessorische Bildungen zusammengefasst.

Wir finden die Cnide in so verschiedenen Zuständen in der Nesselzelle, dass es wünschenswerth ist, die einzelnen Lebensphasen durch besondere Bezeichnungen zu kennzeichnen. Die erste Lebensphase umschliesst die Bildungsperiode bis zur Einstülpung das Schlauches in die Kapsel (Wachsthumsphase). Während der zweiten gelangt der Schlauch ins Kapselinnere (Einstülpungsphase); in der anschliessenden Vorreifephase werden vor allem die Widerhaken und der Deckel angelegt. Dann erfolgt die Ueberwanderung zur Verbrauchsstätte (Wanderphase), der sich die Reifungsphase und darauf die Ruhephase anschliesst, während welcher die Nesselzelle nach vollkommener Herstellung ihrer Verwendung wartet. Diese selbst ist keine Phase zu nennen, da sie momentan erfolgt; wir sprechen vom Entladungsmoment. Darauf wird die Cnide ganz ausgestossen und die Nesselzelle selbst geht zugrunde. Genauere Beobachtungen über diesen Zeitraum liegen nicht vor.

Cnide (Nesselorgan, von κνίδη, die Nessel). Man wäre zunächst wohl geneigt, diesen Ausdruck auf das Nesselsecret zu beschränken, dem zumeist eine ätzende brennende Wirkung gleich einer Säure zugeschrieben wird. Indessen ist zweifellos die Anwesenheit fester Theile, wie des Nesselschlauches und besonders der Widerhaken, welche eine Wunde zu schlagen vermögen, von ebenso grosser Bedeutung als die des Secretes; denn letzteres ist, wie unschwer nachweisbar, keine Säure und äussert nur eine giftige Wirkung. Wir können deshalb Inhalt und Behälter nicht in Hinsicht auf ihren Einfluss auf die Beuteobjecte trennen und müssen deshalb die Bezeichnung Cnide für beide verwenden, was sich umso zweckmässiger erweist, als das dringende Bedürfniss nach einem dergestalt begrenzten Ausdrucke vorliegt.

Bis jetzt benannte man das Nesselorgan der Nesselzelle einfach mit „Nesselkapsel". Aber beide Namen decken einander selbst bei weitester Fassung nicht immer, denn eine ruhende Kapsel unterscheidet sich beträchtlich von einer entladenen, da in letzterer Schlauch und Secret begrifflich nicht eingeschlossen sind wie in ersterer. Das Gleiche gilt für die jugendliche Kapsel vor Einstülpung des Schlauches, da man sagt, der Schlauch wird in die Kapsel eingestülpt; der Schlauch ist also auch in diesem Falle kein begrifflicher Theil der Kapsel. Um diese Unbestimmtheit zu beseitigen, empfiehlt sich die Einführung des Wortes „Cnide" für Kapsel, Schlauch und Inhalt insgesammt, ganz besonders deshalb, weil es in den Worten „Cnidocyte", „Cnidophor", „Cnidosaccus" schon längst in gleichem Sinne gebräuchlich ist.

Für alt eingebürgerte Worte neue einzuführen, ist immer misslich und das gilt natürlich auch für den Ersatz von „Nesselkapsel" durch „Cnide". Indessen haftet dem Worte Nesselkapsel noch eine andere Zweideutigkeit an, die gleichfalls auf scharfe Präcisirung hindrängt. Denn das, was man an jungen Cniden als Kapsel bezeichnet, kann je nach den Verhältnissen verschieden sein. Isolirte junge Kapseln zeigen unzweideutig nur zweierlei Bauelemente, eine zarte Wand (Propria) und den Secretinhalt. Liegen die Kapseln dagegen in der Zelle, oder handelt es sich um fixirte Präparate, so zeigen sie eine helle Umhüllungsschicht im Umkreis der Propria, eine sogenannte äussere Wandung, die im Leben während der Entwicklung (bis gegen den Abschluss der Reifeperiode) flüssig ist, daher bei Isolation der Cnide verschwindet. Je nach dem Zustand der Cnide bedeutet also Kapsel zweierlei; ein Uebelstand, der sich gelegentlich unangenehm bemerkbar macht, daher zur Creirung eines neuen Ausdruckes neben dem alten Anlass gibt.

Unter „Kapsel" wird hier immer das Ensemble von äusserer und innerer Wand und vom darin enthaltenen Secrete verstanden werden. Wenn es sich darum handelt, diesem Begriffe allein innere Wand und Secret als Einheit gegenüber zu stellen, so werde ich vom Cnidarium reden. Dieser Ausdruck ist mehr bequem als begrifflich richtig gewählt. Er begründet sich auf die zweifellos berechtigte Anschauung, dass als wesentlichster Theil der Cnide das Secret anzusehen ist, da ja die Lähmung des Beuteobjectes der Hauptzweck der Cnidenexistenz ist. Demnach wird unter „Cnidarium" der eigentliche Behälter (sammt Inhalt) verstanden, zu dem die äussere Wand sich nur zu besonderem Zwecke hinzufügt. Der von Murbach (94) in gleichem Sinne gebrauchte Ausdruck „Kapselkeim"

ist weit unzulänglicher, da er erstens nur für die jüngsten Stadien anwendbar und zweitens selbst bei diesen begrifflich falsch ist, da eben zur Kapsel auch die äussere Wand, die bei MURBACH aus einem „Secretraum“ hervorgeht, gehört.

Kapsel: Die Kapsel besteht aus dem Cnidarium, der Sklera, dem Deckel und dem Vacuum. Das Cnidarium zeigt eine zarte Wand, die direct in die des Schlauches übergeht. Sie wurde von mir früher (zuerst 1890) als „innere Wand“ der Sklera als der „äusseren Wand“ gegenübergestellt; da aber diese Bezeichnungen sehr schwerfällig sind und nichts als Lagebeziehungen darin zum Ausdrucke kommen, so möchte ich hier zwei neue, kurze und dem ansserordentlich verschiedenen physikalischen Verhalten Rechnung tragende einführen. Die innere Kapselwand — oder Wand des Cnidariums — ist mit der Entwicklung dieses letzteren so innig verbunden, dass wir sie passend als dessen Propria bezeichnen können. Die Bedeutung der äusseren Wand liegt dagegen in ihrer eigenartigen Beschaffenheit, da sie, homogen, structurlos, elastisch und dabei in erster Linie sehr hart, zum Schutze und zur Isolation des Cnidariums von der Umgebung dient. Hier scheint mir die Bezeichnung Sklera gut zutreffend und ausserdem durch bequeme Handhabung sich empfehlend.

Ich möchte an dieser Stelle auf irrthümliche Angaben in der Literatur hinsichtlich des ersten Nachweises doppelter Kapselwandungen hinweisen. Der erste, der sie schilderte, war ich im Jahre 1890 in meiner Arbeit über *Hydra*. Wir lesen aber bei MURBACH (94), pag. 220: „Im Gegensatze zu diesen Angaben von MÖBIUS ist von den späteren Autoren JICKELI der erste, der die Existenz einer doppelten Wand andeutete.“ Indessen ist bei JICKELI weder in der citirten Arbeit (82 *b*), noch in seiner Arbeit über *Endendrium* und *Hydra* (82 *a*) eine bezügliche Erwähnung und gleichfalls auch keine Darstellung zu finden; er spricht vielmehr nur (pag. 393) von einem glänzenden Häutchen im Umkreis der Kapsel, womit er jedoch die anliegende verdichtete, nach ihm musculöse Protoplasmahülle, die direct in den Stiel übergeht, meint (siehe auch meine Arbeit über *Hydra* [90, Taf. 17]. — In dem ausführlichen Referat von VON LENDENFELD (97) über die Nesselzellen der Cnidarier heisst es pag. 476: „ALLMAN (1888) schildert die äussere Kapselwand als dick und stark, die innere dagegen als zart.“ Doch ist hier dem so gewissenhaften Referenten ein Irrthum unterlaufen, denn ALLMAN sagt an der citirten Stelle (pag. XIV): „the thread-cell . . . consists essentially of an oviform rigid capsule

lined by a fine membrane, which at one end . . . is invaginated in the form of a tube occupying the axis" etc. Er kennt demnach nur eine Wandung. Und das Gleiche gilt auch für GEGENBAUR (54), von dem IWANZOFF (97) auf pag. 106 meint: „Bei stärkeren Vergrösserungen kann man sich überzeugen, dass die Wände der Kapsel aus zwei dicht einander anliegenden und von einander untrennbaren Schichten bestehen, welche nach ihrer Lichtbrechungsfähigkeit verschieden sind, wie es zum erstenmal von GEGENBAUR (54) in Betreff der Nesselkapseln der Siphonophoren gezeigt wurde." GEGENBAUR unterschied aber nur die dünne umgebende Protoplasmahülle von der Kapselwand. — So sehen wir die erste treffende Darstellung des Kapselbaues drei Autoren zugeschrieben, die vollständig unschuldig daran sind, während der wirkliche erste Beobachter bei IWANZOFF z. B. gar nicht erwähnt wird. Das Beispiel ist nicht übel für die moderne Art der Literaturbehandlung.

Nach der verschiedenen Ausbildung und physiologischen Bedeutung müssen die beiden Pole der Kapsel unterschieden werden. Der proximale, als Fusspol, besitzt höchstens die Auszeichnung, dass an ihm in vielen Fällen elastische Fasern inseriren, welche der Fixation der Cnide im epithelialen Verbande dienen. Dagegen ist der distale Pol nicht allein für das Kapselwachsthum von Bedeutung, sondern an ihm spielt sich auch die Einstülpung und Ausstülpung des Schlauches ab; er wird demnach der Gelegenheit entsprechend Wachsthums-, Einstülpungs- oder Entladungspol genannt werden.

Auch die seitlichen Flächen der Kapseln lassen eine bestimmte Benennung zu. Ventral nennen wir die Fläche, welche, wenigstens in der Jugend, concav eingekrümmt ist; die entgegengesetzte ist die dorsale. Die beiden anderen Flächen werden als rechte und linke bezeichnet werden.

Schlauch: Der Schlauch ist an den Wachsthumsstadien eine directe Fortsetzung und Vergrösserung des Cnidariums. Seine Wand hängt mit der des Cnidariums unmittelbar zusammen und kann, da sie functionell ihr auch entspricht, gleichfalls als Propria bezeichnet werden. In der ruhenden Cnide ist der Schlauch dagegen völlig secretleer und liegt im Innern des Cnidariums; an der entladenen Cnide ist er wiederum vorgestülpt und dient als Uebertragungsapparat des Secretes, das an seinem distalen Ende oder seitlich (durch Diffusion) austritt. Sein Anfangstheil ist gewöhnlich (bei Siphonophoren wohl immer) erweitert und oft mit kräftigen Dornen (Widerhaken, Stilets) besetzt. MÖBIUS (66) nannte ihn

Achsenkörper, weil er im Cnidarium die Längsachse einnimmt, die vom viel längeren Endabschnitte (bei MÖBIUS „gewundener Theil") umgeben ist. Beide Ausdrücke scheinen mir aber in mancher Hinsicht wenig glücklich gewählt. Der „Achsenkörper" liegt vielleicht in keinem Falle genau in der „Achse" der Kapsel, vielmehr vom Einstülpungspol gegen den Fusspol schräg nach links und dorsalwärts von der Medianlinie abweichend. Ferner umwindet ihn bei Siphonophoren der Endabschnitt niemals, liegt vielmehr immer einseitig vor ihm. Und ausserdem hat die Bezeichnung nur für die Ruhelage der ausgebildeten Cnide einen Sinn. In Hinsicht auf die Entwicklung des Schlauches, der ausserhalb der Kapsel der Widerhaken völlig entbehrt, empfiehlt es sich, jede Anspielung auf die spätere Bewaffnung — die übrigens in den meisten Fällen auch dem Endabschnitte zukommt — zu umgehen und einen ganz indifferenten Ausdruck zu wählen. Wir werden deshalb hier, mit LENDENFELD (97) nur vom Basalstück des Schlauches reden; den langen Endabschnitt nennen wir dagegen seiner Aehnlichkeit mit einem Faden wegen das Fadenstück oder kurz den Faden. Zwar wird letztere Bezeichnung gewöhnlich für den ganzen Schlauch angewendet, sie hat aber nur für einen gleichmässig dicken Schlauch Sinn und büsst übrigens für jene Fälle, wo ein Basalstück fehlt, ihre Identität mit „Schlauch" gar nicht ein. — Den Ausdruck: Zwischenstück für den kleinen konischen Abschnitt zwischen Basalstück und Faden (NUSSBAUM 87) werde ich beibehalten, doch kommt er eigentlich nur für die ruhende Cnide in Betracht, da hier der genannte Abschnitt in das Basalstück auffälliger Weise vorgestülpt ist. Am Basalstück unterscheiden wir einen proximalen glatten Theil vom distalen bedornten Theil. Von Dornen gibt es meist an jedem Stiletträger einen starken basalen Widerhaken, dann folgt eine verschieden lange Suite zarter, langer, mittlerer Dornen, zuletzt an der Basis des Zwischenstückes der Enddorn.

Wie bei der Kapsel ist es zweckmässig, die beiden Endpunkte des Schlauches durch passende Namen zu charakterisiren. Wir werden von einem proximalen Ansatzpunkt und einem distalen Wachsthumspunkte reden. Dem Wachsthumspunkte muss nach Abschluss der Entwicklung eine Mündung zugeschrieben werden, die indessen nur am völlig ausgestülpten und entleerten Schlauche mit Sicherheit nachweisbar ist.

Im Schlauche entstehen die Widerhaken in dreifach links spiraliger Anordnung aus der vom Plasma ableitbaren Stiletanlage,

die bei der Einstülpung in das Schlauchinnere gelangt. Sie sitzen — was vor allem deutlich am Basalstück ist — besonderen Stiletträgern auf, das sind drei schmale, spiralziehende Bänder, die sehr gleichmässig quer gewellt oder gefaltet sind. An den Falten haften die verschieden geformten Stilette. Den Stiletträgern entsprechen der Lage nach — an der fertigen Cnide haften sie auch daran — drei Spiralstreifen der Propria, deren beiderseitige Contouren gegen die Kapselmündung hin sich nähern und hier unter scharfer Umbiegung am Deckel derart aufwärts verstreichen, dass sie in gewisse Vertiefungen desselben eingreifen, so dass der Deckel in seiner Lage dadurch gefestigt erscheint. Wir wollen diese Verfestigung des Deckels an jedem Spiralstreifen einen Gleitverschluss nennen und die Streifen selbst, soweit es ihre proximalen Endabschnitte anbetrifft, Gleitstreifen.

Deckel: Der Deckel zeigt eine freie äussere Fläche, einen mehr oder weniger deutlich dreieckigen äusseren Rand, der an einer Seite mit der anliegenden Sklera verwachsen ist (Verwachsungsseite), eine steilere ventrale und zwei schwächer geneigte rückwärtige Flächen, die unter verschieden stark abgerundetem Winkel in einander übergehen. — An diesen Flächen liegen oben die Gleitvorsprünge, darunter concave Ausbuchtungen (für das Vacuum). Gegen den Schlauch hin läuft der Deckel in einen Zapfen aus, an den sich der proximale Theil der Stiletanlage (Verbindungsstrang wegen seiner Ueberleitung zu den Stiletten genannt) anschliesst. Der Deckel springt ab an der Cnidocilseite, die dem ventralen Gleitvorsprung entspricht; die Verwachsungsseite liegt zwischen den rückwärtigen Gleitvorsprüngen.

Vacuum: Als Vacuum bezeichne ich einen leeren Raum, der oben vom Deckel, seitwärts von der Schlauchpropria, unten vom stempelartig verbreiterten proximalen Ende der Stiletanlage begrenzt wird. Er entsteht während der Reifeperiode durch die fortdauernde Wasserentziehung aus der Cnide, als Sammelpunkt des negativen Druckes in derselben. Da der Deckelzapfen ihn mitten durchsetzt, bildet er einen Ring mit drei, unter den Spiralstreifen der Propria gelegenen erweiterten Räumen.

Entladungsapparat (Entladungskappe, konischer Aufsatz): Die Entladung der Cnide wird veranlasst durch folgende Protoplasmadifferenzirungen am Entladungspol der Kapsel. Die Kapselöffnung wird umgeben von der ringförmigen gefältelten Membran, die mit der Sklera im Umkreis der Mündung verwachsen

ist und unter konischer Verjüngung distal offen endet (Aufsatzporus). Im Innern ist sie vom Wasser erfüllt und durch ein unten frei endendes Septum in die enge ventral stehende Cnidocilröhre, welche das reizempfängliche Cnidocil enthält, und das weite, über dem Deckel befindliche Reservoir abgetheilt. Seitlich und ventral vom Cnidocil tritt die gefältelte Membran erst tiefer mit der Sklera in Verbindung als sonst im ganzen Umkreis der Mündung. Dorsal ist die Membran viel schräger geneigt und hier gelegentlich durch eine den Deckel bis gegen die Cnidocilseite hin übergreifende derbe Platte (Deckplatte) verstärkt, welche zwischen sich und dem ventralen Sklerarand eine schlitzartige Oeffnung frei lässt. Die Fältelung ist am stärksten im Umkreis der Mündung und wir nennen die entsprechende Linie in der Membran die Sprenglinie. Ausführlicheres siehe im 3. Capitel.

I. Entwicklung der Cnide bis zur Schlaucheinstülpung, Wachsthumsphase.

1. Ort der Cnidenbildung.

a) Bildungsherde. Von vielen Hydrozoen (Hydromedusen und Siphonophoren) sind ectodermale Epithelwucherungen bekannt, in denen aus subepithelialen indifferenzirten Zellen massenhaft Nesselzellen sich entwickeln. Ich beschränke mich hier allein auf die Siphonophoren und erwähne von diesen als derartige Bildungsherde vor allem 1. die basalen Theile der Polypen bei den Calycophoren, Physophoren und, unter den Cystonecten, bei *Rhizophysa* und verwandten Formen, ferner die Tentakelbläschen bei *Physalia* und die Centralkörper der Chondrophoren, welche drei Bildungen sich entsprechen[1]); 2. eine krausenartige Verdickung am Schwimmblasenstiel von *Agalmopsis rubra*, dicht über der Knospungszone der Schwimmglocken (Fig. 2); 3. Nesselzellwülste an der Schirmöffnung der Gonophoren von *Velella* und *Porpita*, die den Nesselwülsten an gleicher Stelle bei den Medusen entsprechen. Gemeinsam ist diesen Herden die bedeutende Dicke des Epithels, die auf der regen Vermehrung und Anhäufung von kleinen in der Tiefe gelegenen, auch an anderen Orten der Epithelien sich findenden Zellen beruht und eine enorme Streckung der Deckzellen bedingt. Letztere sind oft nur basal und distal noch flächenhaft entwickelt, im übrigen aber zu dünnen Pfeilern ausgezogen, zwischen welchen die Bildungszellen der Cniden eingelagert sind. Man beobachtet hier

[1]) Siehe meine Arbeit von 1896, in der genannte Homologien zuerst erkannt wurden.

die verschiedenen Stadien der Nesselzellenentwicklung, die Anlage der Cnide, Kapsel- und Schlauchbildung und die Einstülpung des Schlauches mit darauf folgender Bildung der Widerhaken und des Deckels. Spätere Stadien, vor allem ausgebildete Nesselzellen, fehlen dagegen vollständig. Es wurde deshalb eine Zeit lang angenommen, dass alle in den genannten Bildungsherden entstehenden Cniden überhaupt nicht zur fertigen Ausbildung gelangten, vielmehr nur eine Art Stützgewebe für die sie tragenden Organe oder Personen darstellten. Das galt besonders, so lange die ausserhalb der Kapsel reifenartig sich anlegenden Schläuche der Cniden für Verdickungsleisten im Protoplasma der Nesselzellen aufgefasst wurden (Gebrüder Hertwig 78). Die Cniden der Verbrauchsstätten (z. B. an den Fangfäden) sollten dieser Ansicht zufolge an Ort und Stelle des Gebrauches entstanden sein.

b) Verbrauchsstätten: Der lebhafteste Verbrauch der Cniden findet auf den Nesselknöpfen der Fangfäden statt. Da die Fangfäden in innigster Benachbarung zu den Basalwülsten der Polypen stehen, lag es nahe, eine Ueberwanderung der in so ungeheuren Massen entstehenden Cniden auf die Nesselknöpfe anzunehmen. Diese Ansicht wurde vor allem von mir (1893) und von Murbach (94) vertreten, von Chun (93) und Iwanzoff (97) dagegen zurückgewiesen. Ich selbst glaubte auch 1894 einräumen zu müssen, dass die Cniden der Knöpfe auf diesen selbst entstehen; denn erstens konnte ich eine Ueberwanderung nicht sicher wahrnehmen und zweitens zeigen die Ectodermzellen der jüngsten Knöpfe bei Behandlung mit essigsäurehaltigen Fixirungsmitteln ihr Protoplasma meist stark geschrumpft, gleichsam wandständig zu einer centralen Vacuole, die an junge Kapselanlagen erinnern kann. Ueberdies verkleben die Epithelien (auch bei Sublimatconservirung) leicht miteinander, zum mindesten (Flemming) werden sie starrer und leichter zerreisslich, daher schwer isolirbar. Am lebenden Objecte sind die jüngsten Knopfstadien meist nicht zugänglich, da sie von den älteren überdeckt und bei Versuchen, sie zu isoliren, durch Entladung letzterer in ein unentwirrbares Chaos eingehüllt werden. Bei meinen Untersuchungen fiel mir nur immer auf, dass nie eine äussere Fadenanlage an der vermeintlichen jungen Cnide zu constatiren war, dass vielmehr dort, wo der Faden überhaupt erkannt werden konnte, er bereits im Kapselinnern lag und sich dieselben Bilder darboten wie an den ältesten Bildungsstadien der Cniden in den Basalwulsten. Da indessen Iwanzoff (97) eine intracapsuläre Entstehung des Schlauches wieder plausibel machte, indem er das Auftreten

eines äusseren Schlauches auf allzurasches Schlauchwachsthum, dem die Einstülpung ins Kapselinnere nicht folgen könne, zurückführte, somit also der gänzliche Mangel eines äusseren Schlauches bei entsprechend langsamem Wachsthum wohl denkbar war, so gab ich mich mit dem negativen Resultate zufrieden und glaubte auch noch in meiner Arbeit von 1899 an eine Entstehung der Cniden auf den Nesselknöpfen.

Die Knöpfe sind indessen nicht die einzigen Verbrauchsstätten von Cniden und bei allen anderen, als da sind die Mundabschnitte der Polypen, die Anhäufungen auf den Tastern der Chondrophoren, auf den jungen Schwimmglocken und auf den Deckstücken mancher Agalmiden: überall fällt es leicht, den völligen Mangel von Entwicklungsstadien zu constatiren. Die Möglichkeit blieb ja gegeben, dass die vorhandenen Cniden nur einer Entwicklungsperiode entstammen, also kein Ersatz stattfindet und das vorhandene Quantum gleich bei der Anlage der Person selbst gebildet wird. Es würde dann allmählich oder plötzlich aufgezehrt werden und, in der That entbehren die fertigen Schwimmglocken der *Agalmopsis elegans* fast stets und oft auch die Taster, sowie die Deckstücke von *A. rubra*, der Nesselzellen, die den jungen Personen immer zukommen. So galt es daher, diese jungen Personen genau zu untersuchen, ob nicht hier, an der Verbrauchsstätte, junge Cniden zu beobachten wären, oder ob die vorhandenen Cniden sich als eingewanderte erweisen würden.

c) Wanderung: Am besten sind diese Fragen am Formolmateriale zu studiren, da an ihm die Epithelien nicht untereinander verkleben wie meist sonst, die Formen und Structuren wundervoll gewahrt und oft auch die ganzen Colonien beim Abtödten völlig gestreckt bleiben. Ich habe nun bei einer Anzahl von Formen genaue Untersuchungen angestellt und bin hinsichtlich der Art, wie die Verbrauchsstätten mit Cniden versorgt werden, zu folgendem Resultate gekommen: Meiner Ansicht nach entsteht auch nicht eine einzige Cnide an dem Orte, wo sie verbraucht wird, sondern die Verbrauchsstätten werden von den oben besprochenen Bildungsherden aus versorgt.[1]) Diese Ansicht stützt sich auf die unzweideutigsten Befunde und es kann die hier aufgeworfene Frage von jetzt an als erledigt gelten.

Allerdings direct am lebenden Materiale ist die Ueberwanderung nur in einem Falle bis jetzt beobachtet worden. Murbach (94)

[1]) Bei den jungen Chrysomitren der Chondrophoren fallen die Verbrauchsstätten zunächst (theilweise vielleicht immer?) mit den Bildungsherden zusammen.

hat sie für die Taster von *Velella,* die vom Centralkörper aus versorgt werden, festgestellt, indem er Lageverschiebungen junger Stadien in der Richtung vom Bildungsherd zur Verbrauchsstätte constatirte und auch illustrirte.[1]) Gleiche Beobachtungen machte ich auch 1894 und in diesem Jahre wieder und illustrirte sie gleichfalls durch Fig. 4. IWANZOFF kann sich des Zweifels nicht erwehren, dass die von MURBACH „beobachtete Verrückung der Nematocyten einfach durch eine locale Contraction des Organs bedingt war und nicht weit ging"; dieser Einwand ist aber ohneweiters hinfällig, da beide Vorgänge wohl von einander zu unterscheiden sind.

Bei den anderen Personen lässt sich die Ueberwanderung nur aus dem Mangel von Wachsthumsstadien an der Verbrauchsstätte und aus der Anwesenheit von Wanderstadien in der Länge der Person, an Stellen, wo fertige Cniden nicht vorkommen, erschliessen. Alle diese überwandernden Zellen haben etwas Gemeinsames. Stets ist das hintere Kapselende gegen die Verbrauchsstätte zu gewendet, und immer ist es ein und dasselbe Entwicklungsstadium (Wanderstadium). Der Schlauch ist eingestülpt, die Widerhaken sind gebildet, aber die Sklera ist noch weich und unverfestigt. Diese Stadien entsprechen den ältesten Cniden in den Bildungsherden. Uebrigens ist die Beobachtung solcher Wanderzellen oft nicht leicht. So konnte ich sie für die jungen Taster der *A. elegans* noch nicht feststellen; ich beobachtete hier nur an zwei jugendlichen Exemplaren dieser sich überaus rasch entwickelnden Personart, die auch an den jüngsten Stammgruppen den Polypen in der Entwicklung immer weit voraus ist, wie nur zwei, beziehentlich sechs, bereits ausgebildete Cniden am apicalen Pole ansassen, daneben fand sich aber kein einziges Jugendstadium; eine Beobachtung, die, gestützt von den übrigen, indessen genügt. Denn bei den jüngsten Deckstücken von *A. rubra* zeigten sich distal gleichfalls nur Cniden von mindestens dem Wanderalter, zugleich aber auch in vier Fällen (unter 20 etwa) Wanderzellen an verschiedenen Punkten längs der Person. Dass man sie nicht immer antrifft, dürfte sich aus einer raschen Besiedelung erklären. In kurzer Zeitfolge wandert ein Schub von Cniden ein, man sieht daher schon ganz junge Deckstücke distal mit reichbesetztem Cnidenstrang; nicht folgt successiv eine Wanderzelle der anderen in

[1]) In einer soeben erschienenen Arbeit: Hydroids from Woods Holl, Mass. in: Qu. J. M. Sc. Vol. 42. Part 3, 1899, berichtet MURBACH neuerdings über die Wanderung junger Cniden bei *Pennaria.*

gleichmässigen Pausen. Am besten studirt man diese Verhältnisse an den Schwimmglockenknospen beider *Agalmopsis*-Arten. Hier trifft man, da alle Stadien der Glockenentwicklung nebeneinander vorliegen, immer auf Wanderzellen; zugleich sieht man auch bei *A. rubra* die directe Beziehung zum Bildungsherd, da dieser dicht dabei, unterhalb der Blase als gegen die Dorsalseite offener Ring um den Stamm geschmiegt liegt (Fig. 2) und die Wanderzellen vom Wulst aus quer über den Stamm hinweg, auf dem Stiele der betreffenden Glocken und auf diesen selbst sich vertheilen. Sehr bemerkenswerth ist, dass ausser diesen Wanderzellen, von genannter Krause her, auch noch andere von der Nährsäule her den Glocken zustreben, denn man trifft Wanderzellen auch längs der Ventrallinie des Schwimmsäulenstammes, wobei etwa 1—2 Cniden auf die von einer Glocke eingenommene Distanz kommen, proximal sogar noch mehr. Die Glockenknospen werden demnach von zwei Herden aus versorgt. Dies ist ein vereinzelt dastehender Fall und auch bei der nächstverwandten *A. elegans*, der die Stammkrause fehlt, findet Einwanderung nur von der Nährsäule aus statt. Da wir *A. rubra* phylogenetisch von *A. elegans* ableiten müssen, nicht umgekehrt (siehe meine Arbeit von 1898), so erklärt sich die Stammkrause als Neubildung, die aber die ältere Zufuhrquelle noch nicht entbehrlich machte.

Die an den Personen der Nährsäule beobachteten Wanderzellen entstammen sämmtlich — wenigstens an den postlarvalen Colonialstadien — den Basalwülsten der Polypen. Man trifft sie in der Auswanderung begriffen an den Polypenstielen und in der Dorsalkrause des Stammes, aus der die Anhänge hervorwuchern. Eine eigene Strasse wandern die Zellen, welche die Nesselknöpfe besiedeln. Der Befund, dass auch letztere von den Polypen aus versorgt werden, und zwar derart gründlich, dass auch nicht eine Cnide des Endfadens, des Nesselbandes und der accessorischen Batterie auf ihnen selbst entsteht, überraschte mich sehr. Wie war es nur möglich, das bis jetzt zu übersehen? Die oben gegebenen Erklärungen von der Ungunst der Conservirungsmethoden und daraus entspringenden Schwierigkeit, die jüngsten Knöpfe überhaupt unbeschädigt zu Gesicht zu bekommen, genügen nicht, denn es handelt sich zum Theil um grosse, oft verhältnissmässig riesengrosse Cniden, die nicht leicht übersehen werden können. Als triftigste Entschuldigung dürfte betrachtet werden, dass die Strasse, auf welcher die Knöpfe ihr Geschützmaterial erhalten, eine sehr versteckte ist, die selbst am Formolmaterial nicht leicht zu erkennen ist. Ich will zunächst die

Ueberwanderung der accessorischen Cniden von *Agalmopsis elegans* schildern.

Man muss am Formolmaterial einen Polypen sammt Fangfaden abtrennen, darauf den Fangfaden selbst sammt den anhängenden älteren Knöpfen abschneiden, dass nur ein ganz kurzes Stück, das die jüngsten Knopfknospen trägt, am Polypen sitzen bleibt. Diese Ablösung des Fangfadens, ohne dabei Knopfknospen mit abzureissen, ist bei der dichten Stellung und zarten Beschaffenheit letzterer schwierig. Ist aber das Präparat soweit gelungen, so ist doch noch nicht die Strasse sichtbar. Denn diese liegt in dem Winkel zwischen Basalwulst des Polypen und Fangfadenbasis, sie geht vom ersteren über letztere quer hinweg als ein schmaler Streifen, der von den Knospen schützend umstellt ist, direct auf die drei oder vier zu besiedelnden Knöpfe zu. In der Fig. 1 sehen wir einen Rest des Basalwulstes mit seiner dorsalen breiten Furche, in welche sich die ventrale anhanglose Fangfadenseite hineinschmiegt. Neben dem Basalwulst, gegen den Stiel zu, liegt der noch zu letzterem zu rechnende Grenzwulst, eine nesselzellose, bis jetzt noch nicht beschriebene Epithelverdickung, die den Stiel zu zwei Dritteln umgibt. Entgegengesetzt sehen wir die in Windungen — dem Gekröse ähnlich — gelegte Dorsalkrause des Fangfadens, an der die Knopfknospen entspringen. Man unterscheidet immer, in Oppositionsstellung zum Grenzwulste, zunächst eine Urknospe[1]),

[1]) In meinen früheren Siphonophorenarbeiten vertrat ich die Auffassung, dass der Fangfaden in toto, mitsammt allen Nesselknöpfen, eine Person repräsentire. Gestützt erschien diese Ansicht durch die Befunde bei gewissen Cystonectenarten und bei den Chondrophoren, welche nur einfach schlauchförmige Fangfäden ohne Nesselknöpfe besitzen. Indessen bin ich jetzt durch die Entdeckung der Urknospen anderer Ansicht geworden. Wir finden solche Urknospen immer, wenn an einer eng umgrenzten Stelle viele gleichartige Personen entstehen. So leiten sich die Gonophoren der Eudoxien von einer Urknospe ab, ferner die Schwimmglocken der Physophoren (wenigstens bei *Agalmopsis*); auch die Deckstücke der *Athorybia* und die des Athorybiastadiums (bei *Physophora* und *Agalmopsis elegans*) dürften von einer Urknospe abstammen; andere Fälle liessen sich noch anführen und werden sich zweifellos noch bei weiteren Untersuchungen ergeben. Daraus ergibt sich, wie mir scheint, aber auch die Personennatur der Nesselknöpfe. Der Fangfaden ist dann nichts weiter als eine Stielbildung, die bei Reduction der anhaftenden Personen (Fangfäden von *Physalia*) Selbständigkeit gewinnen und durch reichen Nesselzellbesatz letztere einigermassen ersetzen. Diese Selbständigkeit der Stiele würde ein Pendant in der vorzeitigen Anlage der Gonophorenstiele bei *Angela* finden. Wie hier die Entwicklung der Genitalzellen zur Stielbildung drängt, wobei der Stiel als verlängerte Urknospe sich darstellt; so im anderen Falle die Anwesenheit der jungen Nesselzellen, die zur Verwendung kommen müssen. Während aber bei der Genitalzellenbildung stets noch die eigentlichen Genitalzellenträger zur Ausbildung kommen, unterbleibt dieselbe nicht allzuselten bei

von welcher sich, abgewendet vom Polypen, die Knopfknospen abschnüren; diese letzteren stehen, weil in sehr grosser Zahl auf engem Raume entwickelt, in Curven, sämmtlich vom Polypen abgewandt. Hat man nun die Knospen zur Seite geschlagen und die ventrale Fläche des Fangfadens vom Basalwulst abgekrümmt, wie es die Figur zeigt, so wird bei günstiger Lage des Präparates ein Streifen sichtbar, in dem vom Basalwulst aus zum 16. bis ca. 19. Knopfe (deren distales Ende sich eben in Endblase und Seitenfäden zu spalten beginnt) die grossen stabförmigen accessorischen Cniden überwandern. Sie liegen dicht beisammen, unregelmässig parallel zu einander, deutlich erkennbar im flachen Fangfadenepithel, schieben sich auf die Nesselknopfstiele, häufen sich zunächst im proximalen Theile des Knopfes an und vertheilen sich dann in der einfachen kurzen Spirallinie, wie sie vom fertigen Knopfe bekannt ist. Sobald sie an der Verbrauchsstätte angelangt sind, beginnt die Reifung, die äusserlich sich vor allem in der Verdünnung und Verfestigung der Sklera bemerkbar macht.

Ebenso wie die accessorischen Cniden wandern auch die anderen über und es beginnt die massenhafte Besiedlung um einige Knopfknospen früher. Sie ist besser bei *Agalmopsis rubra* zu studiren. Rechts und links an der siebenten Knospe, die Seitenflächen derselben entlang, findet zunächst die Ueberwanderung der Endfadencniden statt; bereits die 7. Knospe zeigt meist schon den Endfaden vollständig (seitlich und dorsal) überwuchert, und rasch erfolgt nun auch die Besiedlung des Knopftheils mit den säbelförmigen Cniden des Nesselbandes. Wenn distal die Cniden schon in Reih und Glied und in fertiger Ausbildung stehen, liegen sie proximal noch wirr durcheinander und in demselben Zustande, in welchem sie den Herd verlassen haben. Der Endfaden ist längst vollkommen ausgebildet, wenn proximal am Kopfe endlich die definitive Anordnung hergestellt ist.

Schon dieses Moment allein muss die Ueberwanderung plausibel machen. Denn obgleich die ersten Cniden am proximalen Knopftheil auftreten, trifft man hier fertige zuletzt, dagegen am Endfaden zuerst. Das kann nur durch eine Verschiebung von Cniden erklärt werden, die vom proximalen Theil aus distalwärts erfolgt. Da aber

---

der Nesselzellenbildung und die eigentlichen Nesselpersonen können bis auf den gemeinschaftlichen Stiel ganz fehlen. Hinsichtlich der Chondrophorentaster möchte ich mich vorderhand einer bestimmten Meinungsäusserung enthalten. Es wäre sehr wohl denkbar, dass diese Taster wenig modificirte Polypen sind, von denen also jeder einem einzelnen Nesselknopfe verglichen werden müsste.

proximal kein Bildungsherd sich vorfindet, so müssen die Cniden noch von weiterher stammen; es kann als Herd nur der Basalwulst der Polypen in Betracht kommen, von welchem zuleitend die verbindenden Strassen nun auch festgestellt worden sind. Nachdem einmal der sichere Nachweis geführt war, habe ich auch bei den anderen Siphonophoren Gleiches erkannt, so vor allem bei *Forskalia* und unter den Calycophoren bei den am besten zu untersuchenden *Rosacea*-Arten.

Von *Physalia* habe ich die Versorgung der Fangfäden von den basal ansitzenden sogenannten „Tentakelbläschen" bereits 1896 beschrieben. Bei *Agalmopsis rubra* fand ich später besonders die jüngsten Stammgruppen zur Untersuchung der Ueberwanderung gut geeignet, da hier die Knopfknospen weniger dicht gedrängt stehen als bei den älteren und vor allem die älteren Knopfstadien noch ganz fehlen. Hier kann man eine Ueberwanderung der kleinen Cniden bereits auf die 6. Knopfknospe constatiren. Das weitaus beste Material, allerdings auch das weitaus seltenste, bietet aber eine von mir in Messina in einem einzigen verstümmelten Exemplare neu gefundene Physophorenart, die ich *Plutus*[1]) *cnideuporus*[2]) nennen will, bei der sowohl die Nähr- wie die Tastpolypen echte Nesselknöpfe, die denen der *Forskalia*-Arten ähneln, aber gestreckt sind, tragen. Hier ist die Production an Knöpfen, vielleicht wegen der überreichen Zahl an Wehrthieren, eine geringe. die Knospen stehen, wie Fig. 3 zeigt, in weiten Entfernungen voneinander und sind ausserdem nur in der Zwei- oder Dreizahl vorhanden, so dass die Wanderzellen leicht festzustellen sind. Bei dieser Form müsste eine directe Beobachtung der Ueberwanderung, die ich nicht vornahm, leicht auszuführen sein.

Iwanzoff erhebt auf Seite 328—329 gegen die Annahme der Ueberwanderung einen Einwand und versucht zugleich eine neue Erklärung für die Bedeutung der Basalwulste an den Polypen zu geben, die beide ich hier einer Kritik unterziehen muss. Er meint: „A priori scheint eine solche Emigration sehr zweifelhaft zu sein, da erstens bei vielen Siphonophoren in der ganzen Ausdehnung der Fangfäden dicht bis an die Nesselknöpfe, Nesselkapseln überhaupt nicht oder nur in sehr beschränkter Anzahl vorkommen, so dass die Emigration, wenn sie auch existirte, ungenügend wäre zur Ergänzung der ungeheuren Anzahl der Nematocysten, welche ver-

[1]) Nach dem griechischen Gott des Ueberflusses Plutos.

[2]) Im Ueberfluss mit Cniden ausgestattet.

braucht werden.“ — Allerdings wenn jemand eine derartige Besiedlung der Knöpfe vertreten wollte, so wäre es leicht, ihn zu widerlegen; aber ein solcher Gedanke ist wohl noch von niemand geäussert worden. Was hätte denn die Anwesenheit junger Nesselzellen auf den entfernteren Theilen des Fangfadens für einen Zweck, da ja die Knopfknospen bereits in engster Nähe vom Polypen mit sämmtlichen Cniden ausgerüstet sind und die Knöpfe nach dem Gebrauche nicht neu ausgestattet — was in Hinsicht auf den kunstvollen Bau ganz unmöglich wäre —, sondern abgestossen werden? Die eventuell auf den Fangfäden vorhandenen Cniden stehen in gar keiner Beziehung zu den Knöpfen, sondern sind wahrscheinlich verirrte Wanderer.

Die „Magazine embryonaler Nematocysten“ sollen nun nach Iwanzoff direct die Bildungsstätten der Fangfäden (sammt Nesselknöpfen) selbst sein, derart, dass letztere „von der Basis an auf Kosten des Nesselwulstes . . . wachsen“. Diese Ansicht bedeutet, schärfer präcisirt, die Annahme eines directen Zusammenhanges der Knospenseite des Fangfadens mit dem Basalwulst des Polypen, so dass als ectodermales Epithel die Knospen direct das cnidenreiche Epithel des Basalwulstes übernehmen würden.

Das ist aber in Wirklichkeit nicht der Fall, da die Knospen, völlig vom Basalwulst getrennt, sich von einer Urknospe abschnüren, also ihr eigenes Epithel besitzen. Selbst also, wenn die benachbarten Massen jugendlicher Cniden des Basalwulstes (denn die Deckzellen kommen nicht in Betracht, da sie ja in ihrer Lage fixirt sind) durch die fortwährend neu sich ausbildenden Massen über die Fangfadenbreite vorgedrängt würden, bis zur sechsten oder siebenten Knospe bei *Agalmopsis rubra*, so müssten sie doch auf den Knospen eine Wanderung beginnen, da sie ja das Knospenepithel nicht verdrängen — die Umbildung dieses in die dorsale Drüsendecke erfolgt erst später —, ja nicht einmal in grösseren Mengen sich zwischen dasselbe einkeilen, sondern, einzeln gestellt, zwei schmale Streifen bis zum distalen Knopfende bilden. Also falls auch die Annäherung der jugendlichen Cniden an die Knopfknospen nicht auf Wanderung, sondern auf übermässige Wucherung des Basalwulstepithels zurückzuführen wäre, so würde doch die Besiedlung der Knöpfe selbst nur durch Wanderung vermittelt werden.

Aber auch diese Einräumung besteht nicht zu Recht. Wir finden in den an die Fangfadenbasis angrenzenden Theilen des Basalwulstes nicht blos zur Besiedlung der Knöpfe reife Cniden, sondern auch alle möglichen jüngeren Stadien; die ersteren sind

nur in der Mehrzahl. Auf der Fangfadenbreite trifft man aber nur Wanderzellen und das Gleiche gilt auch für die Knopfknospen; aus einem dichten Gewirr aller möglichen lose angehäuften Entwicklungsstadien verlassen also nur die geeigneten, die reifsten den Basalwulst; die anderen, obgleich auch nicht in ihrer Lage fixirt, bleiben im Wulste zurück. Das erklärt sich aber nur durch selbstständige Ueberwanderung wanderfähiger Elemente. Besonders auffällig ist diese Thatsache bei den grossen accessorischen Cniden, die eine eigene Strasse schon vom Basalwulst aus verfolgen und in einfacher oder doppelter Reihe sich den Knöpfen nähern. Hier überzeugt man sich auf dem ersten Blick, dass nur von einer Ueberwanderung die Rede sein kann.

Zusammenfassung: Das Resultat vorstehender Betrachtungen ist: Alle Nesselzellen der Siphonophoren entstehen an localisirten Bildungsherden, von denen aus sie in einem bestimmten Entwicklungsstadium als Wanderzellen auf die Verbrauchsstätten überwandern.

2. Erste Anlage.

a) Bildungszellen: Die in den Interspatien zwischen den pfeilerartig ausgezogenen Epithelzellen an den Bildungsherden befindlichen indifferenzirten Zellen, aus denen die Nesselzellen hervorgehen, sind schon so oft beschrieben worden, dass ich mich auf wenige Worte beschränken kann.

Sie sind von der mannigfaltigsten Form (Fig. 23 und viele andere) und meist protoplasmaarm, oft so sehr, dass sie fast nur aus dem Kern zu bestehen scheinen. Ihr Aussehen wechselt je nach der Conservirung. Die lebende Zelle ist so durchsichtig, dass kaum der grosse blasse Nucleolus erkannt werden kann. Dies gilt auch für die Wachsthumsstadien. Essigsäure zeigt ein glänzendes gleichartig maschiges Plasmagerüst und den Kern stark gekörnt. Bei Osmiumsäure sind Plasma und Kern sehr licht und durchsichtig, fast homogen; ersteres leicht schaumig durch eingebettete Vacuolen, in letzterem nur der Nucleolus deutlich sich markirend. Formol zeigt eine ähnliche, nur weniger homogene, mehr körnige Beschaffenheit. Sehr undurchsichtig sind die Zellen bei Sublimatconservirung, da hiebei die Zwischensubstanz gefällt wird und besonders der Kern sehr dicht und trüb erscheint. — Diese Charaktere variiren natürlich bei jeder Fixirungsmethode. — Den Theilungsvorgängen habe ich wenig Beachtung geschenkt, bin aber mit Murbach (1894) der Ansicht, dass die Theilung der Bildungszellen eine

amitotische ist. Niemals findet sich eine Spindel, wie es für die jungen Geschlechtszellen bezeichnend ist. Die Theilung erfolgt rasch, denn hantelförmige Zellen oder gar sich theilende Kerne sind selten zu beobachten; — mit der Theilung dürfte oft ein Zerfall des Nucleolus in zahlreiche kleine Brocken Hand in Hand gehen (Fig. 24, 25).

Die Ableitung mehrerer Bildungszellen von einer Mutterzelle markirt sich sehr deutlich in der Gruppirung ersterer und in der gleichen Entwicklungsstufe der eingelagerten jungen Cniden. Immer findet man mehrere gleichalterige Wachsthumsstadien beisammen, und zwar zumeist deren acht. Dies gilt sowohl für die Zellen mit kleinen als mit grossen Cniden. Murbach fand in solchen, unzweifelhaft einer Bildungsperiode angehörigen Elementen auch Wachsthumsstadien verschiedenen Alters. Ich machte niemals eine derartige Beobachtung; vielmehr erwies sich mir, besonders bei den jüngsten Stadien, an Schnitten die gleiche Beschaffenheit benachbarter Elemente oft als guter Anhaltspunkt für die Beurtheilung der Zellen.

Die Bildungszellen häufen sich in der Tiefe des Basalwulstepithels an und entwickeln hier die erste Cnidenanlage. Allmählich rücken sie an den Stützpfeilern empor, diese oft umkleidend wie die Aehrenbüschel eine Garbe. An der Peripherie trifft man ältere Stadien; hier erfolgt auch die Einstülpung des Schlauches bei den kleineren Cnidenarten. Die grossen Wachsthumsstadien dagegen liegen zwischen den Pfeilern in verschiedener Höhe, die Zwischenräume locker ausfüllend. Sie fallen bei Isolationen daher am leichtesten aus dem epithelialen Verbande heraus. Uebrigens ist diese Anordnung keine schematisch-gesetzmässige; sie ist um so undeutlicher, je niedriger das Epithel der Bildungsstätte bleibt, z. B. also bei der neuen Physophore *Plutus cnideuporus*, deren Basalwulst sehr lang gestreckt, aber nicht dick ist.

b) Historisches: Ueber das erste Auftreten der Cniden in den kleinen Bildungszellen existiren recht verschiedene Angaben, die alle meinen neuesten Befunden gemäss nicht völlig das Richtige treffen. Da sie eingehend in dem Lendenfeld'schen Referate (97) besprochen sind, hebe ich hier nur das Wichtigste hervor. Die einen [Jickeli (82), Nussbaum (87), Bedot (96), ich (94), Zoja (93) und Iwanzoff (97)] lassen die Kapsel aus einem hellen Bläschen im Protoplasma hervorgehen. Nach Chun (92) wächst ein Protoplasmazapfen, der zur Kapsel wird, in eine Vacuole ein. Nach Murbach (94) endlich entsteht ein sogenannter „Kapselkeim", welcher die

Anlage des Cnidariums (nach unserer Benennung) vorstellt, im Kern, wo er sich vom Nucleolus abhebt, dann ins Protoplasma überwandert und sich hier mit einem hellen Hofe („Secretraum") umgibt. Gehen wir nun auf diese Ansichten näher ein, so erweist sich, wie ich bereits 1894 zeigte und IWANZOFF (97) bestätigte, die letztere, MURBACH'sche, vollkommen unhaltbar, weil auf einem Beobachtungsfehler beruhend. Denn weder entsteht die Cnide im Kern, noch — und das ist das Bezeichnende — verbleibt sie in ihm bis zu einer Grösse, wie es MURBACH darstellt. Von solchen Stadien, wie aber auch von den allerjüngsten, ist der Nachweis leicht zu führen, dass sie ausserhalb des Kerns liegen, wenn auch, und das gilt besonders für die jüngsten, seitlich diesem dicht angeschmiegt. MURBACH hat, wie es scheint, überhaupt diese jüngsten Stadien gar nicht gesehen.

Um es kurz zu machen, auch alle anderen Autoren haben die ersten Stadien nicht gesehen, zum mindesten konnten sie von ihrem Materiale nicht mit Sicherheit aussagen, dass es thatsächlich die ersten Stadien seien. Die von JICKELI, NUSSBAUM, BEDOT, von mir, ZOJA, CHUN und IWANZOFF dargestellten und beschriebenen Gebilde sind alles schon ältere Anlagen, denn die jüngsten sind als solche von den Vacuolen des Protoplasmas gar nicht mit den gewöhnlichen Methoden zu unterscheiden. Was IWANZOFF auf Tafel 6 als jüngstes Stadium (Fig. 84) zeichnet, kann ebensogut eine bedeutungslose Vacuole sein wie die in Fig. 33 von mir abgebildeten, früher auch von mir bestimmt als jüngste Cniden gedeuteten hellen Einlagerungen. Keinen Zweifel lassen dagegen die in Fig. 30—32 dargestellten Bilder. Diese konnten aber nur durch Anwendung einer specifischen Färbungsmethode gewonnen werden, die zugleich auch über die feinere Beschaffenheit der jungen Cnide erwünschten Aufschluss gab.

c) Sicherer Nachweis: Die jüngsten Cnidenstadien werden nur bei Anwendung jener Farbstoffe mit Sicherheit erkannt, die man zum speciellen Nachweis elastischer Fasern braucht. Orcein und das von WEIGERT (98) eingeführte Färbemittel (hier als „Weigertfärbung" bezeichnet) ergeben höchst prägnante Bilder, die jeden Irrthum ausschliessen. Ich gebrauchte beide Farbstoffe zur Darstellung der Skleraschicht (daher hier „Skleratinction" genannt), die auf andere Weise nicht gefärbt werden kann. Hiebei erhielt ich nicht allein Auskunft über das erste Auftreten der Skleraanlage, sondern auch über das der Cnide selbst.

Als erste Anlage der Cnide sind winzige (siehe Fig. 30—32) Körper von kugelig-eiförmiger Gestalt zu betrachten, die durch

Skleratinction dicht am Kerne der Bildungszellen sichtbar werden. Sie unterscheiden sich nur durch dunkelbraune Färbung von den Zellvacuolen. Während sie, z. B. bei Gentianatinction, bis auf einen — zunächst nicht sicher erkennbaren centralen dunkleren Fleck, farblos erscheinen, bemerkt man gerade umgekehrt die Randpartien des braunen Körpers dunkler gefärbt als das Centrum, soweit dies überhaupt an dem winzigen Object möglich ist. Vergrössert sich nun die Anlage, wobei sie je nach der Cnidenart sofort verschiedene Formen gewinnt (Fig. 36, 54, 131 u. a.), so wird am Gentianamateriale der centrale dunklere Fleck, am Orceinmateriale umgekehrt der helle Innenraum immer deutlicher und man unterscheidet scharf zwischen zwei constituirenden Elementen, die wir zunächst ganz indifferent als „Anlagekern" und „Anlagemantel" bezeichnen wollen.

Von einer Membran im Umkreis der ganzen Anlage, die nach mir (94) und Iwanzoff (97) vorhanden sein sollte, ist nichts zu bemerken, die Annahme einer solchen auch aus anderen Gründen unhaltbar. Vielmehr liegt die Anlage frei im Protoplasma, und wenn dieses an älteren Stadien einen glänzenden Saum um den in vivo flüssigen Anlagemantel bildet, so handelt es sich nur um eine Verdichtung durch die Reagentienwirkung.

Anlagekern und Anlagemantel repräsentiren zusammen das Cnidarium. Da aber eine sichere Deutung erst an den späteren Stadien möglich ist und nur von diesen rückschliessend die Cnidenanlage verstanden werden kann, so soll zunächst die Weiterentwicklung der Cnide untersucht werden. Ich möchte, bevor ich dazu übergehe, einem naheliegenden Einwand betreffs der Untersuchung von Schnitten, die sehr wichtig ist, vorbeugen; dass nämlich die auf Schnitten erkannten jüngsten Stadien vielleicht nur Querschnitte älterer Stadien seien. In manchen Fällen könnte darüber wirklich Zweifel herrschen, wenn nicht verschiedene Unterscheidungsmittel vorlägen. Diese ergeben sich zuerst aus der Nebenlagerung gleichaltriger Stadien; ferner daraus, dass die jüngsten Cniden immer in der Tiefe des Epithels und selbstverständlich auch in den kleinsten Bildungszellen gefunden werden. Schliesslich aber ist es bei verschiedener Tubuseinstellung nicht schwer, einen Querschnitt von einer Anlage in toto zu unterscheiden, da ersterer in die Höhe und Tiefe des mindestens 2 μ dicken Präparates weiterläuft, während die kugelig-eiförmige erste Anlage nur in einer Einstellung scharf sichtbar ist. Wenn wir uns erinnern, dass Murbach nicht die extranucleäre Lage seines „Kapselkeimes" immer festzustellen vermochte, mag die Erwähnung dieser Kriterien nicht überflüssig erscheinen.

3. Formbildung.

a) Vor der Schlauchanlage: Für jede Cnidenart ist die Form der ersten Wachsthumsstadien eine andere. Nur die allererste Anlage, wie wir sie beschrieben haben, dürfte für alle die gleiche sein; man wird jedoch die ersten Anlagen der grossen Cnidenarten in etwas grösseren Bildungszellen suchen müssen als die der andern. Die rasch sich bemerkbar machenden Unterschiede liegen in Form und Wachsthumsgeschwindigkeit (von anderen hier abgesehen). Wir unterscheiden an den Nesselknöpfen vier Arten von Cniden, deren Entwicklungsstadien natürlich in den Basalwülsten der Polypen vorkommen müssen. Das Nesselband besteht vor allem aus den säbelförmigen Cniden, die das Hauptcontingent am Knopf und am Basalwulst stellen. Neben ihnen finden sich die grossen accessorischen Cniden in geringer Zahl, die mit den grossen Cniden der anderen Personen übereinstimmen oder (z. B. *Agalmopsis elegans*) von ihnen verschieden (länger, gestreckter) sind. Am distalen Knopfende in vier Gruppen und auf dem Endfaden finden sich die kleinen birnförmigen Cniden; auf dem Endfaden ausserdem noch die kleinen stabförmigen Cniden, die wir als eine Abart der säbelförmigen betrachten dürfen und die in der Entwicklung nicht oder allein durch geringere Grösse unterschieden werden können. Leicht festzustellen sind die Jugendstadien der säbel- und birnförmigen Cniden; schwieriger die der accessorischen, die ich anfangs mit den merkwürdigen Jugendstadien einer seltenen fünften Cnidenart verwechselte. Diese sonderbaren auffallenden Gebilde dürften vielleicht auf die sehr kleinen Cniden zu beziehen sein, die sich vereinzelt über dem Nesselbande zwischen den Drüsennäpfchen (Fig. 218) vorfinden und durch relativ grosse, starre Cnidorils ausgezeichnet sind. Merkwürdig ist nur die verhältnissmässig ansehnliche Grösse der jungen Wachsthumsstadien, die, wie bemerkt, zunächst auf jüngste Stadien der grossen Cniden schliessen lässt.

Die erste Anlage der säbel- und der birnförmigen Cniden wächst sofort in die Länge (Fig. 37, 54 u. a.), wobei indessen die junge birnförmige Cnide durch etwas bedeutendere Dicke und charakteristische Verschmächtigung des vorderen Endes (Fig. 39) unterschieden werden kann. Bei den accessorischen Cniden erfolgt zunächst ein allgemeines Wachsthum nach allen Dimensionen; erst später streckt sich die Anlage. Alle diese Anlagen erscheinen im Leben und conservirt als helle Bläschen, die sich — eher oder später — um den Kern krümmen und ein vorderes stumpferes Ende (Wachsthumspol) von einem hinteren spitzeren Ende (Fusspol) unterscheiden lassen. An

ersterem legt sich später der Schlauch an. Er entsteht erst nach Krümmung des Cnidariums, bei den accessorischen Cniden also, wie die Fig. 139 u. a. zeigen, ziemlich spät. Hier ist die Krümmung eine stärkere als bei den anderen Cnidenarten; am schwächsten ist sie bei den birnförmigen. Wird die junge lebende Cnide bei Zerreissung des Plasmas frei, so streckt sie sich infolge der Elasticität ihrer Wandung; die Krümmung ist also nur eine durch Raummangel erzwungene und wird beim weiteren Wachsthum um so geringer, je mehr die Cnide anschwillt.

Die fünfte Art der Entwicklungsstadien lässt jede Krümmung vermissen, die junge Anlage ist eine völlig kugelige (Fig. 72). Sie erinnert dadurch an die der accessorischen Cniden (Fig. 131 u. a.), unterscheidet sich aber sehr wesentlich ausser durch structurelle Merkmale (siehe unten) durch die minimale Grösse des Kerns und überhaupt der Zelle, in der sie eingelagert ist. Uebrigens habe ich diesen Entwicklungsstadien am wenigsten Aufmerksamkeit zugewendet.

Die enge Benachbarung der Cnidenanlage zum Kern und ihre Krümmung um diesen herum wurde besonders von Murbach stark betont. Da Murbach auch bei der Schlauchbildung eine Abhängigkeit des Schlauches vom Kerne constatiren zu können glaubte, indem das wachsende Schlauchende den Kern eng umfassen soll, so findet er darin eine Bestätigung der „Thatsache, dass die Bildungsthätigkeit der Zelle von der Lage des Kerns in derselben abhängt“. Es fällt mir nun nicht ein, diesen Satz in anderweitiger Hinsicht anfechten zu wollen; für die jugendlichen Cniden kann ich mich dagegen Murbach nicht anschliessen. Denn ganz abgesehen davon, dass die Schlauchbildung, wie wir sehen werden, völlige Unabhängigkeit von der Kernlagerung zeigt, liegt auch für die Kapselentwicklung kein das Gegentheil erweisender sicherer Befund vor. Die Kapsel krümmt sich um den Kern einfach deshalb, weil sie keine andere Position in der kleinen Zelle einnehmen kann. Der Wachsthumspol liegt dem Kerne nicht näher als der proximale Pol, gelegentlich weist er direct von ihm weg, nie ist nur auch das allergeringste Zeichen zu erkennen, dass etwa Kernsubstanz bei der Bildung des Anlagekerns oder -Mantels Verwendung fände. Ich räume nur ein, dass der Kern für das Wachsthum der Bildungszelle von Wichtigkeit ist, worauf die Anwesenheit des grossen Nucleolus hinweist (den wir z. B. in wachsenden Genitalzellen auch antreffen). Die specifische Bildungsthätigkeit, also die Bildung des Secretes und der Skleraanlage, ist dagegen zweifellos nicht im geringsten vom Kern aus bestimmt,

sondern nur das Werk des Protoplasmas. Und zwar stelle ich mir vor, dass bestimmte, für die Bildungszellen charakteristische Granula des Plasmas durch reichliche Vermehrung das Secret und die Skleraanlage liefern. Wir werden später einige Gründe für diese Auffassung vortragen können.

b) Schlauchanlage: Der Schlauch erscheint am lebenden Objecte als directe, wenn auch dünnere Fortsetzung des hellen Kapselbläschen und löst sich wie letzteres leicht aus dem Protoplasma bei Isolation der Zellen heraus. Diese Thatsache sei hier besonders betont, wir werden unter 4. darauf zurückkommen. Kapsel und Schlauch hängen mit dem umgebenden Protoplasma nur an zwei Stellen zusammen; die Kapsel am Wachsthumspol — was aber nur an gewissen Präparaten nachweisbar ist, siehe unter 4. —, der Schlauch an seinem freien Ende, wo, wie Fig. 21 zeigt, leicht Plasmatheile haften bleiben. Im ganzen übrigen Bereich ist die Cnidenwand glatt und unbefestigt. Das Wachsthum des Schlauches erfolgt am freien Schlauchende, dessen Umgebung durch eigenartige Differenzirung schon darauf hindeutet. Uebrigens ergibt sich diese Thatsache auch aus der leicht zu machenden Beobachtung, dass zunächst das Basalstück des Schlauches und dann erst der Fadentheil entsteht, wie die Figuren zeigen. Auf die Wichtigkeit dieses Befundes gehen wir sogleich näher ein.

Wir verdanken Jickeli (82) die erste Mittheilung über eine äussere Anlage des Schlauches. Nachdem 1897 selbst Chun sich damit abgefunden hatte, musste es stark befremden, dass im gleichen Jahre von Iwanzoff aufs neue die intracapsuläre Entstehung, allerdings in stark modificirter Weise, den neueren Beobachtungen angepasst, vertreten werden konnte. Wir müssen schon hier auf die Iwanzoff'sche Ansicht eingehen, denn es wird sich zeigen, dass schon die soeben mitgetheilte Thatsache einer apicalen Bildung des Schlauches genügt, sie umzustürzen, und dass Iwanzoff nicht alle Factoren berücksichtigte, als er mit dem unbestreitbaren Auftreten äusserer Schlauchwindungen während der Entwicklung ein gleichzeitiges Einwachsen ins Kapselinnere vereinigen wollte. Es kommt Iwanzoff gar nicht in die Gedanken, dass das, war er für den „inneren Schlauch" hält, etwas anderes als die eingestülpte Schlauchwandung sein könnte.

Iwanzoff unterscheidet bei der Bildung des Fadens (es ist der gesammte Schlauch gemeint) „zwei Processe — das Auswachsen nach aussen und die Einstülpung nach innen —, welche annähernd gleichmässig und gleichzeitig fortgehen". Den „Process der Faden-

bildung kann man sich so vorstellen, als ob der Faden zuerst nach aussen wüchse, um dann sofort sich nach innen einzustülpen. Von einem gewissen Momente an überwiegt der Process des Nachaussenwachsens den Process der Einstülpung, und wird hiedurch ein Faden gebildet, welcher ausserhalb der jungen Nematocyste liegt und immer aus zwei ineinander liegenden Röhrchen besteht — dem inneren Faden, der sich in den Knäuel" (bereits in die Kapsel eingestülpten Theil) „innerhalb der Kapsel fortsetzt, und dem äusseren, der sich an seinem Ende einstülpt und auf diese Weise in den inneren Faden übergeht. Zugleich mit dem Wachsen der Kapsel verlängert sich ein solcher Faden und bildet ausserhalb derselben entweder Schlingen oder eine Spirale von zahlreichen Windungen".

Eine gleichzeitige Aus- und Einstülpung ist aber nur dann möglich, wenn der Schlauch vom Wachsthumspole der Kapsel aus entsteht. Denn was zuerst entsteht und demzufolge zuerst eingestülpt wird, ist ja der freie Endabschnitt des Schlauches; somit müsste der proximale Abschnitt, das Basalstück, als derjenige, welcher zuletzt eingestülpt wird, auch zuletzt entstehen. In Wahrheit ist aber, wie auch Iwanzoff schildert und darstellt, das Basalstück der zuerst entstehende Theil des nach aussen vorwachsenden Schlauches. Liegt nun etwa der Wachsthumspol des Schlauches von dem der Kapsel gesondert, und zwar, was ja auch denkbar wäre, an der Spitze des ausserhalb auswachsenden Schlauches? Diese Annahme wäre die einzige, die Iwanzoff's Deutung retten könnte; dann müsste man aber ein Doppelwachsthum des Schlauches nach zwei verschiedenen Richtungen hin annehmen: ein Wachsthum, das zur Verlängerung des inneren, und eines, das zur Verlängerung des äusseren Schlauches führt, ein Wachsen nach vor- und nach rückwärts.

Ich glaube nicht, dass Iwanzoff selbst eine solche Auffassung der Schlauchbildung vertreten möchte, da ja dann der eine Theil des Schlauches sofort in contrahirtem Zustande entstünde, während der andere durch längere Zeit stark geweitet würde. Uebrigens lohnt es sich nicht weiter, auf diese Eventualität einzugehen; denn der Nachweis ist ja leicht zu führen, dass das, was Iwanzoff den inneren Schlauch nennt, gar nichts mit der Schlauchwandung zu thun hat.

Das Auswachsen des Schlauches ist bei allen Cnidenarten ein gleichartiges und scheint in allen Stadien im gleichen Tempo vor sich zu gehen, wenigstens trifft man (trotz Murbach's entgegenstehender Ansicht) Stadien aller Art etwa gleich häufig. Das Basal-

stück setzt sich scharf von der Kapsel ab, in deren Krümmungsebene (Sagittalebene) es sich übrigens hält, bewahrt eine gleichmässige Stärke, und erst an seinem Ende verdünnt es sich rasch zum Faden, der nun seinerseits, gleichfalls unter Bewahrung des zuerst angenommenen Durchmessers, die eingeschlagene Richtung fortsetzt, sich dabei seitlich an der Kapsel vorbeischiebt und in einer Spirale aufrollt. Man kann sagen, dass Kapsel, Basalstück und Faden eine fortlaufende Spirale bilden, derart, dass Kapsel und Basalstück die äusserste Windung, der Faden die inneren Windungen, von denen wieder die äusseren die älteren sind, bildet.

Durch das Dickenwachsthum der Kapsel erleidet dies Schema eine leichte Abänderung. Denn da die Hauptmasse des Protoplamas der concaven Seite der Kapsel angelagert ist — was um so deutlicher hervortritt, je mehr die Kapsel anschwillt —, der Schlauch aber diesem Protoplasmarest sich einfügt, so verschiebt sich die Ebene, in der die Schlauchspirale liegt, zumeist — bei den säbelförmigen Cniden nicht immer — aus der Sagittalebene in die Frontalebene. Eine weitere Abänderung veranlasst der Raummangel, indem sich die Schlauchwindungen leicht übereinander verschieben in derselben Weise, in der sich die eine Hälfte der Schlauchspirale in toto über die anschwellende Kapsel verschoben hat. Ferner gibt es noch andere Unregelmässigkeiten, wie Verschlingungen, zickzackartige Krümmungen (Fig. 99, 113), die aber das geschilderte Anordnungsschema nicht verwischen. Nur bei sehr langgestreckten Cniden (z. B. bei Anthozoen), besonders wenn der Schlauch kurz ist, dürfte es öfters überhaupt nicht zur Bildung einer Spirale kommen, da dann dem Schlauche Raum zu unregelmässiger Verschiebung gegeben ist (siehe unten). Niemals aber liegt der Schlauch — und das dürfte vielleicht für alle Cnidarier gelten — rein in der Transversalebene aufgerollt, in Windungen die Kapsel umschlingend (nur das Vorderende erweist sich gelegentlich [birnförmige Cniden] von den ältesten Windungen umzogen); eine Thatsache, die sich übrigens aus den weiter unten mitzutheilenden Beobachtungen über die Fixation des Wachsthumspoles von selbst ergibt.

Versuchen wir nun, den Wachsthumsvorgang des Schlauches genauer zu analysiren. Das proximale Ende (Ansatzpunkt) ist am Wachsthumspole der Kapsel fixirt, das distale Ende, wo die Neubildung sich vollzieht, zeigt gleichfalls immer ungefähr dieselbe Lage, zur Seite der Kapsel im Centrum der geschilderten Spirale. Jede entstehende Windung ist ihm zunächst benachbart, bis neue sich ein-

schieben und die älteren nach auswärts verdrängen. Wie haben wir uns nun diese gewiss bedeutungsvollen Vorgänge im einzelnen vorzustellen?

Zwei Ansichten liessen sich a priori hinsichtlich der Schlauchbildung aufstellen. Entweder es wächst der Wachsthumspol unter steter Verschiebung immer tiefer ins Protoplasma ein, dies dabei aufzehrend; oder aber der Pol ist fixirt und das Protoplasma strömt zu ihm hin, während der neugebildete Schlauch sich gewissermassen zwangsweise, der eigenen Elasticität gehorchend, peripheriewärts verschiebt und spiral um den Bildungspunkt herumlegt. Erstere Ansicht finden wir bei Murbach geäussert (pag. 239), sie erscheint auch auf den ersten Blick hin sehr naheliegend, da sie den Verbrauch des Protoplasmas leicht verständlich macht. Es wird immer mehr Plasma verbraucht, folglich muss sich das distale Schlauchende vorwärts schieben. Indessen hätte schon die von Murbach so lebhaft vertretene Annahme, dass das Schlauchende dem Kerne dauernd eng benachbart sei, auf den zweiten Bildungsmodus hinweisen müssen; ausserdem die meist so regelmässige spirale Anordnung der Windungen, die bei ersterem Bildungsmodus geradezu unverständlich bleibt. Ist der Wachsthumspol in der Zelle im grossen Ganzen fixirt und der Schlauch von einiger Elasticität, so muss er sich bei der gegebenen engen Benachbarung der beiden Endpunkte in Spiralen legen. Die Anordnung erklärt sich also aus der Fixation des Bildungspoles am Kerne sehr leicht; wie verträgt sich aber der Bildungsvorgang selbst mit der Fixation?

Auch diese Frage würde sich bei Annahme, dass der Wachsthumspol an den Kern gebunden ist, unschwer beantworten lassen. Denn der Kern gilt ja als Centrum der Wachsthumsvorgänge in der Zelle (Murbach 94, siehe oben), Neuzufuhr von Bildungsmaterial kann also hier nicht ausbleiben. Indessen ist diese Lagebeziehung des Wachsthumspoles zum Kerne nichts als eine Fabel. In Wahrheit ist mir auch nicht ein Fall zu Gesicht gekommen, wo der Kern im Centrum der Schlauchspirale gelegen hätte, vielmehr fand ich ihn bei *Forskalia*, *Agalmopsis* und *Physophora* stets seitwärts von der Spirale, den äusseren Windungen und der concaven Kapselseite benachbart. Die Schlauchspirale legt sich bei Betrachtung der Sagittalfläche über ihn, derart, dass ihr Mittelpunkt auf die Kapsel und centralwärts vom Kerne zu liegen kommt. Dass man sich über diese Lagebeziehungen so lange täuschen konnte — denn auch Iwanzoff vertritt die Murbach'sche Anschauung und sagt pag. 347 nur, dass sich die Windungen „nicht immer um den Kern legen“ —,

erklärt sich aber sehr leicht daraus, dass auch, wie bereits oben bemerkt, die Umgebung des Wachsthumspunktes durch besondere Structur und einige Affinität zu Farbstoffen sich aus dem übrigen Protoplasma, wenn auch nicht so auffallend als der Kern, abhebt.

Methylenblaufärbung ist in dieser Hinsicht günstig, da sich die Bildungszone als heller Fleck vom dunkel gefärbten Protoplasma sondert. Bei Carminfärbung ist im Gegensatz dazu die Bildungszone rosa tingirt, hebt sich also ähnlich wie der Kern vom hellen Plasma ab. Da ausserdem die Schlauchwindungen und die oft starren — weil durch Reagentienwirkung verdichteten — glänzenden Protoplasmaleisten dazwischen den Kern verdecken, so ist hiedurch der Fehler der früheren Beobachter leicht erklärt. Auch am lebenden Object markirt sich die Bildungszone deutlich und oft ist auch das in der Regel dickere Schlauchende so stark keulig geschwollen, dass es einen Kernkörper vortäuschen kann. Essigsäurezusatz zeigt aber rasch den Irrthum, da dadurch der Kern mit seiner charakteristischen körnigen Structur deutlich wird.

Da nun aber trotz dieser Unabhängigkeit in der Lage zum Kern der Wachsthumspol doch seine Position beim Heranwachsen des Schlauches nicht wesentlich verändert, so muss das an einer specifischen Beschaffenheit des dort befindlichen Plasmas liegen, wie sich übrigens ja auch aus den mitgetheilten Beobachtungen von selbst ergibt. Ich muss, um diesen Punkt erörtern zu können, zunächst meine Auffassung vom Bau der Zelle, die ich 1891 zuerst publicirte und dann 1892 weiter ausspann, kurz recapituliren. Zwar hat Bütschli mich 1892 anscheinend so gründlich abgefertigt, dass niemand seitdem mehr auf meine Ansichten zurückgekommen ist; ich selbst wurde aber durch die Bütschli'schen Einwände nicht im geringsten überzeugt, vielmehr durch meine späteren Arbeiten nur mehr in den alten Anschauungen bestärkt. Ich finde in der Zelle, gleich Flemming, Altmann u. a., eine hochcomplicirte organische Structur, gegeben durch die Anwesenheit unzähliger verschiedenartiger Lebenseinheiten, von denen die eine Art (oder mehrere) ein solides Gerüstwerk baut, während die anderen in den Maschen sich vertheilen. Wenn ich von Maschen rede, so meine ich nur das optische Bild, in Wirklichkeit scheint mir das Gerüst primär aus losen Fäden zu bestehen, die nur secundär sich zu Alveolen- oder anderen Wandungen durch Verklebung verbinden. Solch ein Verbindungsproduct ist, wie wir weiter unten sehen werden, die Propria der Cnide. Da solcher Anschauung gemäss das Gerüst bei Bildung des Schlauches verbraucht wird, so kann demnach die Fixation des Wachsthumspoles

einzig und allein durch die Ausbildung des Schlauchsecretes bedingt sein. Und in der That, wenn wir uns die Secretbildung vorzustellen suchen, bleibt keine andere Annahme übrig, als dass ein localisirter Herd von bestimmt differenzirten Granula vorhanden ist, der unter regster Vermehrung das Nesselsecret liefert. Diese Anschauung, die wir bereits für die Bildung der Kapsel vertreten haben, wird unter 6. einige Stützen erhalten.

c) Wachsthumsabschluss: Recapituliren wir zunächst die unter 3. gemachten Befunde. Kapsel und Schlauch erscheinen als völlig einheitliches Gebilde der Form nach (der Structur nach nicht so ganz), trotzdem sie von zwei Bildungspunkten des Protoplasmas aus entstehen. Während für den Schlauch mit Sicherheit eine Fixation des Wachsthumspoles festgestellt werden kann, ist sie für die Kapsel eigentlich nur aus den Erfahrungen am Schlauche abzuleiten — ich komme daher auch erst jetzt darauf zu sprechen —, denn man müsste eine lebende Bildungszelle durch lange Zeit hindurch beobachten, um feststellen zu können, ob sich der vordere oder hintere Pol im Protoplasma verschiebt. Dass eine Verschiebung statt hat und das Kapselwachsthum nicht etwa blos mit dem Zellwachsthum congruirt, ergibt sich von selbst aus der starken Kapselkrümmung.

Je länger der Schlauch auswächst und die Spirale also an Zahl der Windungen gewinnt, desto mehr verdickt sich die Kapsel, jedoch unter gleichfalls fortschreitendem Längenwachsthum, und erscheint bei Abschluss des Wachsthums fast gestreckt. Die Anzahl der Schlauchwindungen ist ausser von mir (1894) für *Forskalia ophiura* (nicht *contorta*), bis jetzt immer zu gering (6) angegeben worden. Ich konnte auch diesmal wieder bei *Agalmopsis* und *Physophora* 9 Windungen (oder $9^1/_2$) als das Maximum ermitteln, und zwar gilt das nicht allein für die grossen accessorischen Cniden, sondern auch für die birnförmigen. Ja letztere schienen mir sogar 10 Windungen aufzuweisen. Diese ältesten Wachsthumsstadien sind nicht allzuhäufig zu beobachten und niemals konnte ich an einer Cnide mit Sicherheit den genauen Abschluss des Wachsthums feststellen. Es erklärt sich das aber aus dem einfachen Grunde, dass der Entscheid, ob eben erst der Abschluss des Wachsthums erzielt wurde oder der Schlauch bereits in Einstülpung begriffen ist, gar nicht sicher gefällt werden kann. Es lässt sich nur sagen, ob der Schlauch noch nicht fertig ist — denn dann zeigt sich an seinem Ende die Bildungszone —, oder ob er fertig ist — dann fehlt die Bildungszone; aber in letzterem Falle kann bereits ein unbestimm-

bar langer Theil eingestülpt sein, den man jedoch im Aussenschlauche nicht erkennt oder nicht vom Secretstrang (siehe unten) unterscheiden kann. Diese Einstülpung vollzieht sich nun sehr rasch (siehe unten); aus alledem ergibt sich, wie wenige Chancen vorhanden sind, überhaupt den Abschluss des Cnidenwachsthums feststellen zu können.

Wie sieht also die Cnide vor der Einstülpung aus? Die Kapsel sowohl als der Schlauch sind in der Grösse vollkommen ausgewachsen. Die Kapsel ist stark abgerundet, zeigt aber noch bei den säbelförmigen Cniden den Wachsthumspol ein wenig dicker als den Fusspol.

Am Wachsthumspol hängt die Propria direct mit dem umgebenden Protoplasma zusammen, welcher Verband während der Einstülpung sich löst. Ueber die structurelle Beschaffenheit siehe unter 4., 5. und 6. Der Schlauch liegt der Kapsel eng an, eine Spirale von 9 Windungen bildend, deren äusserste zum Theil vom Basalstück (das bei allen drei Cnidenarten vorhanden ist) gebildet wird, während die innerste in das Ende ausläuft. Nennen wir die Fläche der Kapsel, nach der sie eingekrümmt war (und in geringem Masse noch ist), ihre ventrale, die entgegengesetzte die dorsale u. s. w., so liegt die Spirale in den weitaus meisten Fällen ventral und links seitwärts. Der Kern befindet sich ventral und rechts neben den äusseren Schlauchwindungen, dem Basalstücke genähert. Das Protoplasma ist nur im Bereich der Spirale noch deutlich entwickelt, indessen durch die Schlauchbildung stark reducirt, wie nach Abschluss der Einstülpung besonders hervortritt.

4. Structurentwicklung.

Erst jetzt kann an eine Analysirung der verschiedenen Elemente, welche die ganze Cnide aufbauen, gegangen werden. Eine genaue Beurtheilung der jüngsten Stadien ist nur möglich an der Hand der Erfahrungen, die eine verschiedene Behandlungsweise der älteren Stadien bietet. Und wie schwierig die Untersuchung ist und wie unzuverlässig die Resultate, besonders wenn sie sich nur auf eine Untersuchungsweise stützen, ergibt sich aus den Mittheilungen der letzten ausführlichen Arbeit von Iwanzoff, wo hinsichtlich der beiden Kapselwandungen eine vollkommen verfehlte Auffassung vertreten werden konnte. Aber auch mir blieben einige Punkte unklar, trotz Anwendung der verschiedensten Methoden, bis ich schliesslich auf eine letzte Färbungsmethode verfiel, der ich die wichtigsten Aufschlüsse verdanke (Skleratinction). Um möglichst allen Irrthümern aus dem Wege zu gehen, werde ich hier nach-

einander die durch verschiedene Reagentien gewonnenen Resultate berichten und schiesslich daraus ein Resumé ziehen, das, wie ich glaube, die Fragen erledigt.

a) Lebendes Material (L): Die Befunde am lebenden Material sind, wie schon eingangs gesagt, in gewisser Hinsicht die allerwichtigsten und ausschlaggebenden. Wir sehen zunächst, dass die Kapsel in der Zelle völlig glatte Contour besitzt und von gleichartig hellem Inhalt erfüllt scheint. Vom Schlauche können wir höchstens eine Andeutung wahrnehmen, er tritt erst schärfer hervor, wenn das Protoplasma abzusterben beginnt, was sich durch Trübung in demselben und Sichtbarwerden einer körnig-netzigen Structur bemerkbar macht. Auch der Schlauch hat die glatten Contouren und denselben hellen Inhalt wie die Kapsel. Viel besser ist er zu beobachten, wenn er, was durch vorsichtigen Druck auf das Deckgläschen leicht erreicht werden kann, aus dem Protoplasma sich loslöst und nun in gestreckterem Zustande repräsentirt. Am häufigsten erhält man das Basalstück isolirt, während der Faden im von der Kapsel abgehobenen Protoplasma versteckt bleibt. Ist er ganz befreit, so sieht man nirgends Reste vom Plasmagerüst an ihm ansitzen, ausser gelegentlich an seinem Ende (Fig. 21), das, wie erörtert, von einer Bildungszone eingerahmt ist. Macht sich auch die Kapsel frei, so zeigt auch diese sich völlig rein von Plasmaresten, selbst an dem später (siehe bei E.-Behandlung) zu besprechenden Wachsthumspole.

Die aus dem Protoplasma frei werdende Kapsel entspricht zumeist nicht dem, was sich in der Zelle als Kapsel darstellt. Ich berühre hier einen der schwierigst zu enträthselnden Punkte in der Cnidenentwicklung, dessen genaue Kenntniss von grosser Bedeutung für die Beurtheilung der Cnide überhaupt ist. Obgleich wir Cniden mit eingestülptem Schlauche bis jetzt noch nicht betrachtet haben, muss ich doch von einem Vergleiche solcher mit etwas jüngeren ausgehen. Die ersteren zeigen durchgehends, wenn in der Zelle normalerweise gelegen, eine scharfe Contour im Inneren des hellen, als Kapsel sich darstellenden Raumes, die der Aussencontour eng benachbart ist, ihr parallel verläuft und nur am Einstülpungspol (= Wachsthumspol) fehlt. Die jüngeren Cniden zeigen, wenn völlig frisch, eine solche Contour gar nicht oder nur ganz zart und in etwas geringerem Abstande von der Aussencontour. Bei absterbenden Kapseln ist sie meist erkennbar, aber durchgehends besteht der Unterschied zu den Einstülpungsstadien, dass die von beiden Contouren eingesäumte Randzone ein wenig schmäler ist und sich nicht durch stärkeren Glanz von der Innenzone abhebt wie

bei letzteren. Oft kann man die Innencontour nur gerade noch angedeutet erkennen; stets erscheint sie aber an etwa gleichalterigen Stadien in etwa der gleichen Entfernung von der Aussencontour, so dass man zu dem Schlusse sich berechtigt glaubt, dass sie immer vorhanden, wenn auch im Leben nicht sichtbar ist und erst beim Absterben hervortritt. Sie setzt sich direct in die Schlauchwandung fort, repräsentirt also die Propria der Kapsel.

Wird die Kapsel isolirt, so erweist sich die Randzone als leicht flüssig, und es bleibt nur die Innenzone im directen Zusammenhange mit dem Schlauche übrig. Zerfliesslich ist die Randzone auch noch an den Stadien nach der Einstülpung, fester wird sie erst bei den Reifestadien. Wir erkennen aus einer lückenlosen Reihe von Bildern, dass die Randzone zur Sklera wird, die an den fertigen Kapseln neben den Widerhaken und Deckel das solideste Gebilde darstellt. Die Sklera ist also bereits an den der Einstülpung vorausgehenden Stadien vorhanden — was von Murbach (94) zuerst ermittelt wurde („Secretraum"), ja sie kann auch an viel jüngeren Stadien, soweit sie im Leben eine Untersuchung gestatten, erkannt werden.

Aber nicht immer erscheint der Mangel einer Innencontour am frischen Materiale aus der Unmöglichkeit, sie erkennen zu können, erklärbar. In manchen Fällen scheint sie wirklich zu fehlen, ja selbst, wenn die Zelle abstirbt, noch zu mangeln. Dies wurde mir besonders eindringlich, als ich die Taster der von mir neu entdeckten Physophore, *Plutus cnideuporus*, mit Methylenblau intra vitam färbte und hierbei an den jungen grossen Cniden eine scharfe Contrastfärbung von Innen- und Aussenzone, wo letztere sichtbar war, fand; die mit Nesselsecret erfüllte Innenzone und der Schlauch zeigten sich dunkelblau gefärbt, die Aussenzone dagegen völlig farblos. An einzelnen Cniden aber, wo eine Innencontour nicht bemerkbar war, fehlte auch der Farbencontrast und der ganze Kapselraum war heller oder dunkler blau gefärbt, gegen aussen zu fast nicht heller werdend. Diese Bilder schienen mir nur aus einem Mangel der Skleraschicht erklärbar, da letztere, wie wir noch weiter sehen werden, Farbstoffaufnahme ganz im allgemeinen, ausser Orcein und der Weigertfärbung gegenüber, verweigert.

Ein weiterer Befund, der keinen Zweifel lässt, ist folgender. An einem Wachsthumsstadium der accessorischen Cniden von *Agalmopsis elegans*, deren Protoplasma schon im Absterben begriffen war und den Schlauch in doppelt gewundener Spirale angelegt zeigte, mangelte die Aussenzone völlig. Um des Befundes sicher zu

sein, wollte ich Essigsäure zusetzen, die die Propria stets deutlich macht; aber während ich noch beobachtete, barst die Kapsel und das Secret strömte aus. Hiebei zeigte sich nun der Mangel der Aussenzone noch bestimmter, da die nun deutlicher sich markirende Propria unmittelbar der Protoplasmahülle anlag; erst nach dem Bersten trat eine Schrumpfung ein.

Vorgreifend ist es erwünscht, diese Befunde am lebenden Materiale mit denen am conservirten zu vergleichen. Letzteres zeigt stets die Cnide bestehend aus Skleraschicht und Cnidarium. Wo ist aber die Skleraschicht, wenn sie am lebenden Materiale in der Umgebung des Cnidariums fehlt? Im Protoplasma war an solchen Zellen nichts Auffallendes zu erkennen; auch werden wir später sehen, dass die specifische Sklerafärbung nie ein Auftreten der Skleraschicht im Plasma zu Seiten des Cnidariums vorbereitet zeigt. Dagegen sprechen die späteren Befunde für eine Anlage innerhalb des Cnidariums, und dasselbe müssen wir auch von den Befunden an den lebenden Cnidoblasten sagen. Die Kapsel ohne Aussenzone ist bei normaler Lagerung in der Zelle nicht kleiner als eine gleichalterige, an der eine Aussenzone unterscheidbar ist. Diese Beurtheilung beruht natürlich nur auf Schätzung, aber die Dicke der Skleraschicht ist beträchtlich genug, um nach Prüfung zahlloser Kapseln einen derartigen Ausspruch riskiren zu können. Die Skleraschicht ist also durch die Propria hindurch nach aussen vorgetreten. Wir constatiren im Cnidoblasten einen interessanten Vorgang: die Abgabe eines Theiles des Cnidariuminhaltes nach aussen, unter dem Einflusse des Protoplasmas, der indessen gelegentlich erst verspätet sich geltend macht.

Es liegt nahe, an eine Wasserentziehung aus dem Cnidarium, zu denken, wofür die Leichtflüssigkeit der austretenden Substanz ihr färberisches Verhalten (Plasmafarbstoffen gegenüber) und die Vorgänge bei der Einstülpung und Cnidenreife (siehe unter II.), ferner das Verhalten des Cnidariums bei Essigsäurebehandlung sprechen. Doch ist der Vorgang dadurch complicirt, dass mit dem Wasser zugleich eine die Sklera charakterisirende Substanz austritt, die im Cnidarium — wie später mitzutheilende färberische Befunde zeigen — dem Wasser innig verbunden ist, dagegen unter dem directen Einflusse des Protoplasmas Wasser — wenn auch nur zum Theil — an dieses abgibt und dabei intensivere Affinität zum Orcein und Weigertfarbstoff gewinnt. Somit stelle ich mir den ganzen Vorgang folgendermassen vor. Im Cnidarium befindet sich eine stark wässerige Substanz, die, lebhaft vom Protoplasma

angezogen, nach aussen vortritt, hier eine theilweise Spaltung unter dem directen Einflusse des Plasmas erfährt, so dass ein Theil des Wassergehaltes in letzteres übergeht, der andere an die Sklerasubstanz gebunden und sammt dieser als Skleraschicht aufs innigste der Propria aussen angelagert verbleibt. — Ob diese Deutung das Richtige trifft, wird der Leser nach völliger Lectüre dieses und des folgenden Capitels (Einstülpung und Reife) besser beurtheilen können.

Die Propria ist so zart, dass es an isolirten Cnidarien rasch zu Zerreissungen kommt, die das Secret völlig austreten lassen und die Propria in Fetzen fortführen, die sich jeder Beobachtung entziehen. Auch der Schlauch zerplatzt, wenn auch meist nicht so leicht, da seine viel geringere Inhaltsmenge einen weit minderen Druck auf die Propria ausübt, und so kommt es, dass absterbende Zellen, wenn man sie nicht fixirt, vollständig zerfliessen und unsichtbar werden. Die Resultate der Fixirungen werden wir nun in den folgenden Abschnitten besprechen.

b) Behandlung mit Essigsäure (E.): Der Zusatz von Essigsäure zu den lebenden Nesselzellen verursacht meist starke Deformation, ja oft völlige Zerstörung der Cniden. Die Skleraschicht wird als solche unsichtbar, ferner wird dem Cnidarium unter grosser Heftigkeit die in ihm enthaltene wässerige Skleraanlage entzogen, wobei die Propria stark einschrumpft und oft zerplatzt. Der grösste Werth der E.-Behandlung liegt nun in der Deutlichmachung der Structur der Propria.

Früher (92) habe ich sehr starke Essigsäure (50%) verwendet, diesmal gebrauchte ich solche von 1—5%, indem ich einen Tropfen unter dem Deckglase zusetzte. Saugt man das Reagens schnell durch, so wird allzustarke Deformation vermieden und man erhält von manchen Einzelheiten so scharfe Bilder wie sonst auf keine andere Weise. Es macht sich bei dieser Behandlung nur die fixirende Kraft der Essigsäure bemerkbar; zu einer Lösung kommt es infolge der geringen Reagenzmenge nicht. Hätte Iwanzoff (97) die von ihm verurtheilte Essigsäure neben der Osmiumsäure angewendet, so wäre er nie auf die Idee gekommen, dass die Schlauchwand mit der äusseren Kapselwand im Zusammenhang stehe.

Die Wachsthumsstadien der grossen Cniden verändern bei reichlichem Zusatz von Essigsäure rasch ihre Form, werden länger und dünner, und schliesslich scheint die zart bleibende Wandung, wenn sie nicht reisst, zu collabiren. Die anschwellende ganz ver-

flüssigte Skleraschicht und die aus dem Cnidarium austretende Substanz dehnen zuerst den Raum zwischen Protoplasma und Propria stark, dann platzt die Plasmaschale, meist am Fusspole der Cnide, und der Inhalt strömt nach aussen. Hierbei ist vom Nesselsecret, das im Cnidarium liegt (siehe unter *d*) nichts in der ausfliessenden Masse zu erkennen; es dürfte demnach in ähnlicher Weise wie die Skleraschicht durch die Essigsäure verquellen und seine färberischen Eigenschaften völlig verlieren.

Zusatz von Essigsäure macht die Gerüststructur des Protoplasmas deutlich, so wie sie in Fig. 107 dargestellt ist. Während das Plasma im allgemeinen gleichmässig maschig erscheint, sind die Streifen zwischen den Schlauchwindungen dichter und glänzend; die letzteren erscheinen als helle Streifen, an denen eine eigene Wandung nicht erkennbar ist. Ebenso ist die Kapselpropria meist nur zart, wie am absterbenden Materiale, wahrzunehmen, gelegentlich tritt aber eine Structur in ihr recht deutlich hervor, derart, wie Fig. 106, 107, 130 sie darstellen. Wir sehen ein sehr zartes Maschenwerk, das auch am Schlauche (Fig. 106), wenn auch etwas weniger deutlich, weiter zu verfolgen ist. Von Verwechslung mit etwaigen Gerinnungsproducten des Secretes kann keine Rede sein, da in Fig. 107 der Austritt des völlig flüssigen Cnideninhaltes leicht genug zu beobachten war. Die Structur der Propria erinnert lebhaft an die des Protoplasmas selbst.

Wenn wir nun finden, dass die Propria direct mit dem Plasma zusammenhängt, so wäre, dünkt mich, ihre Ableitung vom Plasmagerüst so gut wie erwiesen. Der Zusammenhang ist an vorsichtig hergestellten Präparaten äusserst leicht zu beobachten. Denn trotzdem, dass sich das Cnidarium stark vom Plasma abhebt, bewahrt es doch am Wachsthumspole so innige Verbindung, dass es hier das Plasma nach sich zieht und die Zelle demnach trichterartig eingesenkt erscheint. Wird der Zug stärker, so löst sich allerdings der Pol ab, wie wenig rasch dies aber sich ergibt, lehren Fig. 106 und 130, wo der distale Theil des Cnidariums schlauchartig verdünnt ist (in Fig. 130 ist auch das Basalstück des Schlauches frei zu sehen). Der Pol selbst charakterisirt sich als ringartiger Wulst (Fig. 130) von echter Plasmastructur, somit die Beziehungen der Propria zum Plasma deutlich documentirend.

Wie das distale Ende des Cnidariums sich bei E.-Behandlung stark verdünnen kann, so auch das proximale. Oft zieht sich basal das Cnidarium in eine feine Spitze aus, so dass anscheinend auch hier ein Zusammenhang mit dem Plasma gegeben ist. Die Erschei-

nung erklärt sich aber daraus, dass hier, wo auch die Protoplasmahülle am dünnsten, daher am nachgiebigsten ist, am meisten Secret durch die Propria austritt und diese daher am stärksten geschrumpft ist.

Noch eine andere Erscheinung ist für die Essigsäurepräparate charakteristisch. In Fig. 104—106 sehen wir aus dem Schlauche ins Cnidarium hinein einen eigenthümlichen Zapfen vorgeschoben, den ich anfangs für die ersten eingestülpten Schlauchwindungen hielt. Indessen ist dieser Zapfen in fast allen grösseren Wachsthumsstadien, und zwar immer von ungefähr gleicher Grösse wahrzunehmen; ausserdem besteht er gelegentlich aus zwei oder mehreren Stücken, so dass er also unmöglich auf den sich einstülpenden Schlauch bezogen werden kann. Er stellt jedenfalls nichts anderes als durch Schrumpfung der Schlauchpropria vorgedrängtes Schlauchsecret dar, das sich, dieser Auffassung entsprechend, von grösserer Dichte als das der Kapsel erweisen würde. Wir sehen auch, z. B. an Fig. 146 (O-Behandlung), dass das Secret des Schlauches etwas abweichend von dem der Kapsel beschaffen ist.

c) Behandlung mit Kaliumbichromat-Essigsäure, Osmium-Essigsäure, Flemming'scher Flüssigkeit (pro parte): Alle Fixirungsgemische, in denen Essigsäure enthalten ist, rufen wie letztere Quellungs- und Schrumpfungserscheinungen hervor, die jedoch durch die anderen Constituentien verschieden stark gemildert werden. Am engsten schliesst sich die Osmium-Essigsäure, das vorzügliche von den Gebr. Hertwig eingeführte Macerationsgemisch, in der Wirkung an die reine Essigsäure an. So finden wir am Basalwulst der *Physophora*polypen die Propria aller Kapseln zu einer krümeligen, formlosen Masse von typisch protoplasmatischer Structur geschrumpft, die von echten Protoplasmapartien nur durch ihre Gleichmässigkeit, meist aber, ungünstiger Lage wegen, gar nicht zu unterscheiden ist. Der Zusammenhang am Wachsthumspole mit dem Protoplasma ist fast durchgehends gelöst. Das vollständig ausgetretene Nesselsecret ist nur für die grossen älteren Wachsthumsstadien nachweisbar. Es bildet grosse, oft höchst bizarr begrenzte, sehr durchsichtige Fladen, in denen oft wechselnd umfangreiche, tropfenartige, von einem hellen Hofe begrenzte Verdichtungen, die auch isolirt umher liegen können, zu beobachten sind. Diese Erhaltung des Secrets ist eine Folge der Osmiumbeimischung zur Essigsäure. Da ihm das Basalstück des Schlauches mit seinen Widerhaken einlagert, so muss es unter Berstung der Propria ausgeflossen sein. Durch Skleratinction

wird es nur zart gefärbt, wobei aber die eingelagerten oder vorgequollenen Verdichtungen etwas deutlicher werden. Von der Skleraschicht selbst ist auch durch Skleratinction nicht die Spur wahrzunehmen.

Viel weniger stark äussert sich die Wirkung der Essigsäure bei Anwendung des Kaliumbichromat-Essigsäuregemisches. Die Cnidarien (von *Forskalia ophiura*) sind zwar auch meist geschrumpft, aber von gleichmässigen Umrissen und enthalten stets noch Secret, während die ausgetretene Skleraanlage sich jedem Nachweise — auch bei Anwendung der Skleratinction — entzieht. Je jünger die Cnide, um so deutlicher geschrumpft ist das Cnidarium (siehe z. B. Fig. 150). Die Propria erscheint daher bald glatt, bald quergerunzelt; das innen gebliebene Secret entweder homogen oder körnig. Stets und oft recht grob körnig ist es nur bei den Einstülpungsstadien, doch sieht man ältere Wachsthumsstadien öfters auch gekörnt. Die Cnidarien liegen meist frei umher zwischen den Zellen als Stifte, Schrauben, Stränge oder Säcke von mannigfaltiger, aber nicht übermässig unregelmässiger Form; der Einfluss der Essigsäure war somit zwar ein gewaltsamer, der die Protoplasmaschale sprengte und den Wachsthumspol ablöste, doch gehört ein Zerreissen des Cnidariums selbst zu den Seltenheiten. Dreistündige Färbung mit unverdünntem Weigert'schem Färbemittel bleibt für die Deutlichmachung der Skleraanlage ohne Erfolg. Selbst die Reifestadien, die sich auf den Nesselknöpfen befinden, zeigen die mehr oder weniger intensiv, aber meist nur gering sich färbenden Cnidarien, die im Wabenwerke des Nesselbandes bereits regelmässig eingeordnet sind, vom Protoplasma nur durch einen weiten hellen Zwischenraum getrennt. Erst die erhärtete Sklera nimmt den Farbstoff, dann allerdings um so lebhafter — noch lebhafter als das nun stark chromophile Cnidarium — auf.

Die Einwirkung der Flemming'schen Flüssigkeit kann eine sehr verschiedenartige sein. Sie schliesst sich entweder der mit Osmiumessigsäure erzielten an, oder aber stimmt vollkommen mit der der reinen Osmiumsäure überein. Alle derartigen Fälle werden daher unter *d* zur Sprache kommen. Die schrumpfenmachende Wirkung ergibt sich aus Figuren 46—48, 75. Sie ist nie so bedeutend wie bei Verwendung des Hertwig'schen Gemisches, insofern als nie sämmtliches Secret aus dem Cnidarium austritt; doch ist dessen Form stärker verändert, als Kaliumbichromatessigsäure es bewirkt. Die Cnidarien gleichen Schrauben, Spindeln oder bald plumpen, bald vorn oder hinten zugespitzten

Säcken — besonders bei den grossen Cniden —, deren Wand meist in eigenthümlicher Weise, honigwabenartig, ausgetieft (Fig. 74) ist. Bald sind diese oft sehr regelmässig querreifenartig geordneten Austiefungen vorn, bald hinten am Cnidarium stärker entwickelt. Zugleich erscheint dann auch im Innern des Secretes eine schaumige Structur, die bald nur das Centrum einnimmt, bald fast das ganze Cnidarium durchsetzt. Wir haben hier eine Verdichtung des Secretes vor uns, die auf Conto der Osmium- und Chromsäure zu schreiben ist. Auch die aus dem Cnidarium ausgetretene Substanz ist derselben unterlegen. Sie füllt den weiten Raum zwischen Cnidarium und Protoplasmahülle völlig aus und zeigt bei Zerstörung der letzteren unregelmässige Formen und glashelles Aussehen mit verschieden stark durch die Osmiumsäure gebräunten Schichten.

Das Cnidarium ist, je stärker geschrumpft, um so dunkler gebräunt durch die Osmiumsäure, was jedenfalls in entsprechender Verdichtung des Secrets seine Ursache findet. WEIGERT'sche Färbeflüssigkeit wird von ihm stark aufgenommen (die Präparate wurden über 12 Stunden gefärbt), so dass es ganz dunkel erscheint; auch der umgebende Secretmantel wird, wenn auch viel lichter, gefärbt. Er zeigt sich dann violett in verschiedenen Intensitätsnuancen, meist am hellsten in unmittelbarer Nähe des Cnidariums, dann folgt eine dunkle Zone und aussen wieder ein hellerer Saum. Eine selbständige Skleraschicht ist nicht nachweisbar, nur ganz selten zeigt sich ein dunkler Rand am Plasma anliegend, der aber ohne scharfe Grenze gegen das Cnidarium zu sich verliert.

d) Behandlung mit Osmiumsäure (O.): Die sich bei Behandlung mit reiner 1%iger Osmiumsäure ergebenden Bilder (sie beziehen sich auf *Physophora*) sind so grundverschieden von den bis jetzt beschriebenen, dass, wer sich allein auf sie stützt — wie IWANZOFF (97) — sehr wohl in Irrthümer verfallen kann. Der wesentliche Unterschied zur Essigsäure liegt in der Osmiumwirkung auf das Secret. Die Propria wird nicht beeinflusst; sie ist aber schwer nachweisbar, da die Skleraschicht sich dem Cnidariuminhalte, wenigstens an den jungen Wachsthumsstadien, ihrem optischen Verhalten nach sehr ähnlich erweist. Nur an Schnitten wird sie durch die hier stärkere Contrastwirkung von Skleraschicht und Cnidariuminhalt besser angedeutet. Wie schon bemerkt, macht sich an vielen mit FLEMMING behandelten Cniden die Wirkung der Osmiumsäure so stark bemerkbar, dass sie von den mit reiner Osmiumsäure behandelten nicht zu unterscheiden sind. Es wird daher

nur im Figurenverzeichniss bei den hier zur Besprechung kommenden Beispielen die Fixirungsmethode speciell angegeben werden.

Zur Untersuchung der Form der Wachsthumsstadien eignet sich das Osmiummaterial unter allen anderen am besten. Zwar lassen sich die Zellen nicht so leicht isoliren wie bei Anwendung von Essigsäuregemischen oder Formol, doch tritt keine Schrumpfung ein und in dem kräftig sich tingirenden Plasma (Plasmafärbung) hebt sich die hellere Kapsel nebst dem Schlauche scharf ab. Auch im Kapselraume wird der Farbstoff absorbirt, indessen tritt durch die Färbung hier kaum deutlicher hervor, was auch ohne solche durch Osmiumschwärzung bei Untersuchung der Zellen in Wasser (Glycerin hellt zu stark auf) angedeutet ist. Ich kann daher die von Iwanzoff behauptete enorm differenzirende Wirkung des Methyl- und Gentianavioletts auf den Cnidariuminhalt nicht anerkennen: alle Plasmafarbstoffe sind nur wegen der Contrastwirkung des Plasmas zur Cnide für die Untersuchung erwünscht.

Die bei Nichtanwendung der Skleratinction sicher diagnosticirbaren jüngsten Cnidenstadien zeigen in einem hellen scharf umrandeten Hofe einen matteren Kern (Fig. 34, 35), der, je grösser die Cnide wird, entsprechend heranwächst und bald von dem schmal bleibenden hellen Saume kaum durch etwas stärkere Lichtabsorption sich unterscheidet (Fig. 40 u. a.). Alle Wachsthumsstadien der jüngeren Periode haben diese Eigenthümlichkeit, so dass an ihnen Skleraschicht und Cnidarieninhalt schwer auseinanderzuhalten sind. Wie das Plasma und der hauptsächlich durch seinen Nucleolus sich markirende Kern sich fast homogen erweisen, so auch die vom Plasma stammende Propria; sie ist überhaupt als selbständige Membran an allen Entwicklungsstadien so wenig charakterisirt, dass es kein Wunder ist, wenn Iwanzoff, der mit Vorliebe mit Osmiumsäure arbeitete, sie ganz übersehen hat.

Iwanzoff lässt die äussere Kapselwandung in die Wandung des Schlauches übergehen, findet aber die innere Wandung der Kapsel von der gleichen Beschaffenheit wie wir die äussere. Seine innere Wand entspricht völlig der Sklera, demnach ist seine äussere Wand etwas uns völlig Unbekanntes, während er hinwiederum unsere Propria gar nicht kennt. Dass Iwanzoff in solchen Irrthum verfallen konnte, ist schwer zu begreifen. Er beschreibt auf pag. 329 jüngste Entwicklungsstadien, die er mit Vacuolen vergleicht; dann heisst es: „bald nimmt ihre Wand den Charakter einer deutlichen Membran an“. Somit erscheint ihm die an die Cnide meist als glänzende Contour scharf angrenzende innerste Protoplasmalage als

äussere Kapselmembran; ein Versehen, das zu begreifen wäre. Wie stellt sich aber der Fall an isolirten Cniden? Hat IWANZOFF solche, obgleich er Taf. 6, Fig. 67 eine darstellt, nie gesehen? Möglich wäre das wohl, da die „Osmium-Cniden" nicht so leicht aus der Zelle herausfallen; aber wir können schon aus dieser Rechtfertigung schliessen, wie einseitig die Arbeitsmethode IWANZOFF's und wie wenig er zu folgendem Ausspruche berechtigt war: „Auf diese Weise zeigt die Entwicklungsgeschichte der Nematocysten, dass das Verhältniss der Schichten der Kapsel ein geradezu umgekehrtes gegen das ist, wie es bisher beschrieben wurde." Doch jeder weitere Commentar zu diesen Resultaten ist wohl überflüssig.

Dagegen verdanken wir IWANZOFF eine andere Beobachtung, die, wenn er sie auch gänzlich falsch beurtheilte, doch für das Verständniss der Cnidenentwicklung von grösster Bedeutung ist. Bevor es nämlich zur Anlage des Schlauches kommt, erkennt man in der Medianlinie des Cnidariums einen dunklen Strang von bald gestreckter, bald schraubig gewundener Form, der am Wachsthumspunkte festhaftet. Je jünger das Stadium, um so deutlicher erweist er sich auf die vordere Kapselregion beschränkt (Fig. 41, 62); bei den grossen Cniden reicht er dagegen bald (Fig. 137, 138) bis zum Fusspole, gelegentlich ist er hier sogar am deutlichsten und gegen das Vorderende zu wie abgerissen endend (nur bei FLEMMING beobachtet. Fig. 49). Ausser bei den sonderbaren kleinsten Cniden ist er bei allen anderen Cnidenarten während einer gewissen Wachsthumsperiode wahrnehmbar. An sich abrundenden grossen Wachsthumsstadien ist dagegen in dem nun allgemein dunkler nuancirten Secrete keinerlei strangartige Einlagerung mehr erkennbar.

Dieser Strang findet sich auch im sich ausbildenden Schlauche, an dessen Fusspunkte er in das Cnidarium eintritt (Fig. 44 z. B.), ohne irgend welche Verdickung, ohne Zusammenhang mit der Propria. Er ergibt sich somit als eine zunächst vom Wachsthumspunkte der Kapsel, dann des Schlauches ableitbare Bildung, die das Wachsthum der Cnide an Intensität übertrifft, daher die Länge der Kapsel bald erreicht, ja — wie ihre schraubige Aufrollung zeigt — überschreitet. Ihr proximales Ende ist meist kolbig verdickt, an den jüngsten Stadien der kleinen Cniden erscheint es in mehrere (bis 5) Brocken aufgelöst, wie Fig. 61, 63 darstellen. Im einzelnen ist nun zu diesem Strange noch Folgendes zu bemerken.

Im Schlauche, also in der Nähe seines Bildungspunktes, ist der Strang von plasmatischer, d. h. dichter, undeutlich körniger Beschaffenheit. Man darf daher sagen, dass am Bildungspunkte des

Schlauches ein plasmatischer Strang in den Schlauch einwächst. In der Kapsel erscheint er im ganzen homogener, nur bei den kleinen Cniden zunächst in mehrere dichte Brocken aufgelöst. Je stärker er heranwächst, desto gleichartiger ist er in seinem Verlaufe in der Kapsel, bildet ein einheitliches Ganzes, das sich mehr oder weniger spiralig aufwindet, nach und nach den Fusspol erreicht und sich hier an die Propria anlegt. Nun wächst er in die Dicke, bis er das Cnidarium fast ganz (Fig. 145), schliesslich ganz erfüllt, wobei er eine gleichartige, körnige Beschaffenheit annimmt. Im Schlauche variirt sein Aussehen mehr. Im Basalstücke verdünnt er sich — von der Kapsel aus gerechnet — stark und füllt das Lumen (Fig. 144. 146) nicht mehr aus. Dabei erscheint er von dichter Beschaffenheit, die manchmal aber im Faden einer sehr grobkörnigen Platz macht, derart, dass wir auf eine lange Strecke hin eine dicht gestellte Reihe dunkler Ballen (Fig. 148) verfolgen können, die das Fadenlumen nirgends ganz ausfüllen. Gegen den Bildungspunkt zu nimmt er das bereits erwähnte plasmatische Aussehen an, indessen sind in dem hier festeren Strange die später isolirten Ballen bereits vorgebildet (Fig. 147). An Schnitten sehen wir ihn im Cnidarium, je älter, um so dicker, bis er — was schon an gekrümmten Stadien der Fall ist — das Cnidarium erfüllt, während in dessen Medianlinie keinerlei Verdichtung zu beobachten ist.

Als was haben wir nun diesen Strang, der — vorgreifend sei es bemerkt — auch am Formol- und Sublimatmateriale in der jungen Cnide nachweisbar ist, aufzufassen? Meiner Ansicht nach kann nicht der geringste Zweifel bestehen, dass es sich um die Anlage des Nesselsecretes handelt, die am Wachsthumspunkte zunächst der Kapsel, dann des Schlauches — der zu Beginn des Schlauchbildung mit dem Wachsthumspole der Kapsel zusammenfällt — als plasmatischer Strang vom Protoplasma gebildet wird und nach und nach die ganze Cnide ausfüllt. Nach Iwanzoff soll aber dieser Strang den eingestülpten Schlauch darstellen, der demnach zunächst ins Kapselinnere einwüchse, bevor sein Wachsthum für eine Zeitlang sich auch nach aussen wendete. Iwanzoff verfolgte diesen „inneren Schlauch“ im „äusseren“ von einem Endpunkte zum anderen, ebenso wie ich den Secretstrang verfolgen kann. Gleichfalls stimmen wir in der Beobachtung stark schraubig gewundenen Verlaufes des in Frage stehenden Gebildes überein, doch fand ich eine so starke Aufwindung des Stranges, wie sie Iwanzoff für *Forskalia*

ophiura (nicht *contorta*) in Fig. 76—79 auf Taf. VI darstellt, nur selten und nur in jüngeren Stadien. Indessen variiren die Cnidenarten in Hinsicht auf Form des Secretstranges bedeutend; aus solchen Arteigenthümlichkeiten dürften sich wohl auch die dunklen Linien am sogenannten eingestülpten Fadenknäuel erklären, die Iwanzoff für *Carmarina hastata* abbildet und die allerdings Fadenwindungen sehr ähneln. Entschieden unrichtig sind dagegen die Bilder von den jungen Stadien der *Physophora* (bei Iwanzoff, Taf. VI, Fig. 85 und 86), da der Secretstrang viel stärker gewunden verläuft (siehe meine Fig. 136—138).

Die Deutung der beschriebenen Secretanlage als eingestülpter Schlauch ist — ausser aus dem Vergleich mit dem wirklichen eingestülpten Schlauche (siehe unter II) — schon deshalb nicht haltbar, weil in den etwas älteren grossen Wachsthumsstadien der Strang als gleichartig körnige Massen das ganze Cnidarium erfüllt, also von einem inneren Strange in der Kapsel, selbst auf Schnitten, nicht die Spur nachweisbar ist (während hingegen die beginnende echte Einstülpung sich sofort am Totopräparate wie am Schnitte — und zwar in ganz anderer unverkennbarer Weise — bemerkbar macht). Wenn Iwanzoff auch in älteren Stadien sogenannte „Fadenknäuel" einzeichnet (Fig. 64, 65 und 82), so handelt es sich um Besonderheiten bestimmter Cnidenarten, die zu Täuschungen verleiten können, gegen die aber meine Befunde an *Physophora* grössere Bedeutung haben.

Die von Iwanzoff gebotenen Illustrationen waren wohl geeignet, mich an meinen früheren Befunden irre zu machen. Ursprünglich suchte ich mich mit ihnen in folgender Weise abzufinden. Ich hielt den Secretstrang für das in toto geschrumpfte Cnidarium (Schlauch inbegriffen) und verglich die Bilder den durch Essigsäuregemische gewonnenen. Speciell für die mit Flemming fixirten Präparate lag das nahe, da ja für die unter *c* beschriebenen Bilder die schrumpfende Wirkung klar zutage tritt. Umsomehr drängte sich mir diese Auffassung auf, als ich die Propria (die Iwanzoff ja ganz übersehen hat) auch erst nicht deutlich erkannte und daher die helle Umgebung des Stranges für ausgetretenes Secret, gleichwie an den Essigsäurepräparaten, hielt. Aber an den Schnitten wurde ich rasch von der Anwesenheit einer Propria überzeugt (Fig. 90), da hier eine äussere helle, an älteren Stadien bei Methylfärbung leicht grünlich tingirte Randschicht (Skleraschicht) von einer etwas dunkleren Zone im Umkreis des stark hervortretenden centralen Stranges, besonders an Querschnitten, leicht zu unterscheiden ist. Vor allem an den

späteren Stadien, wo der Strang das Cnidarium fast erfüllt, ist die oft ein wenig wellig contourirte (durch leichte Schrumpfung, siehe Fig. 145) Propria gegen die nun breitere Secretanlage gut markirt. Ganz sichere Entscheidung bietet aber die Skleratinctur, da hier an Schnitten eine Sklera stets scharf als dunkler, fast schwarzer Ring im Umkreis des Cnidariums hervortritt.

Wie aber haben wir bei solcher Auffassung der Secretentwicklung die helle Substanz zu deuten, die zunächst allein die Kapsel, später in der Umgebung des Secretstranges auch den Schlauch ausfüllt? Um diese und andere Fragen sicher beantworten zu können, bedarf es zunächst der Besprechung der Formol- und Sublimatfixirung.

e) Behandlung mit Formol *(F)* (ca. 2—5% Formaldehyd): Formol ist in vieler Hinsicht das für die Untersuchung der Cnidenentwicklung günstigste Reagens, besonders wenn seine Einwirkung noch eine frische ist. Dann lassen sich die Zellen gut isoliren, sie sind durchsichtig und doch zugleich plasmatisch-körnig, der Secretstrang ist zu erkennen und die Skleraanlage scharf vom Cnidarium geschieden. Es vereinigt somit die Vorzüge der Osmiumsäure in Hinsicht auf die Conservirung des Secretes mit denen der Essigsäure, welche die Gerüststructuren besonders scharf zur Geltung bringen. Von beiden wird es in der specifischen Wirkung allerdings übertroffen, denn weder ist der Secretstrang ganz so deutlich im Cnidarium zu unterscheiden wie bei O.-Behandlung, noch die Structur der Propria genauer zu analysiren. Auch ist der Schlauch selten und nur an ganz frischem Materiale völlig prall erfüllt und ausserdem im körnigen Plasma etwas weniger leicht verfolgbar als bei Osmiumconservirung, wo er im homogenen Plasma durch helles Aussehen stark hervortritt. Durch eine nachträgliche Behandlung mit 1%iger Osmiumsäure (ca. 1—2 Minuten) kann man diesen Uebelständen, wenigstens in Hinsicht auf die Secretanlage, etwas abhelfen. Beschäftigen wir uns zunächst mit dem Schlauche.

Am Bildungspunkte des Schlauches sehen wir das Plasma stark verändert (Fig. 147—149, 110—112); entweder von mehreren grossen Vacuolen, die sich an das Schlauchende anlegen, durchsetzt oder auf einen grösseren Bezirk hin schaumig aufgelockert. Während bei Plasmafärbung dieser Bezirk hell ist, zeigt Weigerttinction der Propria angelagert dunkle Ballen, die wir als Secret auffassen dürfen. Die verschiedenartigen Configurationen des Schlauchendes, das oft stark blasig verdickt ist, lassen schliessen, dass solche deutlich membranös umwandeten Tropfen direct mit dem Schlauche

verschmelzen (Fig. 147), wobei an der Verlöthungsstelle die Wandungen sich gegeneinander öffnen und der neugebildete Schlauchtheil unter Abplattung sich in die Schlauchrichtung einfügt. So erklärt sich die zunächst befremdliche Thatsache, dass der Schlauch während der Entwicklung nie mit offenem Ende getroffen wird. Es entstehen neue Schlauchbezirke selbständig im Plasma, indem um Secrettropfen Gerüst sich membranös anordnet; und diese Bezirke treten zum schon vorhandenen Schlauche hinzu, wie Wassertropfen mit einander verfliessen. Sie können grösseren oder kleineren, nicht mehr deutlich wahrnehmbaren Umfangs sein, der Vorgang bleibt zweifellos immer derselbe.

Das jüngste Schlauchstück markirt sich immer sehr scharf, selbst dort, wo es aus der Bildungszone bereits herausgetreten ist (Fig. 148). Es verläuft eine Strecke weit völlig gerade und zeigt glatte Wandungen, die in der Nähe der Zone sich meist leicht vom Protoplasma (Fig. 143) abheben. Dann krümmt es sich scharf, wie einem von der Bildungszone ausgehenden Drucke folgend, und geht nun über in die Fadenspirale, deren Propria dem körnigen Plasma dicht anliegt und von diesem nicht mehr unterschieden werden kann.

Der Secretstrang füllt den Schlauch ebensowenig wie bei Osmiumbehandlung aus. Nur am äussersten Ende, wo er gebildet wird, erreicht er die Schlauchdicke; dann unter allmählicher Verdünnung, die dort nachlässt, wo auch die Streckung endet, löst er sich von der Propria ab und wahrt die Medianlinie, wobei er von einem bei Plasmafärbung farblosen Saume umgeben ist. Die Structur des Stranges ist besser zu studiren als bei Osmiumeinwirkung; am besten, wenn man das Formolmaterial mit Osmiumsäure nachbehandelt hat. Man sieht dann in den jungen Windungen den Strang von plasmatischer, undeutlich granulärer Beschaffenheit; später wird die Körnelung deutlicher und geht in den älteren Windungen (6.—8.) über in eine einfache Reihe von groben runden Ballen, die, je älter der Schlauch, um so dichter liegen. Während an jungen Stadien im Basalstücke eine feingranuläre Structur gleichwie im Cnidarium selbst vorliegt, ist an den älteren ein allmählicher Uebergang von den grossen, dicht aneinandergepressten Ballen bis zur feinkörnigen Structur, wie Fig. 148 zeigt. Diese Bilder sind sehr charakteristisch und für die Formolconservirung bezeichnend. Wir finden einen zweimaligen Structurwechsel: aus dem undeutlich granulären Strange der ersten Windungen in die grobe einfache Ballenreihe der ältesten Windungen, die wieder im Basalstücke — manchmal auch schon im anschliessenden Fadentheil — in die gleichmässig feine Granulirung des Cnidariums übergeht.

Je älter der Schlauch, desto mehr greift die grobe Structur auf die jüngeren Windungen über, so dass man in 4 oder 5 Windungen eine einfache Ballenreihe wahrnimmt. Manchmal sind aber auch an jüngeren Stadien fast alle Windungen so beschaffen. Diese Ballen berühren sich in den äussersten Windungen, in den inneren liegen sie oft weit getrennt. Nie aber fand ich die ganze Spirale derart erfüllt, vielleicht aus dem einfachen Grunde, weil ich nie mit Sicherheit ein völlig fertiges Wachsthumsstadium auffand. Die Ballenbildung ist jedenfalls ein Entwicklungszustand des Secretes. Da im ausgereiften Zustande das Secret gleichmässig feinkörnig ist (siehe unter II und III), so stellt die Ballenbildung einen Zerfallszustand des erst soliden, undeutlich granulären Stranges (der übrigens [Fig. 147] die Ballenbildung schon angedeutet zeigen kann) dar, und leitet, wie die Befunde im Basalstück lehren (Fig. 148), in den definitiven überleitet.

Wir sagten bereits, dass der Secretstrang den Schlauch nicht ausfüllt, vielmehr von einem lichten Saume umkleidet wird, der bei Plasmafärbung sich nicht mittingirt. Dagegen nimmt er bei Weigertfärbung einen grauvioletten Ton an, etwas dunkler als das Plasma aber meist identisch mit dem des Secretstranges. So verschwindet der Strang fast überall dem Auge, ausser wo er in die Ballen aufgelöst ist, die als dunklere Flecken erkennbar bleiben (Fig. 108, 111, 112). Dieses färberische Verhalten gibt uns eine Stütze bei Beurtheilung des Saumes. Wir kennen im Cnidoblasten nur eine Substanz, die ausschliesslich auf Weigert- (und Orcein-)färbung abgestimmt ist; das ist die Skleraschicht, und somit erweist sich der Saum im Schlauche dieser verwandt. Woher aber stammt die Skleraschicht? Wir haben bis jetzt noch nirgends ausserhalb der Cnide im Plasma Spuren auffinden können, die auf eine extracapsuläre Skleraentstehung hinwiesen. Vielmehr musste im Gegentheil die Skleraschicht als aus dem Cnidarium ausgetreten betrachtet werden (siehe unter *a*). Cnidarium und Schlauch stimmen aber, wenigstens an den jungen Stadien, in Hinsicht auf den Inhalt überein. In beiden finden wir den Secretstrang und eine umgebende helle Zone, die sogar in der Kapsel vor der Anlage des Secrets vorhanden ist. Diese helle Zone nur ist dünnflüssiger Beschaffenheit und zeigt die färberische Verwandtschaft zur Skleraschicht. Sie nur kann es sein, die durch die Propria des Cnidariums nach aussen tritt; wir haben sie daher als Skleraanlage aufzufassen.

Ueber die Skleraschicht selbst ist nichts besonderes zu bemerken. Sie ist an allen mit Formol behandelten Wachsthums-

stadien als heller glänzender Saum, der sich deutlich von der Propria aber noch viel schärfer vom Plasma absetzt, leichter nachweisbar, als bei Osmiumbehandlung, wo sie sich weniger vom Cnidarium unterscheidet. Alle plasmatischen Farbstoffe zeigen sie — wenn Ueberfärbung vermieden wurde — völlig farblos; besonders bei Carmalauntinction ist der Gegensatz zum starkgefärbten Cnidarium ein grosser. Nie wird sie vermisst. Je älter das Stadium, um so dicker ist sie; doch ist letzteres nicht immer der Fall. Manchmal erscheint sie schon an jungen gekrümmten Stadien fast so dick als das Cnidarium selbst; indessen kann hier ein abnormaler Zustand, ein durch Schrumpfung der Propria veranlasstes übermässiges Austreten von Skleraanlage vorliegen. Es kommt auch vor, dass man in dem Mantel zwei Schichten unterscheidet, von denen die innere nur die hintere Hälfte des Cnidariums umgreift. Das würde zu jener Thatsache stimmen, dass (besonders deutlich bei *Agalmopsis*) der hintere Theil des Mantels meist dicker als der vordere ist, während an der ausgebildeten Cnide die Dickenverhältnisse ziemlich gleichmässige sind. Somit geht die Fusshälfte des Cnidariums in der Skleraausscheidung der Wachsthumshälfte voran, wofür auch ferner spricht, dass, je mehr die Cnide zum Einstülpungsvorgang heranreift, umsomehr die distale Oeffnung sich verengt.

Bei Berücksichtigung der eben festgestellten Thatsache, dass die Sklera innerhalb der Cnide, und zum weitaus grössten Theile im Schlauche entsteht, ergeben sich alle diese Befunde als ganz selbstverständliche, und wir können nun auch, was bis jetzt vermieden wurde, den ersten Entwicklungsgang der Cnide einem genaueren Studium unterziehen.

Die ersten Stadien sind bei Plasmafärbung völlig farblos bis auf einen schwer wahrnehmbaren dunkleren Fleck im Centrum. Skleratinction zeigt sie dagegen intensiv dunkelbraun, nur im Centrum ein wenig lichter. Somit besteht die erste Cnidenanlage fast ausschliesslich aus der Skleraschicht; der centrale Fleck erweist sich an heranwachsenden Cniden als die Anlage des Cnidariums, das an einer Seite (Wachsthumspol) mit dem Plasma in Verbindung steht. Beide Cnidenelemente, Cnidarium und Skleraschicht, werden gleichzeitig angelegt. Nie kann ein Einwachsen des Cnidariums (Murbach'scher Kapselkeim, Chun'scher Cnidoblast) in eine vorher angelegte Skleraschicht (Murbach'scher Secretraum) beobachtet werden; beide Elemente sind nur zugleich nachweisbar. Diese unanfechtbare Thatsache, die ich an Hunderten von Beispielen feststellte, stimmt zusammen mit den weiter oben

geschilderten Befunden, dass die Skleraschicht dem Cnidarium entstammt und zur Hauptsache im Schlauche angelegt wird. Aus ihnen folgt aber mit zwingender Nothwendigkeit, dass auch die an den jüngsten Stadien nachweisbare Skleraschicht aus dem Cnidarium stammt.

Die Sklerabildung geht zeitlich der Anlage des Secretes voraus. In den jüngsten Stadien ist vom Nesselsecret noch nichts vorhanden, wie die Befunde über das Auftreten des Secretstranges beweisen. Was im Cnidarium anfangs vorhanden ist, ist daher allein Skleraanlage, von der ein Theil wegen seines Wassergehaltes dem Cnidarium durch die hygroskopische Wirkung des Plasmas sofort entzogen wird, wobei die Propria etwas einschrumpft. Aus der färberischen Verwandtschaft der Skleraanlage zur Skleraschicht erklärt sich auch, warum die Propria in der Cnidenanlage nur schwierig sichtbar ist.

Fassen wir nun zusammen, was wir über die Bildung der Skleraschicht wissen, so ergibt sich Folgendes: Angelegt wird die Skleraschicht im Cnidarium, an dessen Auftreten sie gebunden ist, und im Schlauche, der ja nichts als eine Fortsetzung des Cnidariums vorstellt. Der Austritt durch die Propria hindurch erfolgt nur am Cnidarium, nicht aber auch am Schlauche; er ist demnach localisirt. Da sich chemische Differenzen weder in der Skleraanlage, je nachdem sie im Cnidarium oder im Schlauche liegt, zeigen, noch das Protoplasma Differenzirungen aufweist, je nachdem es der Kapsel oder dem Schlauche benachbart ist (was schon wegen der geringen Quantität, in der es überhaupt vorhanden ist, unwahrscheinlich dünken muss); so folgt daraus eine structurelle Verschiedenheit der Propria des Cnidariums zu der des Schlauches, da nur erstere für die Skleraanlage durchlässig ist, die letztere nicht. Auf einen Unterschied deuteten schon die Befunde bei E.-Behandlung hin; die Möglichkeit dazu ergibt sich ferner daraus, dass die Bildungspunkte beider getrennte sind. Dabei dürfte es sich aber nicht um fundamentale Unterschiede handeln, wie zwischen Propria und Sklera; vielmehr muss den Befunden gemäss auch die Schlauchpropria vom Plasmagerüst abgeleitet werden; sie wird nur ein dichteres, weniger permeables Gefüge haben als die Propria des Cnidariums.

f) Behandlung mit Sublimat (S.): Durch Sublimat wird die Form der Jugendstadien aufs beste gewahrt; Kapsel und Schlauch

sind prall gefüllt und das Secret ist darin in seinen verschiedenen Entwicklungszuständen gut zu beobachten. Leider aber sind die Zellen schwerer zu isoliren als bei anderen Methoden, und das Protoplasma ist so stark gekörnt — wahrscheinlich wegen reichlicher Fällung der Zwischengerüstsubstanz — dass hiedurch vielerlei, besonders am Schlauch und an den jüngsten Stadien, verdeckt wird. Untersuchung in Glycerin ist daher nothwendig. Die Kerne sind von sehr dichter Beschaffenheit, fallen daher leicht auf, auch ungefärbt. Wir lernen am Sublimatmateriale einiges Neue, das für das Verständniss der Cniden wichtig ist.

Der Secretstrang ist (wenn das Plasma es zulässt) gut zu beobachten. Er zeigt fast homogene Beschaffenheit und hebt sich von der Skleraanlage scharf ab. Seine Umbildung zum körnigen Secret ist am Sublimatmateriale am besten zu beobachten. Wir sehen in den jungen accessorischen Cniden, sobald der Strang den Fusspol erreicht hat, ihn sich mit einer kräftigen Körnelung umgeben, die das Cnidarium locker erfüllt. An den ältesten noch gestreckten Stadien ist der Strang in dieser Körnermasse noch deutlich; später verschwindet er ganz. Immerhin ist auch an den jungen Stadien seine Anwesenheit wegen der Körnelung weniger leicht zu constatiren als am Osmiumformolmateriale, wo der Cnidarieninhalt fast homogen erscheint. Wir haben hier einen interessanten Contrast in der Reagentienwirkung. Während O.- und F.-Behandlung ein dichtes Secretgefüge, also Verklebung der Secretkörnchen bewirkt, wodurch das Secret im ganzen leicht als homogene Masse sich darstellt, lockert im Gegentheil Sublimat das Gefüge, so dass wir in der Kapsel eine deutliche Granulirung treffen. Die auch beim O.- und F.-Materiale in der jungen accessorischen Cnide eintretende Auflösung des Secretstranges in eine Körnermasse wird gegenüber dem S.-Materiale erst später deutlich.

Die Fig. 145, 148 zeigen am F.- und O.-Materiale den Unterschied in der Secretbeschaffenheit sehr deutlich zur Fig. 150 *a*, zum S.-Materiale. In letzterer ist die Körnelung eine relativ sehr grobe; das Secret erscheint gelblich getrübt. Auch an den Einstülpungsstadien ist die Körnelung noch zu erkennen (Fig. 167), während F.- und O.-Material hier das Secret homogen zeigt. Aber welcher Unterschied zur Fig. 150 *a*, da nicht allein die Körnelung viel zarter, sondern auch das Secret in toto hell, nicht mehr trüb, sondern weiss, mit etwas bläulichem Schimmer erscheint. Der Glanz steigert sich mit zunehmender Verdichtung des Secretes immer mehr. — In der Körnelung konnte ich gelegentlich ein radial strahliges Gefüge

— auch schon an jüngeren Stadien — erkennen (siehe hiezu auch unter III).

In einer grossen Cnide beobachtete ich einmal eine Menge glänzender spindelförmiger Körper, die wohl nur eine anormale Verdichtung im Secret vorstellten. Aehnliche derbere Klumpen finden sich auch gelegentlich bei anderen Fixirungsweisen.

Auffällig unterscheidet sich ferner das S.-Material vom O.- und F.-Materiale durch die relative Dünne der Skleraschicht. Im Anfang übersah ich sie ganz; ich wurde dadurch in meiner ursprünglichen Ansicht (1894) bestärkt, dass Skleraausscheidung und Einstülpung sich wie Ursache und Wirkung verhalten. Aber auch an den Einstülpungsstadien ist sie oft kaum erkennbar, erst an den fertigen Kapseln von der gewöhnlichen Dicke. Später schien sie mir nur den jungen Stadien zu fehlen; aber auch hier wird sie durch Skleratinction deutlich gemacht (Fig. 57) als zarter Ring, der aufs innigste der Propria sich anschmiegt. Wie können wir diesen bedeutsamen Unterschied in der Reagentienwirkung uns erklären?

Ich glaubte anfangs, dass Sublimateinwirkung den Austritt der Skleraschicht an den Wachsthumsstadien, den ich früher als postmortalen oder durch Reagentienwirkung veranlasst betrachtete, im Gegensatz zu E., O. und F. verhindere, indem keine Schrumpfung der Propria eintrete. Aber da auch für das lebende Material ein successiv stattfindender Austritt der Skleraschichte im Laufe der Entwicklung angenommen werden muss, so kann die Wirkung des Ss. nur auf einer stärkeren Wasserentziehung aus der Skleraschicht beruhen. Bei O. und F. tritt keine Wasserentziehung ein, bei E. im Gegentheil eine Anreicherung (Verquellung). Erst an den letzten Reifestadien, wenn der Skleraschicht sowieso ihr Wasser entzogen und sie daher dichter und glänzender geworden ist, fällt auch die schrumpfenmachende Wirkung des Ss. auf sie hinweg. Diese hier angenommene Wirkung des Ss. äussert sich auch sonst sehr auffallend. Man vergleiche nur die Cniden gleicher Altersstadien der Grösse nach bei F. und bei S.-Behandlung (Fig. 115 u. 116, 173 u. 171); man denke ferner an die meist vacuolige Beschaffenheit des Plasmas bei O. und F. Fixirung, während durch S. die Vacuolen völlig verschwinden und das Plasma daher dichter und körniger erscheint. Somit erklärt sich die Zartheit der Skleraschicht bei S.-Behandlung sehr einfach.

g) Zusammenfassung: Aus den unter *a—f* dargelegten Befunden können wir uns von der Entwicklung der Cniden in der Wachsthumsperiode folgendes Bild machen.

1. Zuerst entsteht das Cnidarium als rundliches zartwandiges Bläschen im Protoplasma, mit dem es am Wachsthumspol direct zusammenhängt.

Die MURBACH'sche Ansicht (1884) von einer intranucleären Herkunft des Cnidariums („Kapselkeim") ist völlig unbegründet.

2. Das Bläschen besteht aus einer durchlässigen, aus Gerüstfäden verklebten Wandung (Propria) und aus einem wässerigen, nur mit Skleratinction leicht färbbaren Inhalte (Skleraanlage).

3. Schon die jüngsten Stadien sind von einer dünnflüssigen, stark mit Skleratinction färbbaren Zone (Skleraschicht) umgeben, die durch die wasserentziehende Wirkung des Protoplasmas (oder gewisser Theile darin) aus dem Cnidarium ausgetreten ist.

Der Beweis für die intracnidäre Entstehung der Skleraschicht liegt in den seltenen Befunden völligen Mangels einer Skleraschicht an lebenden Wachsthumsstadien; der Austritt ist hier aus unbekannten zufälligen Gründen ein verzögerter. Ferner in der innigen Anhaftung der Schicht am Cnidarium. Drittens in Mangel von Bildungsstätten im Plasma ausserhalb des Cnidariums. Viertens in der färberischen Verwandtschaft des Cnidariuminhaltes zur Skleraschicht, deren eigenartiges färberisches Verhalten von keinem anderen Zellelemente getheilt wird. Schliesslich in der fortdauernden Vermehrung des charakterisirten Cnidariuminhaltes bei der Schlauchanlage, was der fortdauernden Verdichtung der Skleraschicht entspricht.

Den Austritt der Skleraschicht haben wir uns folgendermassen vorzustellen. Gewisse unbekannte Theilchen des Protoplasmas, die jedenfalls in der ganzen Zelle sich vertheilen, sind hygroskopischer Natur und entziehen continuirlich dem Cnidarium Theile seines wässerigen Inhalts durch die durchlässige Propria hindurch, die dabei ein wenig einschrumpft.

Der ausgetretenen Skleraanlage wird ausserhalb des Cnidariums unter dem directen Einflusse des Protoplasmas ein Theil des Wassers entzogen, so dass sie in dichterer Beschaffenheit, als intensiv mit Weigert- und Orceintinction sich färbende Skleraschicht zwischen Propria und Plasma eingelagert bleibt.

Die Durchlässigkeit der Propria ergibt sich aus der E.-Behandlung. Die Essigsäure wirkt heftig wasserentziehend auf das Cnidarium und bringt die Propria stark zum Schrumpfen, so dass letztere oft nur als ein krümliger Haufen gleichartigen Gerüst-

werks übrig bleibt. Wir dürfen die hygroskopischen Theilchen des Nesselzellplasmas der Essigsäure functionell vergleichen, doch ist die Wasserentziehung eine geringfügigere.

An einen Druck von innen auf die Propria, derart, dass beim Wachsthum die Skleraanlage nicht Raum im Cnidarium fände und deshalb durch die Propria hindurch nach aussen hervorquellte, kann nicht gedacht werden. Denn die Befunde sprechen für eine leichte Schrumpfung der Propria und ausserdem kann die Verdichtung der Skleraanlage ausserhalb des Cnidariums zur Skleraschicht nur auf Wasserentziehung beruhen, so dass eine hygroskopische Einwirkung des Plasmas auf das Cnidarium am plausibelsten scheint. Auch würde der Eintritt von Skleraanlage in das Cnidarium am Bildungspole bei entgegenstehendem Drucke durch keinerlei mechanische und chemische Nachweise sich stützen lassen.

4. Das Nesselsecret wird angelegt als ein vom Wachsthumspol einwuchernder plasmatischer Strang von bei den verschiedenen Cnidenarten verschiedener Mächtigkeit und Form, der sich nach und nach zu einer körnigen Secretmasse auflöst, die das Cnidarium ausfüllt.

Dieser Secretstrang entspricht dem intracapsulär entstehenden Schlauche Iwanzoff's (97). Die unter *d—f* vorgebrachten Befunde lassen über die Bedeutung des Stranges nicht den mindesten Zweifel übrig. Der Strang ist mit allen Färbemitteln färbbar. Seine Auflösung in einen losen Körnerhaufen dürfte durch eigene Reifung bedingt sein. Die Anlage des Secretstranges macht sich aussen am Wachsthumspole durch schaumige Umbildung des umgebenden Plasmas bemerkbar. Hand in Hand mit der Vergrösserung des Stranges (besonders deutlich bei den accessorischen Cniden von *Physophora*) geht eine Vergrösserung des Cnidariums und Zunahme der Skleraanlage.

5. Der Schlauch ist eine Verlängerung des Cnidariums, die sich durch eine dichtere, für die Skleraanlage undurchlässige Propria unterscheidet. Sie übernimmt die Bildung des Secretstranges und der Skleraanlage. Nach der Schlauchanlage erscheint somit das Cnidarium nur als Reservoir für das reifende Secret und als Austrittsstelle der Skleraanlage, die ausserhalb zur Sklera sich verfestigt. Der Wachsthumspol des Cnidariums dient nunmehr nur der Vergrösserung der Kapselpropria.

6. Der Schlauch wächst durch Anlagerung bläschenartiger Differenzirungen aus dem dem Endpunkte benachbarten Plasma, die aus Secret- und Skleraanlage und Propria bestehen. Wir unterscheiden im Schlauche vom Bildungspole bis zum Fusspole einen medianen plasmatischen oder körnigen Secretstrang, eine umgebende flüssige Skleraanlage und die einschliessende Propria.

Dass der Bildungspunkt im Plasma fixirt erscheint und der Schlauch demnach spiralig sich um diesen Punkt herum anordnen muss, wurde unter 3. erörtert. Neun Spiralwindungen scheinen bei Siphonophoren das Maximum der Schlauchlänge zu repräsentiren. Die Spiralebene entspricht im wesentlichen der Krümmungsebene (Sagittalebene) des Cnidariums, doch treten wegen der localen Anhäufung von Plasma an der ventralen (concaven) Kapselfläche Verschiebungen der Spiralebene ein, die indessen wohl nie zu einer rein transversalen Lage führen.

Der erst plasmatisch dichte Secretstrang nimmt im Schlauch allmählich eine körnige Structur an, die mit der im Cnidarium übereinstimmt (die bei O.- und F.-Behandlung sichtbare Ballenbildung wurde weiter oben als eine Uebergangserscheinung gedeutet).

II. Einstülpung des Schlauches und Cnidenreifung.

1. Einstülpung des Schlauches.

Historisches: Der so interessante Vorgang der Einstülpung des extracapsulär angelegten Schlauches in die Kapsel hat bis jetzt drei Deutungen erfahren, die wir hier näher besprechen wollen. Von den kurzen Bemerkungen, die Nussbaum und Jickeli, die ersten Beschreiber der extranucleären Schlauchbildung, diesem Punkte widmen, kann füglich abgesehen werden. Als erste discutirbare Ansicht äusserte ich 1892 auf pag. 384 Folgendes: „Sobald der Schlauch sich im Kapselinnern befindet, erscheint er dünn, also secretleer, und es ist daher denkbar, dass die Verdrängung des Secretes aus dem Schlauche mit der Einstülpung desselben in einem bestimmten causalen Verhältnisse steht.“ Diese Auffassung, die ich jedoch damals nicht weiter ausspann, erscheint mir noch heute als die richtige, und es wird daher in diesem Capitel meine Sorge sein, für die Verdrängung des Secretes aus dem Schlauche in die Kapsel, die eine Einstülpung der Schlauchwandung gewissermassen als unwesentliche Nebenerscheinung zur Folge hat, Ursachen anzugeben.

Eine Ursache gab ich bereits 1894 an, indem ich den Austritt der Skleraanlage aus der Kapsel in dieser Hinsicht verwerthete. Aber ich hatte damals übersehen, dass die Skleraschicht nicht erst bei Beginn der Einstülpung auftritt, sondern schon von allem Anfange an vorhanden ist. Wir werden aber in modificirter Weise diese Anschauung weiter unten benutzen können.

Murbach (94), der die frühzeitige Anlage der Skleraschicht („Secretraum") zuerst erkannte, stellt eine unklare Hypothese auf, die, in unsere Terminologie übersetzt, folgendermassen lautet. Die Skleraschicht wird nach Abschluss des Cnidenwachsthums durch Wasserentziehung verdichtet, nimmt aber zum Ersatz Wasser aus dem Cnidarium auf. In letzterem entsteht hierdurch ein negativer Druck, der, weil die Skleraschicht sich inzwischen verfestigt hat (wodurch?), zur Einstülpung des als nachgiebigen Punkt sich darstellenden Schlauches führt. Durch ihn wird der Schlauch von der Spitze an förmlich eingesogen. — Ich habe schon 1894 an dieser Darstellung als unrichtig gedacht nachgewiesen, dass die Sklera bereits vor der Einstülpung verfestigt sein soll, denn die Einstülpung muss ja Schritt für Schritt der Wasserentziehung, die eben zur Druckverminderung in der Kapsel führt, folgen. Die Skleraschicht ist ferner, wie die Befunde lehren, nach der Einstülpung noch flüssig, wenn auch dichter als vorher. Immerhin enthält die Murbach'sche Ansicht den richtigen Kern, dass sie sich auf eine chemische Einwirkung des Protoplasmas auf die Kapsel stützt, welchen Vorgang wir für die Bildung der Skleraschicht gleichfalls vertreten mussten.

Sehr weitschweifig sind die Betrachtungen Iwanzoff's (97) über den Einstülpungsvorgang. Auch nach ihm ist dieser verursacht durch das Entstehen eines negativen Druckes in der Kapsel, der aber nicht durch Wasserentziehung von aussen, sondern durch überschüssiges Wachsthum der Kapselwand nach Fertigstellung des Schlauches hervorgerufen wird. Diese, nach Iwanzoff „ganz einfache" Erklärung, hat wohl jedem neueren Bearbeiter der Cnidenentwicklung zunächst vorgeschwebt, ist aber wohl von jedem sofort als ganz unbrauchbar verworfen worden. Denn die Kapselpropria mag sich vergrössern, soviel sie will, niemals kann das zur Einstülpung des Schlauches führen, da der entstehende negative innere Druck einfach ein Collabiren der zarten Kapselwandung nach sich ziehen würde. Nur eine starre Wandung könnte bei der Vergrösserung einer inneren Druckverminderung widerstehen. Wenn die Sklera sofort in ihrer definitiven Beschaffenheit entstünde, wäre

vielleicht eine Einstülpung des weichen Schlauches derart möglich, obgleich dieser Wachsthumsprocess an sich schwer verständlich bliebe. Aber selbst Iwanzoff weiss, dass die Sklera erst lange nach der Einstülpung ihre solide Beschaffenheit annimmt; somit ist seine Einstülpungshypothese vollkommen hinfällig und unhaltbar.

Iwanzoff (97) hält die Einsaugung eines völlig extracapsulär angelegten Schlauches vom freien Ende an — welche Thatsache ich 1892 (pag. 385) zuerst erkannte — für unmöglich. Er meint, dass unter Voraussetzung einer extracapsulären Schlauchbildung, beim Einziehen des Schlauches durch negativen Druck in der Kapsel, die Reibung des inneren Schlauches bald so stark werden würde, dass „die Abplattung der dünnen Wände des hohlen Fadens“ (noch nicht eingestülpten Schlauchtheils) „weniger Hindernisse bieten“ müsste „als das fernere Einstülpen“. Es müsste daher nun „von der Basis des Fadens“ an weitergehen. Aber Iwanzoff ist so inconsequent, dass er seinen Einwand ein paar Seiten später ganz ausser Acht lässt. Denn wenn er auch die Anfänge der Einstülpung durch directes Einwachsen des Schlauches plausibel zu machen vermöchte — wobei indessen schon die Voraussetzung des Einwachsens falsch ist, wie wir gesehen haben — so müsste er doch für die letzte Einstülpungsperiode, nämlich diejenige, welche dem Abschluss der Schlauchbildung folgt, ein Einsaugen des noch vorhandenen äusseren Schlauches von dessen Basis an vertreten, da ja die Reibung des inneren am äusseren Schlauche nun dieselbe sein muss wie die, welche nach ihm ein Einsaugen des Schlauches von der Spitze her unmöglich macht. Aber daran denkt, wie gesagt, der russische Autor nun gar nicht mehr, denn auch bei ihm gelangt das Basalstück zuletzt in das Kapselinnere.

So finden wir denn Iwanzoff's ganze Erklärungshypothese der Schlaucheinstülpung völlig unbrauchbar, und es wäre Zeitverschwendung, noch auf weitere Einzelheiten, die durchwegs unhaltbar sind, einzugehen.

b) Beobachtung des Vorganges: Die Einstülpung des Schlauches in die Kapsel ist nur selten zu beobachten und daher jedenfalls ein rasch sich abspielender Vorgang. Indessen bedarf es nur einiger Geduld, um doch Cniden genug aufzufinden, die über das Formale des Vorganges ausreichende Auskunft geben. Trifft man auf eine Cnide mit theilweise eingestülptem Schlauche, so sind sicher in der Nähe noch andere gleichalterige vorhanden, was sich ja aus der Ableitung von 4, 8, vielleicht auch 16 Cnidoblasten von

einer Mutterzelle als selbstverständlich ergibt. So besitze ich Querschnitte durch den mit O fixirten Basalwulst der *Agalmopsis rubra*, wo auf einem Präparate eine ganze Anzahl Einstülpungsstadien vorhanden sind. Es ist klar, dass Schnitte durch solch letztere äusserst instructive sind, da geeignete Plasmafärbung an ihnen den an Totopräparaten oft schwer oder gar nicht sichtbaren inneren Schlauch deutlicher hervortreten lässt.

Am häufigsten trifft man Stadien der Schlaucheinstülpung von den kleinen Kapselarten, die insofern von Interesse sind, als hier der in die Kapsel eintretende Schlauch sehr deutlich erkennbar ist. Man vergleiche Fig. 44 mit Fig. 52, um sofort sich zu vergewissern, dass von einer Deutung des Secretstranges als Schlauch nicht die Rede sein kann. Man erkennt scharf das innere Schlauchende und sieht den Schlauch selbst als regelmässige, gleichartig dicke Spirallinie, die nicht das geringste von den weichen unbestimmten Umrissen der Secretstrangschraube an sich hat. Schwieriger lässt sich der innere Schlauch in den grossen Cniden wahrnehmen, doch lassen Fig. 151—164 über den Modus der Einstülpung keinen Zweifel.

Wenn der innere Schlauch erkennbar wird, ist die Cnide stets gestreckt, von Secret prall erfüllt und von einer deutlichen glänzenden Skleraschicht umgeben. Sie schliesst sich in Hinsicht auf ihr Aussehen an die ältesten Wachsthumsstadien an, zeigt aber deren charakteristische Eigenschaft — die Anschwellung des Cnidariums — womöglich noch mehr gesteigert. Sofort an diesem äusseren Habitus, dieser gleichmässigen Anspannung der Propria oder — wie man auch sagen kann — möglichst vollkommenen Anstrebung der Kugelform, sind die Stadien der Einstülpung zu unterscheiden, wenn auch im Innern der Schlauch nicht sichtbar ist. Fehlt an den betreffenden Zellen ausserdem die seitliche Protoplasmaverdickung, die den äusseren Schlauch barg, so ist die Einstülpung schon vollendet. Ein einzigesmal beobachtete ich an einem lebenden isolirten Cnidoblasten den Vorgang der Einstülpung, allerdings nur kurze Zeit, direct; es war ein Einstülpungsstadium vom *Plutus cnideuporus*.

Fig. 151 zeigt eine rundliche Kapsel, in welche bereits ein Theil des Schlauches eingestülpt ist, während ausserhalb noch $3^1/_2$ Windungen liegen. Das äussere Schlauchende war abgerundet und das benachbarte Protoplasma durch nichts gekennzeichnet. Die Schlauchwindungen zeigten einen stärkeren Glanz, als es an Stadien vor Beginn der Einstülpung der Fall ist. Ganz in der Nähe lag die in Fig. 129 dargestellte Zelle, deren Schlauch weit blasser erschien. Nicht die Spur eines im Innern gleitenden Endtheiles war festzu-

stellen; auch in der Kapsel hielt es schwer, die genauen Grenzen des bereits eingestülpten Knäuels zu ermitteln, doch lag das nur an dem starken Glanze des Kapselsecretes, keineswegs an Unbestimmtheit der Knäuelumrisse, vergleichbar den von Iwanzoff gezeichneten Bildern. Auch die Windungen waren hie und da angedeutet; so machen sich an derartigen Knäueln immer die seitlichen Strecken, wo der Schlauch punktartig gesehen wird, durch stärkeren Glanz deutlicher bemerkbar; am schärfsten ist immer die innere Grenze in der Kapsel zu sehen, da hier der Schlauch bereits seiner definitiven Ausbildung entgegenschreitet.

Ich beobachtete das freie äussere Schlauchende eine Viertelstunde lang und sah eine Verlagerung desselben bis zu dem durch den Pfeil angedeuteten Punkt. Die Zelle wahrte während dieser Zeit völlig ihre Lage. Dann schien infolge Absterbens der Zelle der Process zu enden, wie denn auch an anderen Cnidoblasten aus gleichem Grunde ein Fortrücken des freien Endes nie constatirt werden konnte. Das eingestülpte Stück beträgt etwa $^1/_6$ einer der mittleren Spiralwindungen; wollte man nun die beobachtete Geschwindigkeit der Einstülpung als die normale betrachten, so dürfte bei ca. 9 Windungen der ganze Vorgang ungefähr 14 Stunden dauern — eine vielleicht zu hoch gegriffene Ziffer, da der Moment des Absterbens nicht genau festzustellen ist, die aber als die einzige bis jetzt abgeleitete immerhin von Interesse ist. Wissen wir doch über die Dauer des Wachsthumsvorganges nicht das Geringste. An eine besonders geschwinde, vielleicht nur minutenlange Einstülpung dürfen wir schon deshalb nicht denken, weil der Process, den wir als Ursache der Einstülpung anzusehen haben, nicht übermässig schnell sich abspielen kann (siehe unter *d*). Die Seltenheit der Bilder erklärt sich auch genügend bei einer Einstülpungsdauer von mehreren Stunden, während das Wachsthum vielleicht tagelang andauern dürfte.

c) Formveränderungen: Betrachten wir zunächst die Kapsel. Bei Iwanzoff spielt als Ursache der Einstülpung das Wachsthum der Kapsel, wodurch ein negativer intracapsulärer Druck erzeugt werden soll, die Hauptrolle. Er lässt die Kapsel noch wachsen, wenn der Schlauch bereits ausgebildet ist; aber er führt weder Maasse an, noch sind seine Figuren geeignet, die Behauptung zu beweisen. In Wirklichkeit findet nach Abschluss der Schlauchbildung — ja vielleicht auch schon früher — kein Wachsthum des Cnidariums mehr statt. Ich habe eine Menge Messungen angestellt, die dagegen sprechen.

Zwar scheint Fig. 149 im Vergleich zu Fig. 173 die IWANZOFF'sche Behauptung zu stützen, doch hätte ich ebensogut ein grösseres ältestes Wachsthumsstadium neben ein kleineres Einstülpungsstadium stellen können. Die Grösse der Cniden variirt, vielleicht auch haben wir bei *Physophora* 2 Arten von grossen Cniden zu unterscheiden, d. h. neben den accessorischen der Knöpfe noch grosse ovale für andere Punkte des Stockes bestimmte. Die Befunde bei *Agalmopsis* und *Forskalia* bestätigen, dass ein Wachsthum der Kapsel nach der Schlauchvollendung nicht mehr stattfindet.

Bezeichnend für die Einstülpungsstadien ist die fortschreitende Verdichtung der Skleraschicht. Ich habe schon früher betont, dass am lebenden Materiale die Skleraschicht der Einstülpungsstadien deutlicher ist als an Wachsthumsstadien. Sie hat das Maximum ihrer Dicke erreicht und zeigt gesteigerten Glanz, ist also dichter geworden. Letzterem Momente möchte ich grössere Bedeutung zusprechen als ersterem, denn aus ihm vor allem ergibt sich eine Anreicherung der specifischen Sklerasubstanz, die wie wir nun wissen, aus dem Cnidarium stammt. Von irgend welch erheblicher Solidität ist aber noch keine Rede; diese gewinnt die Sklera erst nach der Wanderung der Cnide an der Verbrauchsstätte.

Während zunächst die Kapsel gegen die ältesten Wachsthumsstadien unverändert bleibt, indem sie — um es zu verdeutlichen —, so weit es eben in ihrem Vermögen steht, die Kugelform anstrebt, tritt nach und nach bei sämmtlichen Cnidenarten eine Streckung ein, die bis zu der für die Wanderstadien charakteristischen Gestalt überleitet. Eine Ursache dieser Streckung aus Structurveränderungen im Cnidarium abzuleiten, war mir ebenso unmöglich wie die Zurückführung auf die Skleraverdichtung. Wir müssen sie ganz allein in der specifischen Veranlagung der Cnidocyte suchen, die wieder deutlich zum Ausdrucke kommt, wenn die mit der Einstülpung verbundene Abrundung überwunden ist.

Die Formveränderungen des Schlauches sind viel schwieriger zu ermitteln als die der Kapsel. Zunächst ergibt sich als unbestreitbare Thatsache, dass die Einstülpung am Bildungspunkte beginnt, da das Basalstück, wie die Fig. 167 u. a. lehren, zuletzt in die Kapsel eintritt. Wie aber vollzieht sich der Einsaugungsprocess im einzelnen? Darüber dürfen wir uns aus den Befunden an den ältesten Wachsthumsstadien und aus dem Aussehen des Schlauches in der Kapsel folgendes Bild machen. Eine directe Beobachtung des Innenrohres im Aussenrohre war mir leider aus leicht verständlichen Gründen unmöglich.

Der Schlauch ist vor der Einstülpung prall angefüllt, und zwar liegt zu innerst der Secretstrang, peripher die Skleraanlage. Endet die Secretbildung, so muss, da — aus später zu erörternden Gründen — der Strang das Bestreben hat, in die Kapsel einzusinken, der Schlauch an seinem distalen, wie wir wissen, geschlossenen Ende dem verminderten Innendrucke nachgeben. Wie wird er sich verhalten? Wir wissen, dass er sich umstülpt und in das Aussenrohr einsinkt; dass seine Aussenfläche zur Innenfläche und umgekehrt wird, dass er also einem Handschuhfinger gleicht, dessen Spitze man von innen einzieht. Aber wir wissen noch mehr von dem Innenrohre. Dieses gleicht, wie Fig. 165 lehrt, in der That einem Rohre, insofern es rnude, glatte Aussenwände zeigt; auch müssen wir aus später anzugebenden Gründen (siehe bei Widerhakenbildung) annehmen, dass es von einiger Substanz erfüllt ist. Von einer Faltung der Propria kann bei der Einsaugung nicht die Rede sein; wir müssen vielmehr eine Zusammenziehung, also Verdichtung annehmen.

Eine Faltung tritt nur am Basalstück ein und macht sich hier auf so charakteristische Weise bemerkbar, dass sie — falls am Fadentheil vorkommend — auch dort erkennbar sein müsste. Ich glaube vielmehr, dass die Wand aus eigener Elasticität sich zusammenzieht, also im Bildungszustande gedehnt gewesen ist. Diese Elasticität, die sich ja bei der Cnidenentladung wieder deutlich bemerkbar macht, unterscheidet die Schlauchpropria von der Kapselpropria und steht vielleicht im Causalnexus zur mangelnden Durchlässigkeit, welche wiederum der Kapselpropria zukommt.

Am sich bildenden Schlauche steht der Secretstrang am distalen Ende direct mit der Propria im Zusammenhang. Es liegt kein Beweis vor, dass dieser Zusammenhang sich löst. Wird nun der Secretstrang fortschreitend in die Kapsel eingesogen, so wird er einfach die zusammenschrumpfende Propria nach sich ziehen; er wirkt also wie ein Bindfaden, den wir innen an der Handschuhfingerspitze befestigen und mit dem wir die Spitze einziehen können. Hierbei müsste nun aber auch die Wand des Aussenrohres collabiren, wenn nicht zwischen Secretstrang (oder Innenrohr) und Aussenrohr die Skleraanlage vorhanden wäre, die bei der Einstülpung dem Secretstrange folgt (siehe bei Reifung). So gleitet das Innenrohr als directe Fortsetzung des Secretstranges im prall gefüllten Aussenrohre ohne alle directe Reibung an der Wand des letzteren nach der Kapsel zu, in die es gleich dem Secrete eintritt und hier nun in sofort zu besprechender Weise sich anordnet.

Iwanzoff hält, wie bereits angeführt, die Einsaugung des Schlauches vom distalen Ende aus deshalb für unmöglich, weil, „je weiter dieses Einziehen fortschreiten würde, die Reibung stärker werden“ würde, „und sehr schnell würde die Abplattung der dünnen Wände des hohlen Fadens weniger Hindernisse bieten als das fernere Einstülpen“. Dies würde allerdings der Fall sein, wenn nicht das Aussenrohr eine von Iwanzoff ganz unberücksichtigt gebliebene flüssige Substanz, die Skleraanlage, enthielte, die der Abplattung entgegenwirkt. Wir dürfen sagen, dass ohne Anwesenheit der Sklerasubstanz im Schlauche die Einstülpung desselben überhaupt unmöglich wäre.

Aus den Fig. 155, 165 geht hervor, dass bei der Verlagerung des Schlauches in die Kapsel keine Lücken im Protoplasma entstehen; vielmehr verschwindet die einseitige Plasmaanschwellung vollständig bis auf die kleine Verdickung, welche die Einlagerung des Kerns hervorruft. Diese bemerkenswerthe Thatsache scheint mir ein guter Beweis dafür, dass die äussere Schlauchspirale gewissermassen gewaltsam zustande gekommen ist, indem die neugebildeten Schlauchtheile dem fixirten Bildungspunkte ausweichen mussten und sich deshalb in Spiralcurven um ihn herumlegten. Die Menge des Protoplasmas im Umkreis der Schlauchwindungen bleibt dabei von Anfang an eine geringe und wird nur durch den Druck des wachsenden Schlauches breit vertheilt. Anders läge der Fall, wenn sich der Schlauch in ein überall in lebhafter Wucherung befindliches Plasmapolster fortschreitend hineinfrässe. Dann könnte von einer gewaltsamen Dehnung des Protoplasmas nicht die Rede sein, dann würde aber auch die vollkommene Einschrumpfung des Polsters bei der Einstülpung nicht nothwendig erfolgen müssen. Dass in einer elastischen Druckwirkung des Plasmagerüstes auch ein die Einstülpung begünstigendes Moment liegt, braucht wohl nicht weiter ausgeführt zu werden. Gerade diese Mitwirkung dürfte für einen bald zu erörternden Vorgang von Bedeutung sein.

Das Innenrohr, das im Aussenrohr nicht beobachtet werden konnte, ist bei den grossen Cniden auch in der Kapsel, vor allem bei Beginn des Eintrittes nicht leicht zu bemerken. Indessen liegen Befunde genug vor, die uns eine spirale Aufrollung des Innenrohres in der Kapsel lehren, so wie die Fig. 151—165 sie darstellen. Von einer Verwechslung mit dem längst aufgelösten Secretstrange kann, wie bereits weiter oben für die kleinen Cnidenarten angegeben ward, nicht die Rede sein. An der Spirale sind zunächst die seitlich gelegenen optischen (Fig. 167) oder wirklichen (Fig. 163) Quer-

schnitte, weniger deutlich die Windungen als solche zu erkennen. Günstige Färbung kann den Nachweis der Innenspirale erleichtern. So sehen wir bei Gentiana- oder Methylenblaufärbung den äusseren Schlauch hell, den inneren dagegen gefärbt. Ersteres Verhalten erklärt sich aus der Anwesenheit der sich nicht färbenden Skleraanlage im äusseren Schlauche; am inneren Schlauche dagegen ist die vom Plasma abzuleitende Propria für Farbstoffe empfänglich. Viel deutlicher wird der innere Schlauch, sobald die Widerhaken sich entwickeln, doch können wir darauf erst weiter unten (2.) eingehen.

Uebrigens unterliegt die Deutlichkeit des Innenschlauches sehr grossem Wechsel, was auf verschiedener Reagentienwirkung beruht. Am schwierigsten ist er am lebenden Materiale zu sehen, da der Glanz des Secretes ein beträchtlicher ist; auch bei starker Aufhellung der Präparate ist er schwer oder gar nicht zu erkennen. Die Spirale ist zunächst eine ziemlich schmale lang gestreckte und von gleichmässigem Durchmesser. Wie Fig. 160 und 167 von *Physophora* (accessorische Cniden) lehren, durchsetzt sie bei noch nicht völliger Einstülpung des Basalstückes schon die ganze Kapsellänge, so dass sie am Fusspole oder in dessen Nachbarschaft sich gleichsam aufstemmt. Die Zahl der Spiralwindungen beträgt, wie Fig. 160 zeigt, ca. 35. Allmählich lockert sich dann die Spirale und die Weite der einzelnen Windungen nimmt beträchtlich zu, ohne dass dabei aber die Zahl der Windungen sich verminderte (Fig. 201). Da diese Lockerung mit der Widerhakenbildung zusammenfällt, so wird sie erst später zu besprechen sein. Die Einstülpung des Basalstückes ist eine sehr charakteristische, indem sie mit der Bildung der grossen Widerhaken direct zeitlich verbunden ist. Wir werden daher auch erst unter 2. darauf eingehen.

Warum legt sich der eingestülpte Fadentheil in der Kapsel überhaupt in regelmässige Windungen von einem ganz bestimmten Querdurchmesser? Die Ursache dafür haben wir jedenfalls in der vollständigen Secreterfüllung des äusseren Basalstückes zu suchen. Wie die Fig. 151, 159, 161 lehren, entspricht die Weite der inneren Spirale ungefähr der Weite des stark gedehnten Basalstückes. Während das Innenrohr im äusseren Faden, der ja, wie wir wissen, nicht vom Secretstrang ganz erfüllt ist, zweifellos völlig gestreckt gleitet, sucht es, sobald es in das von körnigem Secret erfüllte Basalstück eintritt, dem Secretwiderstande seitlich auszuweichen und legt sich daher in spiraler Windung diesem auf. Je tiefer der das Basalstück füllende Secretpfropf in die Kapsel einsinkt, um so reicher häufen sich unmittelbar auf ihm die Windungen des

Innenrohres an; das Basalstück ist daher zuletzt ganz von der Schlauchspirale erfüllt, wenn das Secret bereits in der Kapsel sich befindet. Da aber auch Skleraanlage noch im Aussenrohre vorhanden ist und wie das Secret nach und nach eingesogen wird, so sinkt auch das Innenrohr nach und nach in die Kapsel ein und wird sich als compacte Gesammtmasse in das Kapselsecret einbohren, welche aber, wie die Befunde zeigen (z. B. Fig. 167), immer eine seitliche Lage einnimmt, daher eigentlich dem Secret auszuweichen scheint. — Die weiteren Vorgänge werden wir unter 2. und 3. zu besprechen haben.

d) Ursache der Einstülpung: Während der Formveränderungen an Kapsel und Schlauch macht auch der Inhalt der Kapsel eine Aenderung durch. Wir haben ihn auf den ältesten Wachsthumsstadien je nach der Reagentienwirkung verschieden deutlich gekörnt angetroffen. S.-Behandlung zeigte die Körnelung am besten, bei F.- und O.-Behandlung erschien das Secret mehr homogen, die Körnelung stark gedrängt. Völlig homogen ist der Inhalt auch bei Osmiumconservirung nicht. Man darf sagen, in den Wachsthumsstadien besteht der Kapselinhalt aus einer sehr gleichartigen Mischung einer körnigen und einer flüssigen Substanz; erstere ist das aus dem plasmatischen Secretstrang hervorgehende, feste Nesselsecret; letztere die wasserhaltige Skleraanlage, die bei fortdauernder hygroskopischer Wirkung des die Kapsel einschliessenden Plasmamantels mehr und mehr durch die Kapselpropria hindurch nach aussen gelangt und zur Skleraschicht condensirt wird. Je freier das Cnidarium von Skleraanlage, desto enger drängen sich die Secretkörner; doch ist eine vollkommene Berührung nicht möglich, da ja aus dem Schlauche immer Ersatz für die entzogene Skleraanlage zu haben ist. Anders wird das Bild, wenn die Schlauchbildung abgeschlossen ist und der Schlauch ins Innere der Kapsel gelangt. Durch fortdauernde Wasserentziehung gelangt schliesslich die ganze Skleraanlage nach aussen, und das Nesselsecret wird zu einem homogenen Klumpen zusammengepresst.

So schnell wie die Einstülpung verläuft, endet dieser Process nicht, vielmehr dauert er noch während der ganzen Cnidenreife an, wie die flüssige Beschaffenheit der Skleraschicht beweist. Wo anders her kann die Sklera ihr Wasser beziehen als aus der Kapsel, da ja wiederum das Plasma der Skleraschicht Wasser entnimmt? Für die Fortdauer der Wasserentziehung spricht das Verhalten der Skleraschicht bei Zusatz von Essigsäure. Sie verquillt auch noch an den Reifestadien, die sich auf den Nesselknöpfen befinden, und

zwar derart, dass sie weder optisch noch färberisch nachweisbar ist. Erst nach völliger Wasserentziehung und daraus sich ergebender Verfestigung, die sie zu einem ausserordentlich harten Gebilde macht, verliert sie die Fähigkeit der Wasseraufnahme bei Essigsäurezusatz völlig und ist bei jeder Fixirungsmethode auf jede Art nachweisbar. So sehen wir durch die ganze Entwicklung der Cnide einen chemischen Process sich hindurchziehen, der eine Verminderung des Kapselinhaltes bewirkt und dadurch nebenbei zur Ursache der Einstülpung des aussen angelegten Schlauches wird.

Ich sage: nebenbei. Denn meiner Ansicht nach ist die Schlaucheinstülpung nur eine Begleiterscheinung der fortdauernden Skleraverdichtung. In keiner anderen Ursache als in der ununterbrochenen Entziehung der wasserhaltigen Skleraanlage aus der Kapsel durch hygroskopische Wirkung von Seiten des Protoplasmas kann ich die Einsaugung des Schlauchinhaltes in die Kapsel veranlasst finden. Mit dem Inhalte ist aber die Schlauchwand, wie wir sahen, aufs innigste verknüpft; sie folgt passiv dem mächtigen Zuge, wie er durch die Erzeugung negativen inneren Druckes in der Kapsel auf den Schlauchinhalt ausgeübt wird. Durch die Schlauchpropria kann die Skleraanlage nicht nach aussen treten, sie muss es aber nach und nach durch die Kapselpropria hindurch, wenn sie in die Kapsel gelangt ist, und ihre Ausschwitzung dient wieder zur Aufnahme neuer Anlagensubstanz aus dem Schlauche u. s. f.

Da eine genaue Erforschung ergibt, dass von allem Anfang an Nesselsecret und Skleraanlage nebeneinander — in mechanischer, nicht chemischer Vermischung — in der Cnide vorkommen, so kann man nicht sagen, dass Veränderungen im Secret die Einstülpung bewirken. Vielmehr dient dazu die Entziehung der dem Secret beigemengten flüssigen Skleraanlage, wie es scheint, ganz allein. Das Secret als solches macht selbstverständlich auch Veränderungen durch, wie sich aus dem Zerfall des erst compacten Secretstranges in eine gleichmässige Körnelung ergibt. Niemals ist es aber von flüssiger Beschaffenheit. Nach völliger Entziehung der Skleraanlage bildet es eine anscheinend völlig einheitliche homogene Masse, die sich aufs intensivste mit allen möglichen Farbstoffen färbt und in Osmiumsäure schwärzt. Die Zunahme an Homogenität und Farbstoffaffinität kann man Schritt für Schritt beobachten, immerhin muss die gesteigerte Affinität auch auf eigener chemischer Veränderung (specielle Secretreifung) beruhen.

Zusammenfassung: Fassen wir das Resultat der Befunde über den Einstülpungsvorgang zusammen, so müssen wir Folgendes hervorheben.

Die von Seiten des Protoplasmas auf die sich entwickelnde Cnide ausgeübte hygroskopische Wirkung bedingt eine fortdauernde Entziehung der wasserhaltigen Skleraanlage aus dem Cnidarium.

Infolgedessen entsteht im Kapselinnern ein negativer Druck, welcher durch entsprechend überschüssige Vermehrung des Schlauchinhaltes, der in die Kapsel eintritt, aufgewogen wird.

Nach Schluss der Schlauchbildung bedingt bei andauernder hygroskopischer Wirkung des Plasmas der negative Druck in der Kapsel die völlige Einsaugung des Schlauchinhaltes, wobei der Secretstrang die mit ihm in Verbindung stehende, sich einstülpende und contrahirende Schlauchwand (Innenrohr) nach sich zieht.

Die aus dem Schlauche in die Kapsel eintretende Skleraanlage wird während der folgenden Reifung nach und nach völlig der Kapsel entzogen, bis diese allein vom festen (gelatinösen) Nesselsecret erfüllt ist (siehe bei Reifung).

2. Widerhaken- und Deckelbildung.

a) Basalstück des Schlauches: Die Widerhakenbildung folgt unmittelbar der Einstülpung des Schlauches. Am günstigsten für ihr Studium erwies sich mir das S.-Material von *Physophora*. Wir erkennen daran folgende Reihe von Bildern.

Der Schlauch ist noch nicht völlig eingestülpt, wenn bereits im Kapselinnern die ersten Anfänge der Widerhakenbildung sichtbar werden. Fig. 167 zeigt einen nur sehr schwierig erkennbaren Strang innerhalb der geschrumpften Wände des eingestülpten Theils des Basalstückes von korkzieherartigem Aussehen. Beim Fortschreiten der Einstülpung wird dieser Korkzieher rasch viel deutlicher, indem er sich zu verfestigen scheint, und ist an den jüngsten Vorreifestadien meist das einzige, was man vom Schlauche überhaupt wahrnimmt (Fig. 180 z. B.). Er liegt, worüber kein Zweifel herrschen kann, innerhalb der Basalstückpropria, zu welch letzterer die weiten Spiralzüge der Zeichnung, die nur an ganz günstigen Präparaten deutlich zu erkennen sind, gehören. Sie befinden sich in der Propria selbst und bilden deren drei spirale Verdickungsstreifen, längs welcher — im bedornten Theile — an der fertigen Cnide die Widerhaken ansitzen. Diese Lagebeziehungen documentiren sich noch nicht bei

der Einstülpung, man sieht nur die Streifen an den Korkzieher herantreten. Erst bei Streckung des Korkziehers zeigen sich die Streifen seinen Windungen parallel.

Der Korkzieher selbst besteht aus drei (links zur Axe gestellten) Spiralzügen, die sich eng umwinden — am engsten am distalen Ende des Basalstückes — in ca. 7 Windungen, die am proximalen Ende in einen feinen gestreckten Strang übergehen, der durch die Kapselöffnung in directem Zusammenhang mit dem Protoplasma steht. Dieser Strang wird beim Auswachsen des Korkziehers deutlicher und zeigt dann eine homogene Beschaffenheit. Obgleich er direct mit dem Korkzieher zusammenhängt, hebt sich dessen proximales Ende doch immer davon scharf ab. Die Verbindung des Basalstückes mit dem Fadentheile ist auf diesem Stadium sehr schwer festzustellen.

Der Korkzieher wächst nun in die Länge, wobei seine Windungen sich strecken und denen der Verdickungsleisten in der Schlauchwand sich parallel legen, bis man schliesslich (Fig. 171) nur etwa zwei Umdrehungen wahrnimmt. Jede der drei ihn constituirenden Spiralzüge wird bei der Streckung breiter und länger. Besonders die letztere Veränderung ist auffallend, da sie sich in einem welligen Verlaufe des Bandes documentirt. Ich habe diesem Punkte viel Aufmerksamkeit gewidmet, da mir erst schien (Fig. 194), als sei jedes Band während des Wachsthums quergestreift (O.- und F.-Material) oder (Fig. 186) körnig (lebendes Material) ausgebildet. Beide letztere Wahrnehmungen sind aber, wie die Sublimatpräparate unzweideutig lehren, veranlasst durch eine Runzelung, die sich jedenfalls aus überschüssiger Materialzufuhr durch Vermittlung des feinen Verbindungsstranges zum Protoplasma ergibt. Sie ist zunächst am deutlichsten am proximalen Ende, erstreckt sich aber auch bis an das distale, wie Fig. 171 und 194 zeigen. An der fertigen Cnide ist sie nur am distalen Theile zu erkennen (Fig. 213).

Die starke Faltung der Basalstückpropria, wodurch ein dreiflügliger Querschnitt (Fig. 187) sich ergibt, erklärt sich aus dem geringen Inhalt im proximalen Theil derselben. Die Wandung collabirt hier bei der Umstülpung und nur die kräftigeren Verdickungsstreifen entfernen sich vom Verbindungsstrange, diesen spiral umlaufend. Anfangs erkannte ich nur drei einfache Spirallinien; jede dieser zeigt sich aber (Fig. 237) bei genauerem Zusehen als aus zwei anfangs dicht benachbarten hellen Linien bestehend, die nahe der Oeffnung sich zu umwinden scheinen, dann gestreckt nebeneinander laufen und gegen den Korkzieher hin sich etwas von einander entfernen,

so dass sie nun einen deutlichen, gleichmässig breit bleibenden Streifen bis ans Ende des Korkziehers bilden. Die Umwindung im Anfangsabschnitt wird vorgetäuscht durch eine starke Einwärtskrümmung, die an der fertigen Cnide noch sehr deutlich ist.

Der Korkzieher entspricht trotz seines kräftigen Glanzes nicht allein den späteren Widerhaken, sondern entwickelt sich zur Hauptsache — wie schon bemerkt wurde —, zu den kräftigen gewellten Bändern, denen erst die Stilette aufsitzen (daher Stiletträger). Diese selbst entstehen aus einer homogenen Substanz innerhalb von den Stiletträgern, die sich durch den Verbindungsstrang ins Protoplasma fortsetzt und die wir ihrer Bestimmung wegen Stilettanlage nennen wollen. Indessen muss berücksichtigt werden, dass das proximalwärts auswachsende Ende des Korkziehers nur wenig mehr mit den Stiletträgern zu thun hat, sondern direct zur Bildung der starken basalen Dornen Verwendung findet. Denn an der fertigen Cnide sind die Stiletträger nur am bedornten (also distalen) Theil des Basalstückes vorhanden; was in den glatten Theil hineinragt, ist in erster Linie der Dolch (die drei basalen Dornen insgesammt), welcher das Beutethier verwundet. Man muss also sagen: die von den Korkzieherzügen (Stiletträgern) umschlossene Stilettanlage (die ja mit den Trägern direct zusammenhängt), wächst bei der allmählich eintretenden Streckung der Basalstückpropria in das vordere Lumen des Basalstücks hinein zur Bildung der derben basalen Dornen, die schon zeitig zu erhärten beginnen, woher sich der starke Glanz dieses Theiles des verlängerten Korkziehers ableitet. Die übrigen, an sich auch glänzenden mittleren Dornen sind durch die stark glänzenden Stiletträger verdeckt; nur die Enddornen (Fig. 171, 173) markiren sich deutlicher. — Die in den Fig. 200 und 201 im Umkreis des Dolches eingezeichnete körnig-plasmatische Substanz ist jedenfalls ein Rest, der im übrigen Basalstück zur Bildung der Stiletträger verwendeten Anlage. Diese ist als solche von der Stilettanlage nicht scharf zu trennen.

Zwischen den kleinen distalen Haken fällt ein scharf markirter Raum von Becherform auf, der vom Faden durchsetzt wird (Figur 171, 173). Dieses — schon lang bekannte — Bild erweist ein eigenartiges Verhalten des „konischen Zwischenstückes“, denn dieses ist in das Basalstück vorgestülpt. Man kann — wie Murbach es thut — dies Verhalten derart beschreiben, dass man sagt, das Zwischenstück sei überhaupt nicht eingestülpt. Indessen scheint mir

eher eine secundäre Ausstülpung vorzuliegen, die mit der Ausweitung des anschliessenden Basalstückes durch Erhärtung der zugehörigen Enddornen zusammenhängen dürfte. Indem die Stilettanlage sich hier in Widerhaken auflöst, die an den Stiletträgern fixirt sind, entsteht im Innern des Basalstückes ein Raum verminderten Druckes, der einsaugt, was nachzugeben vermag. Man vergleiche nur den Querschnitt (Fig. 196) einer völlig reifen Kapsel, wo im Inneren des Basalstückes nach Ausbildung der Stilette ein leerer Raum aufgetreten ist. Finden wir doch auch unter dem Deckel einen derartigen leeren Raum (Vacuum) und sonst überall, wo nach völliger Entziehung der Skleraanlage noch Verdichtungen eingetreten sind. Wäre, wie Murbach glaubt, der eingestülpte Schlauch mit Flüssigkeit gefüllt, dann allerdings könnte man sich eine Einsaugung des Zwischenstückes nicht vorstellen; aber wir haben nicht den geringsten Anlass zu solcher Annahme.

b) Fadentheil: Auch im eingestülpten Fadentheil muss sich eine vom Plasma ableitbare Substanz befinden, die sich zu den in Wirteln stehenden kleinen Häkchen *(Physophora, Athorybia, Agalmopsis)* des fertigen Fadens umbildet. Sie ist nicht direct nachweisbar, was kaum Wunder nehmen kann, da auch der zarte Verbindungsstrang im Basalstücke, welcher mit dem Protoplasma die Verbindung vermittelt, nur schwierig zu erkennen ist. Ueber die vermuthliche Consistenz dieser Substanz lässt sich aus solcher Zartheit nur folgern, dass sie nicht sehr fest ist. Sonst würden wohl ihre färberischen Affinitäten stärkere sein, ausserdem wäre die Einsaugung unverständlich, da alles in allem der die Einstülpung herbeiführende negative Druck nicht gar zu hoch angesetzt werden darf. Indessen kann die Stilettanlage im Faden auch nicht wohl eine rein flüssige sein, da sie dann in einem Gegensatze zur Stilettanlage im Basalstück stünde. Wir reden daher hier wie dort von einer plasmatischen, d. h. ebenso vom Protoplasma abstammenden Substanz, wie z. B. der Secretstrang; müssen dabei aber immer eine specifische Differenzirung der Stilettanlage, vielleicht eine eigenartige Combination von Gerüst und einer besonderen Interfilarsubstanz im Auge behalten. Hinsichtlich der Einsaugung derselben kommt als nicht unwesentlich in Betracht der Druck, welchen das Protoplasma auf den Aussenschlauch ausübt. Wir mussten ja die spirale Einlagerung des wachsenden Schlauches ins Protoplasma als eine erzwungene beurtheilen; die so entwickelte Spannung kann sehr wohl die Einsaugung von leicht beweglichen Plamatheilen ins Schlauchinnere unterstützen.

Am Innenfaden vollziehen sich die Reifungsvorgänge schneller als am eingestülpten Basalstücke. Zunächst reducirt sich der Durchmesser des Fadens, so stark er schon dem Aussenschlauche gegenüber vermindert war, noch mehr. Die Fig. 165 zeigt ihn gleichmässig rohrartig; im Innern dürfte die zarte Stilettanlage eingebettet sein. Wenn diese sich zu den kleinen Häkchen differenzirt hat (Fig. 189), ist der Schlauch im ganzen dünner, aber regelmässig knotig verdickt. Die sich stark färbenden Knoten entsprechen dem Stilettwirtel, die sehr zarten Verbindungslinien wahrscheinlich allein der hier völlig leeren Schlauchwand. Diese Abschnitte sind zweifellos gegen früher verdünnt; die in ihnen erst vorhandene Stilettanlage dürfte für die Wirtel mit aufgewendet worden sein. Jedenfalls kann von einer im Innenfaden vorhandenen Flüssigkeit (Murbach) absolut nicht die Rede sein.

Während wir bei *Physophora* in den accessorischen Cniden ca. 35 Windungen, sowohl an den Vorreife- als ruhenden Stadien treffen, zeigt *Agalmopsis elegans* deren nur neun (Fig. 188—190). Aber stets sind diese von viel beträchtlicherer Weite an den ausgereiften als an den Stadien unmittelbar nach der Einstülpung. Die Verminderung des Querdurchmessers scheint also durch eine beträchtliche Längsdehnung ausgeglichen zu sein. Doch dürfte die Dehnung auch mit structurellen Veränderungen der Wand selbst zusammenhängen. Fig. 189 gibt ein ziemlich getreues Bild des reifen Innenfadens. Da die Anordnung wegen der Häkchen perspectivisch nicht genügend widerzugeben war, habe ich in Fig. 190 noch ein ergänzendes Bild, ohne Berücksichtigung der Häkchen, dargestellt. Zunächst beschreibt der Faden von der Ansatzstelle am Basalstück aus zwei unregelmässig gelagerte Curven, die dann in neun ziemlich regelmässig geordnete übergehen. Man kann den Faden vom Anfang bis zum Ende direct verfolgen; die letzte Windung zeigt in Fig. 189 den Schlauch immer zarter werdend, wobei die Stiletwirtel dichter gestellt sind. Es entspricht diese Volumenabnahme den Befunden am ausgestülpten Schlauche, wo auch das Endstück dünner und zarter ist. So wenig man es auf den ersten Blick auch glauben möchte, umgreifen doch die Windungen das Basalstück nicht, sondern liegen wie zu Anfang einseitig von ihm. Die Täuschung wird durch die sehr schräge, fast Längsstellung der einzelnen Windungen verursacht, die ausserdem zu beiden Seiten sich gegen die urspünglich ganz fadenfreie Kapselseite vorschieben. Niemals habe ich das Basalstück die Axe einer sie umwindenden Fadenspirale bilden sehen und glaube auch — wenigstens für die Hydrozoen — dass

dies Verhalten bei Vorhandensein langer Schläuche nirgends nachgewiesen werden kann. — In Fig. 188 sehen wir die Anordnung des Innenfadens im wesentlichen mit Fig. 190 übereinstimmen.

Aus den Abbildungen geht ohne weiteres hervor, dass der Innenschlauch länger ist als der Aussenschlauch. Das ist ganz selbstverständlich, denn wenn wir auch eine Verdichtung der Fadenpropria bei der mit der Einstülpung verbundenen Contraction annehmen dürfen, so ist der Gegensatz vom Lumen des Innen- und Aussenfadens doch zu bedeutend, als dass nicht auch eine Längsdehnung in Betracht gezogen werden müsste. Bei der Einstülpung und dann bei der Stiletbildung streckt sich der Faden auf — wir dürfen wohl sagen — fast das Doppelte. Wie ungeheuer lang müsste der Faden erst sein, wenn das an den ältesten Wachsthumsstadien aussen wahrnehmbare Stück nur die Hälfte des wirklich vorhandenen Fadens darstellte, wie Iwanzoff es annimmt, der den Secretstrang als Innenfaden deutet! Das Resultat wäre ein so ungeheuerliches, dass schon darin ein wichtiger Einwand gegen die theilweise intracapsuläre Schlauchbildung zu finden ist.

Wie schon bemerkt, dürfte mit der enormen Streckung des Schlauchs bei der Widerhakenbildung auch eine structurelle Veränderung der Propria eingetreten sein. Die Wand wird ihre erst nicht unbeträchtliche Elasticität zum Theil verloren haben, wenigstens glaube ich das aus der Streckung ableiten zu dürfen. Zur nothwendigen Annahme wird es aber aus den Befunden am ausgestülpten Schlauche nach der Entladung (siehe unter III). Diese Befunde beweisen zugleich die Durchlässigkeit der Propria für Wasser, welche Fähigkeit den Wachsthumsstadien sicher abging. Geben wir eine Veränderung zu, dann steht der Annahme einer zweiten keine Schwierigkeit entgegen. Wir nehmen daher an, dass die Propria bei der Stilettausbildung ihre Elasticität stark einbüsst, dafür aber für Wasser durchlässig wird.

c) Deckelbildung: Mit der Einsaugung des Schlauches hat die Druckverminderung im Kapselinnern noch nicht ihren Abschluss gefunden. Die Vergrösserung der Stilettanlage im Basalstück beweist eine fortdauernde Einsaugung von plasmatischer Substanz, und auch damit hat es noch nicht sein Bewenden, vielmehr zieht der Strang eine dicke Plasmamasse nach sich, welche die Oeffnung im Skleramantel ausfüllt und zum Deckel der Kapsel wird. Die Deckelbildung hat zuerst Iwanzoff richtig beurtheilt, während ich 1894 den Deckel von der Skleraschicht ableitete. Die Verdichtung des Plasmaklumpens, der vielleicht seiner Substanz

nach mit der Stilettanlage identisch ist, schreitet sehr langsam vorwärts. Durch ihn bewahrt das Cnidarium bis zu den Reifestadien seine räumliche Beziehung zum umgebenden Protoplasma (auch am E.-Material, Fig. 184), wenn auch die Propria des Cnidariums längst schon den directen Zusammenhang aufgegeben hat. Die charakteristischen Umrisse des Deckels sind bald angedeutet. Von oben betrachtet erscheint er mehr oder weniger deutlich dreieckig; basal hängt er direct mit der Stilettanlage zusammen, welche Verbindung sich erst nach völliger Reifung der Widerhaken löst (Fig. 205), wenn auch der Verbindungsstrang erhalten bleibt.

Geht die Deckelbildung ihrem Ende entgegen, so markirt sich sehr scharf unter dem Deckel ein vom Verbindungsstrange durchsetzter heller, durch keinerlei Färbemittel sich tingirender Raum (Fig. 195), der im letzteren Verhalten dem Lumen im Basalstücke (Fig. 196) entspricht und als ein Raum verminderten Druckes, als ein nur gashaltiger oder überhaupt leerer Raum, als ein Vacuum zu betrachten ist. Wir finden denselben Raum auch an der fertigen Cnide (Fig. 202 u. a.). Entstanden müssen wir ihn uns denken bei der fortschreitenden Verdichtung des Secretes, was nun keinerlei Substanzeinsaugung in die Kapsel mehr zur Folge haben kann. Solch Vacuum kann sich aber nur unter dem soliden Deckel entwickeln, denn wir wissen bereits, dass die Sklera zu jener Zeit noch nicht erhärtet, wenn auch viel consistenter als an den Wachsthumsstadien ist. An jeder anderen Stelle würde daher die Wandung der Kapsel bei innerer Druckverminderung einschrumpfen.

3. Wanderung und Reife.

a) Wanderung: Die Thatsache der Wanderung haben wir bereits im I. Capitel festgestellt. Wir wissen, dass die in den Basalwülsten der Polypen gebildeten Cniden auf dem Stadium der Vorreife nach den jungen Nesselknöpfen überwandern und diese in gesetzmässiger Weise besiedeln.

Während der Wanderung vollziehen sich keine Aenderungen an den Cniden. Die Skleraschicht bleibt weich, wie sie war, was überhaupt als selbstverständliche Vorbedingung für die Wanderung anzusehen ist. Immerhin muss diese Thatsache befremden, da wir ja bis jetzt eine ununterbrochene hygroskopische Einwirkung des Plasmas auf das Cnidarium und die Skleraschicht feststellen konnten. Diese Einwirkung muss während der Wanderung eine Unterbrechung erfahren, sonst würde die Verfestigung der Skleraschicht bei dem nur gering noch anzuschlagenden Zuflusse aus dem Cnidarium bald

eintreten. So dürfen wir vielleicht sagen, dass der nach der Vorreife zur Geltung kommende Wandertrieb der Cnidocyten die Wasserentziehung zu einem vorläufigen Abschluss bringt. Erst nach Beendigung der Wanderung tritt die hygroskopische Wirkung des Plasmas auf die Kapsel wieder in ihr Recht.

Die meisten Autoren, und darunter auch Iwanzoff halten eine Wanderung der Cnidocyten für ausgeschlossen, weil sie sich die Fortbewegung der letzteren im Epithel nicht vorstellen können. Iwanzoff hält die Menge des noch vorhandenen Protoplasmas zur amöboiden Fortbewegung für zu gering und ausserdem den epithelialen Verband der Deckzellen, zwischen welchen die Cnidoblasten hindurch passiren müssten, für zu dicht, um letzteres zu gestatten. Aber was wissen wir im Grunde über die Bewegungsfähigkeit der Zellen? Unsere Befunde zeigen grosse Formveränderungen an den riesigen Vorreifestadien der accessorischen Cniden von *Agalmopsis elegans* (siehe z. B. Fig. 122); die langgestreckte Kapsel krümmt sich in der mannigfaltigsten Weise; sie vermag sich also dem Widerstande der Deckzellen anzupassen. Dass die letzteren nicht fest aneinanderhaften, sondern auseinander zu weichen vermögen, ergibt sich schon aus dem Aufrücken der Cnidoblasten im Epithel, in der Erwerbung der epithelialen Lagerung, was niemand bestreitet. Welches die Grenzen dieses Ausweichvermögens sind, lässt sich auch am dichtesten Epithel nicht ohne weiters sagen; wie beträchtlich sind oft die Trennungen, welche durch anschwellende Drüsenzellen in einem Verbande haardünner, also aufs engste gestellter Deckzellen (z. B. bei den Anthozoen) hervorgerufen werden. Je dicker und niedriger die Zelle, umso ausgiebiger dürfte sich ein Ausweichen gestalten. Man denke nur der Epithelzellen des Siphonophoren-Stammes, die die erstaunlichsten Formveränderungen — vom abgerundeten Klumpen bis zum schmalen langen Bande — durchmachen (siehe meine Arbeit von 1892). Und wenn schliesslich der reifende Cnidoblast nur noch wenig undifferenzirtes Plasma besitzt, das imstande wäre, amöboide Bewegungen auszuführen, so kann nicht bezweifelt werden, dass durch geeigneten Druck der umgebenden Deckzellen die Fortbewegung unterstützt werden wird. Kurz, da einmal die Thatsache der Wanderung feststeht, so ist auch nicht zu bezweifeln, dass die Cnidoblasten die Fähigkeit besitzen, mit Hilfe der Umgebung sich durch epitheliale Verbände hindurch vorwärts zu bewegen. Die Einzelheiten dieser Bewegungsweise wird die Zukunft uns zweifellos in kurzem lehren. Bis jetzt liess sich bereits das eine feststellen, dass es der Fusspol des Cnidoblasten ist, welcher bei der Wande-

rung stets vorangeht. Hier, wo in vielen Fällen der Kern liegt, ist auch das meiste Protoplasma noch erhalten.

b) Reifung: Die Reifung äussert sich zunächst in einer völligen Verdichtung des Secretes und der Skleraschicht. An Ort und Stelle des Verbrauchs angelangt und nach vollzogener Drehung der Cnide, welche nun den vorderen Pol peripheriewärts wendet, unterliegt die Cnide nochmals der hygroskopischen Einwirkung des Plasmas, die zur völligen Entziehung der Skleraanlage aus dem Cnidarium und des Wassers aus der Skleraschicht führen.

Das Secret ist nun vollkommen homogen, farblos, von lebhaftem Glanze und füllt den Innenraum der Kapsel zwischen Propria und Schlauch völlig aus. Farbstoffe aller Art werden von ihm aufs begierigste aufgenommen; hierdurch erweist es sich aber auch chemisch verändert. Diese Veränderung, die für die Erklärung des Entladungsprocesses (siehe unter III) von grösster Wichtigkeit ist, vollzieht sich sehr rasch im letzten Zeitabschnitt der Reifung, wenn die Skleraanlage ganz aus dem Cnidarium entzogen worden ist. Denn das völlig reife Secret erweist sich eminent quellungsfähig; diese bedeutende Affinität zum Wasser muss aber ein allerletzter Gewinn bei der Reifung sein, da sonst die Abgabe der wässerigen Skleraanlage nach aussen einfach unverständlich bliebe.

Für eine auffallende Veränderung in der chemischen Beschaffenheit des Secretes, als Abschluss der Reife, spricht sehr nachdrücklich auch eine beträchtliche Volumverminderung des Cnidariums (vergl. Fig. 173 und 200), die nicht aus der völligen Entziehung der Skleraanlage allein abgeleitet werden kann.

Die Propria liegt dem Secrete aufs innigste an, wie Cniden beweisen, bei denen durch die Conservirung die Wandung stellenweise vom Inhalte sich abhob (Fig. 200); es handelt sich dabei nur um eine Trennung der Sklera von der Propria, welch letztere an solchen Cniden sehr deutlich als kräftig glänzende doppeltcontourirte Linie zu erkennen ist. Wahrscheinlich hat sie sich bei der Volumverminderung des Secrets, der sie folgt, etwas verdichtet.

Eine bedeutende Veränderung macht die Sklera durch, wie ein Vergleich der Fig. 173 und 200 beweist. Sie gewinnt durch die völlige Wasserentziehung Härte, Elasticität und Form. Das bemerkenswertheste Moment dabei ist wohl die Formgewinnung. Denn die Cnide, die bei der Einstülpung ein Streben nach der Kugelform erkennen liess, dehnt sich jetzt in weitaus den meisten Fällen in die Länge unter gleichzeitiger Verminderung des Querdurchmessers. Dabei krümmt sie sich oft in charakteristi-

scher Weise, was besonders für die Cniden der Nesselknöpfe gilt. Sie bildet eine kräftige, aber nun doch viel schmächtigere stark glänzende, vollkommen glatte Hülle um das homogene Secret und den je nach der Reagentienwirkung verschieden deutlichen Schlauch, so dass die Cnide an scharfer Prägnanz der Form wunderbar gewinnt. Aber so eng die Formgewinnung an die Reife der Sklera gebunden ist, so darf man doch nicht sagen, dass letztere die Ursache für die Formbildung der Cnide sei. Denn für die oft übermässige Streckung der Kapsel *(Abyla, Rosacea)* oder für die Beibehaltung der kugelähnlichen Form *(Physalia, Apolemia* u. a.) dürften sich aus der bei den verschiedenen Siphonophoren jedenfalls identischen — oder fast identischen — Beschaffenheit der Sklera kaum mechanisch wirksame Ursachen ableiten lassen; vielmehr ist zweifellos in allen Fällen die Form der Cnide das Product einer bestimmten Veranlagung der Cnidoblasten. Im Protoplasma haben wir, in so geringer Menge es auch an der reifenden Cnide vorhanden ist, wie die Ursache der Einstülpung und Wanderung, so auch der Formgewinnung zu suchen. Es ist schwer, darüber Bestimmtes auszusagen, denn die Beeinflussung der Cnide durch das Plasma ist selbstverständlich mikroskopisch nicht festzustellen. Aber der Punkt ist zu interessant in Hinsicht auf die Auffassung der vitalen Vorgänge im Protoplasma, dass ich mir nicht versagen kann, mit kurzen Worten darauf einzugehen.

Das Protoplasma der Nesselzelle ist zu den verschiedenartigsten Thätigkeiten befähigt, die anscheinend auf chemisch-physikalischem Wege nicht erklärt werden können. Man wird vielleicht die hier analysirte Art der Secretverdichtung in der sich entwickelnden Kapsel schärfer beurtheilen lernen; warum aber die Wasserentziehung von einem Wandervorgang abgelöst wird, um dann wieder in Kraft zu treten, dafür chemische Ursachen im Protoplasma ausfindig zu machen, dürfte vielleicht überhaupt nicht gelingen. Bewegung des Protoplasmas und chemische Wirkung desselben sind zwar beiderseits auf moleculare Vorgänge zurückzuführen, ebenso wie das Wachsthum der Zelle und die Secretbildung; aber eben weil alle Lebenserscheinungen nicht aus den Wirkungen grösserer Plasmamassen, sondern nur aus denen der elementaren Bausteine des Plasmas abzuleiten sind, so wird man sie kaum genauer bestimmen können. Jeder Vorgang im Plasma zerstört Theile desselben und baut andere dafür auf; das ist ja der Kreislauf der Substanz im Lebenden, den ich bereits 1891 als das Charakteristicum der Organismen hinstellte. Leben ist eine Summe bestimmt gerichteter Bewegungserscheinungen, die Veränderungen der Umgebung zum Ziele haben, wodurch sie selbst

aufs neue hervorgerufen werden. Solche Bewegungsmöglichkeit ist nur im Protoplasma zu finden. Während die Erneuerung des gleichen Vermögens — die sich zugleich als Erneuerung der Substanz (Assimilation) darstellt — als die Hauptleistung gedeutet werden muss, ergeben sich als Nebenleistungen, die an specifische Eigenthümlichkeiten der Plasmen gebunden sind, Locomotion und Abscheidung.

In jedem Plasma sind diese Fähigkeiten differente, weil sie auf specifischen Structuren, die nur hier und nicht auch anderswo in gleicher Verkettung gefunden werden, beruhen. Wie treten aber die specifischen Veranlagungen in Wirksamkeit? Durch Auslösungen, die in uns zwar völlig unbekannter, aber doch streng gesetzmässiger Weise aus bestimmten Zuständen der Plasmatheilchen sich ableiten. Haben die einen Vorgänge ein gewisses Maass erreicht, so können sie dadurch Anlass zum Beginn neuer ganz verschieden gerichteter Vorgänge werden — so müssen wir uns die Einleitung der Wanderperiode vorstellen. Einflüsse von aussen, seien sie mechanischer oder chemischer Natur, lösen gleicherweise bestimmte Thätigkeiten aus — so werden sie die Wanderung zum Abschluss bringen und dafür die hygroskopische Wirkung im Plasma der Cnidocyte wieder anregen, bis diese ihren Abschluss in der völligen Wasserentziehung aus der Sklera findet. Nie und nirgends aber werden wir zur Aufklärung eines Vorgangs wesentlich andere Kräfte heranziehen müssen, als sie auch in der anorganischen Natur wirksam sind. Im Organismus wirkt keine besondere sogenannte vitale Kraft, wie sie jetzt wieder von manchen Autoren angenommen wird; nur sind die Vorgänge im Plasma, weil sie sich an dessen so schwer zu untersuchenden Bausteinen abspielen, für uns zunächst oder überhaupt unerklärbar.

Auch am Schlauche machen sich Reifungsvorgänge bemerkbar, indem alle Structuren schärfer sich abgrenzen und verfestigen. Dies gilt vor allem für die Widerhaken des Basalstückes, während die des Fadens, wie wir sahen, schon vor der Wanderung deutlich gesondert sind. Die grossen Stilette entstehen wie jene aus dem eingelagerten plasmatischen Strange im Basalstücke und verankern sich auf den zuerst angelegten drei Spiralbändern, deren Querrunzelung eine äusserst regelmässige im distalen Theile des Basalstückes wird.

Als wichtig sei hier nochmals bemerkt, dass die Stiletträger, nicht identisch sind mit den drei Spiralleisten der Propria. Sie entstehen unabhängig von einander, wenngleich sie sich später aneinanderlegen und verkleben. Die späteren Beziehungen der Propria zu den Stiletten documentiren sich z. B. an den Fig. 200, 201, wo wir zwischen beiden am proximalen Theile plasmatische Reste er-

kennen. Diesem Befunde gemäss erweisen sich die betreffenden Cniden übrigens als noch nicht völlig ausgereift, wenngleich sie bereits zur Entladung befähigt sind.

Der Verbindungsstrang zum Deckel scheint sich dauernd zu erhalten. Geeignete Methoden machen ihn auch an reifen Cniden sichtbar; seine Bedeutung dürfte darin liegen, dass er den Boden des Vacuums bildet. Unter diesem verbreitert er sich stempelartig und seine freie zarte Randpartie legt sich in den dreikantigen Querschnitt der Propria, deren Seitenflächen erst weiter abwärts zur directen Berührung kommen. Man lernt diese schwierig zu beurtheilenden Structuren genauer an geborstenen Cniden kennen, wo, wie Fig. 204, 205, 206 lehren, die Flächen der Propria auseinander gewichen sind und nun einen leeren Raum, gleich dem Vacuum selbst, umschliessen. Besonders instructiv ist Fig. 204, wo nur eine Fläche sich vom Verbindungsstrange abgehoben hat. Dieses Factum ergibt sich aus den Lagebeziehungen des Secretes zu den Flächen der Basalstückwandung. Hier sieht man die eingesunkene rechte und linke Fläche durch Linien in Benachbarung des Stranges eingezeichnet. Gegen die abgehobene Fläche zu fehlt die Einsenkungslinie, hier klafft ein weiter Spalt, oder besser: die Propria ist hier wie bei der Ausstülpung ausgeweitet — wenn auch durch andere Ursachen.

Mit der Anschmiegung der Propria an das Vacuum und den Verbindungsstrang haben gewiss auch die zarten Linien zu thun, die wir in Fig. 205 im Umkreis des letzteren sehen. Die theilweise Zerstörung des Zusammenhangs bringt Contouren zum Vorschein, die an der unversehrten Cnide nicht wahrnehmbar sind, die in der dichten Aneinanderpressung, wie sie sich aus dem negativen Druck im Schlauchinnern nach der Einstülpung und bei Verbrauch des Plasmastranges ergibt, ihre Ursache finden. Jedenfalls erklärt sich aus ihrer Anwesenheit die scharfe Abgrenzung des Vacuums, das aus einer gleichmässig breiten Lücke im Umkreis des Deckelzapfens sich zu einem Ring, mit drei stark vorspringenden Erweiterungen, die in die Kanten der Propria eingelagert sind, differenzirt hat. — Der scharfen Sculptur an der Propria entspricht wieder eine gleiche am Deckel, die durch die erstere veranlasst ist. Die Verdickungsleisten legen sich unter scharfer Einknickung (siehe vor allem Fig. 236, 245) als kräftige Doppellinien dem Deckel an, der ihnen entsprechend wulstartige Erhebungen (oder parallelläufige Einsenkungen?) entwickelt, wodurch er gleichsam wie in Gleitflächen leicht eingefestigt ist. Am freien Rande weichen diese Doppellinien etwas auseinander (z. B. Fig. 209)

und biegen über in die Kapselpropria, wo sie sofort verstreichen (Fig. 210—212).

Noch möchte ich zum Schlusse auf Fig. 206 hinweisen, die den vorderen Theil einer seitlich verletzten Kapsel darstellt. Das aufgelockerte körnige Secret (über die Auflockerung siehe Näheres bei Entladung) ist deutlich radiär zur Längsaxe der Kapsel angeordnet; es erscheint hiedurch die bereits bei „Vorreife" gemachte Beobachtung einer radiären Anordnnng der feinen Secretkörner bestätigt.

III. Entladung.

1. Fertiger Zustand.

a) Bau der Cnide: Die Cniden stellen eins der bewunderungswürdigsten mikroskopischen Werkzeuge dar, deren Thiere sich zum Schutz und zum Angriff bedienen. Wir haben gesehen, eine wie complicirte Entwicklung sie durchmachen, die in gleichmässigem Fortschreiten auf den Zeitpunkt, da sie in Benützung treten, hinführt. Diese Benützung ist eine momentane. Ist aber die Entladung erfolgt, so wird die Cnide, weil nunmehr unbenutzbar, vom Organismus ausgestossen. Mit ihr zugleich geht aber auch die Bildnerin, der Cnidoblast, zngrunde, und es bedarf der Differenzirung neuer Zellen, um den Verlust zu decken. Die Verwendung der Cniden bedeutet demnach einen beispiellosen Aufwand, der weit über das hinausgeht, was der Organismus z. B. in Drüsenzellen ausgibt. Denkt man nun gar an die massenhaften Anhäufungen von Cniden in einem Nesselknopfe, die insgesammt bei einer einmaligen Entladung vernichtet werden und deren Verbrauch auch die Zerstörung eines grossen, kunstvoll gebauten elastischen Apparates, von Musculatur, Drüsenzellen und verschiedenen Epithelien zur Folge hat — und nicht allein dies, sondern es gehen meist mit einem entladenen Knopf auch noch unentladene zugrunde, da sie der Polyp mit der Beute verschlingt und verdaut —; so kann man wohl sagen, dass eine grössere Verschwendung kaum in der Natur wieder angetroffen werden dürfte. Man rede nur nicht immer von Sparsamkeit im Haushalte der Natur. Sparsam ist die Natur nur in Hinsicht auf die Wahl der Mittel, da sie stets in zweckmässigster Weise das gebotene Material ausnützt und wir in jedem ausgebildeten Werkzeug die möglichst vollkommene Erreichung einer bestimmten Absicht bewundern müssen. Aber in Hinsicht auf den Verbrauch der Mittel finden wir eine so luxuriöse Verschwendung, dass wir darob staunen müssen. Denn dass Nesselknöpfe für die

Erhaltung der Siphonophoren nicht unbedingt nöthig sind, erweisen uns solche Formen, die keine Nesselknöpfe besitzen, wie z. B. die Cystonecten und Chondrophoren, von denen gerade die ersteren die riesigsten aller Siphonophoren liefern, während die letzteren die häufigsten sind.

Wie einfach sind aber — in Hinsicht auf den äusserlich complicirten Weg, den die Entwicklung der Cniden durchläuft — die Mittel, mit welchen das bewunderungswürdige Ende erreicht wird! Betrachten wir, bevor wir zur Beurtheilung des Entladungsprocesses übergehen, noch übersichtlich den Cnidenbau und den Gang seiner Herausbildung. Da ist in erster Linie das Secret zu berücksichtigen. Das Secret, welches wir in der reifen Cnide treffen, ist nicht völlig gleich dem Inhalte der wachsenden Cnide. In dieser fanden wir zunächst überhaupt kein Nesselsecret, sondern nur eine zweifellos wasserhältige Substanz, von der wir die Sklera ableiten müssen (siehe unten). Das Secret wächst in diese Flüssigkeit als ein solider, ziemlich dichter, vom Plasma ableitbarer Strang ein, der nach und nach sich in eine gleichmässige Körnelung auflöst, welche die Kapsel ausfüllt. Aus dieser morphologischen Aenderung dürfen wir auch auf eine chemische schliessen, eine Annahme, zu der uns vor allem auch der Entladungsbefund zwingt, der uns als Ursache die Aufquellung der Secretkörner, also ihre eminent starke Hygroskopicität lehrt. Diese kann sich erst am Schlusse der Reifeperiode entwickeln, da sonst die Entziehung der wasserhältigen Skleraanlage aus dem Cnidarium unverständlich bliebe. Somit muss das Secret sehr wesentliche chemische Umänderungen durchmachen, die bis zur Reifephase gleichen Schritt halten dürften mit der Entziehung der Skleraanlage, dann aber in plötzlich beschleunigtem Tempo verlaufen. Die Volumverminderung und intensive Färbbarkeit des Inhalts der reifen Cnide ergeben sich nicht allein aus der innigsten Aneinanderpressung der individuellen Secretkörnchen. Gewahrt bleiben sie nur durch einen vollkommen wasserdichten Abschluss der Kapsel. Das eingeschlossene Secret mit seinen starken Affinitäten gleicht dann einem beutegierigen, auf der Lauer liegenden Raubthier, das nur des Anstosses bedarf, um blitzschnell seine Kräfte zu entfalten und aus dem Hinterhalte hervorzubrechen. In einem gewaltigen Durst nach Wasser — um mich bildlich auszudrücken — liegt die einzige Ursache der Kapselentladung, worauf wir später einzugehen haben.

Um das Secret zu sammeln, zusammenzuhalten und schliesslich passend zu verwenden, bedarf es einer Hüllbildung, deren Function sich zum grössten Theil in ihren einfachen Lagebeziehungen zum

Secrete erschöpft. Diese Hülle ist die Propria. Sie ist der Secretbehälter; zunächst ganz ausschliesslich, später ausserdem noch der Träger von stilettartigen Anhängen, zu welchem Zwecke sie jedoch an den bewaffneten Stellen eine Verdichtung erfährt. Die Propria bildet während des Wachsthums ein abgeschlossenes Gefäss, das zwei Abschnitte aufweist: den Kapselraum und den Schlauch. Beide, wenngleich während des Wachsthums mit Secretinhalt, haben verschiedene Bestimmungen, die sich auch von allem Anfang an in ihrem physikalischen Verhalten documentiren. Die Kapselpropria ist durchlässig für die Skleraanlage, die Schlauchpropria nicht. Beide entstehen von gesonderten Punkten, die nur im Beginn der Schlauchbildung zusammenfallen. Die Kapselpropria ändert ihre Lage nie und ist immer im ganzen durchaus gleichartig, die Schlauchpropria hingegen wird zweimal umgekrempelt und erfährt bei und nach der ersten Umstülpung durch Anlagerung von eingezogener plasmatischer Substanz eine theilweise Verfestigung, indem sich drei spiral laufende Verdickungsstreifen in ihr entwickeln, an welchen die erwähnte Bewaffnung, die aus hintereinander gestellten Stiletten von verschiedener Grösse besteht, inserirt.

Die Entwicklung der Schlauchpropria ist eine sehr interessante. Wie die Kapselpropria entsteht sie jedenfalls durch Verklebung von Protoplasmafasern, doch ist, wie wir sahen, diese Verklebung hier inniger als an der Kapsel. Ihr distales Ende steht direct im Zusammenhang mit dem inneren Secretstrang. Sobald ihr Wachsthum und demnach auch das des gleichzeitig entstehenden Stranges abgeschlossen ist, muss ihr distales Ende, weil einem Zuge vom Secretstrang folgend, eingestülpt werden. Der Secretstrang sinkt allmählich in die Kapsel ein, durch den in dieser herrschenden negativen Druck, wie ihn die Entziehung der Skleraanlage aus der Kapsel (siehe unten) ergibt, eingesogen. Ihm folgt die Schlauchpropria als Innenrohr. Eine Reibung des Innenrohrs am Aussenrohr wird vermieden durch zweierlei Momente. Erstens ist das Innenrohr von weit geringerem Durchmesser als das Aussenrohr; die Schlauchwand erweist sich elastischer Natur und contrahirt sich bei der Entziehung des Inhaltes. Zweitens ist eine directe Berührung beider Rohre durch die Anwesenheit der Skleraanlage, einer dünnflüssigen Substanz, die sich zwischen beiden befindet, verhindert oder wenigstens ihres die Einstülpung störenden Einflusses beraubt.

Das Innenrohr gelangt nicht völlig leer in die Kapsel, vielmehr zieht es aus dem umgebenden Protoplasma Substanz mit sich, die in

der Kapsel zur Ausbildung der Stilette Verwendung findet. Da eine Einsaugung fester Gerüsttheile aus dem Protoplasma mit dem Phänomen der Einstülpung nicht gut vereinbar ist, weil eher ein Collabiren der Schlauchwand zu erwarten stünde, so muss die Stilettanlage flüssiger, mindestens festflüssiger Natur sein, und wir haben uns die Stilettbildung als einen Erhärtungs- oder Verdichtungsprocess unter Entziehung von Flüssigkeit (Wasser?) vorzustellen. Wie diese Entziehung stattfindet, ist schwer zu sagen. Sie könnte durch die Schlauchpropria und zwischen den Secretkörnern hindurch erfolgen, so dass die Flüssigkeit aus dem eingestülpten Schlauche sich der Skleraanlage zugesellen würde. Denn die Verdichtung der Sklera geht der Stilettbildung nicht voraus, vielmehr sind die Widerhaken des Fadens schon auf dem Vorreifestadium fast ganz fertig ausgebildet. Wir müssten dann aber annehmen, dass die Schlauchpropria, die ausserhalb der Kapsel, am Aussenschlauche für die Skleraanlage undurchlässig war, bei der Ausbildung der Widerhaken durchlässig wurde. Zu dieser Annahme nöthigen uns aber sehr bestimmt auch die Befunde beim Entladungsprocess (siehe unten). Es könnte zweitens aber die Wasserentziehung längs der Stilettanlage selbst erfolgen, wofür sprechen würde, dass die Stilette des Basalstückes zuletzt erhärten. Eine directe Verbindung ist ja durch den Deckel gegeben, der gleichen Ursprungs mit der Stilettanlage ist; als hygroskopisches Medium würde das am Deckel anhaftende Plasma wirken. Vielleicht laufen beide Vorgänge nebeneinander her.

Als Abschluss der Einstülpung tritt an der Basis des Deckels das Vacuum auf, zunächst als schmaler Spalt zwischen dem Deckel und dem oberen Ende der Stilettanlage, die mit dem Deckel nur eine schmale Verbindung aufweist, während sie seitlich den dreiflügeligen Querschnitt der Wand des Basalstückes ausfüllt. Während des Abschlusses der Secretreife dauert der negative Druck noch an, und da durch die von Anfang an solidere Beschaffenheit des Deckels und die schon beträchtliche Festigkeit der Sklera eine weitere Einsaugung von Substanz in die Kapsel und eine Schrumpfung derselben ausgeschlossen ist, so muss sich in der Kapsel ein leerer Raum bilden, dessen Lage unter dem Deckel sich aus der weichen Beschaffenheit der Stilettanlage von selbst ergibt. Die Bedeutung dieses Vacuums wird uns später klar werden. Es nimmt während der fortschreitenden Erhärtung aller inneren Theile des Schlauches seine prägnante Form an und dient wohl in erster Linie fortan dazu, den Deckel, dessen Beziehungen zum Stilettstrang

immer losere werden, im Kapselmunde zu fixiren; wenigstens lassen sich andere Momente für die immerhin feste Einfügung des Deckels nicht ausfindig machen. Denn die Einfalzung wulstartiger Vorsprünge in sehr regelmässig gestellte Furchen der Schlauchpropria, wie sie an der Uebergangsstelle zur Kapselpropria so deutlich hervortreten, dient jedenfalls mehr zur Regelung und Begünstigung der Deckelablösung als zur Einfestigung. Dass aber eine Ansaugung des Deckels vor allem an der reifen Cnide nothwendig ist, ergibt sich schon aus der elastischen Beschaffenheit der Sklera, die ohne Zweifel einen, wenn auch mässigen Druck auf den Deckel ausübt.

Die Entwicklung der Sklera ist die Triebfeder in der Ontogenese der Cniden. Die Sklera ist ein intracnidäres Product, das aber durch die hygroskopische Wirkung des Protoplasmas dem Cnidarium entzogen wird, wodurch im Kapselinnern der zur Einsaugung von Schlauchwand und dessen Secretinhalt nöthige negative Druck entsteht. Mit Ausnahme der Wanderperiode geht dieser Entziehungsprocess continuirlich und gleichmässig bis zur Entfernung sämmtlichen Wassers aus der Kapsel vor sich. Dieser chemische Vorgang ist in besonderer Weise complicirt. Vom Protoplasma aufgenommen wird nur das in der Kapsel befindliche Wasser; mit diesem gelangt aber auch die eigentliche Sklerasubstanz nach aussen, die in der Kapsel in starker wässeriger Verdünnung vorliegt. Das Protoplasma hat nicht das Vermögen, das Wasser von der Sklerasubstanz abzuspalten, solange es nicht in directe Berührung zu ihm tritt. Wäre nicht eine extracapsuläre Anlage der Sklera den Befunden gemäss aufs höchste unwahrscheinlich, so würde man vielleicht der hier gegebenen Analyse der Sklerabildung wenig Beifall zollen, da sie kaum durch viele ähnliche Beispiele gestützt werden dürfte. Wenn wir aber bedenken, dass dem Protoplasma auf unbekannten Reiz hin die Fähigkeit zusteht, den hygroskopischen Process ganz einzustellen und dafür locomotorische Vorgänge einzuleiten, so werden wir dieser scheinbaren Willkür gegenüber gern ein: „Ignoramus“ sprechen. Jedenfalls war es mir bei eingehendem Studium der Verhältnisse nicht möglich, eine einfachere Deutung zu gewinnen.

Je mehr Sklerasubstanz ausserhalb des Cnidariums, desto resistenter und glänzender die Skleraschicht. Die eigentliche Verfestigung tritt aber erst dann ein, wenn sämmtliche Skleraanlage ausserhalb des Cnidariums sich befindet. Dann verdünnt sich die äussere Wand, wird sehr hart und dabei doch elastisch, wofür der Vergleich

ruhender und entladener Cniden spricht. An letzteren ist die Sklera stets dicker als an ersteren und in wohl den meisten Fällen — wenigstens bei Hydroiden — ist die Kapsel nach der Entleerung kleiner als vorher (man vergleiche Fig. 212 mit Fig. 201). Die Sklera ist also nach der Verfestigung kräftig angespannt; ein Moment, das sicher bei der Entladung mitspielt. Aber es unterliegt auch keinem Zweifel, dass die Elasticität der Sklera unmöglich die Ursache der Entladung allein sein kann, da sie zu diesem Behufe sich viel zu unbedeutend erweist. Sie ist nur ein unterstützender Factor für die möglichste Beschleunigung des Vorganges (siehe unten).

Die Cnide selbst liefert uns also, nachdem wir so die einzelnen Bestandtheile durchgenommen haben, keine Anhaltspunkte, aus denen uns die Entladung verständlich würde. Das in der Kapsel auf Befriedigung seiner Affinitäten lauernde Secret steht in keiner directen Verbindung mit der Aussenwelt, von der es doch das Quellungswasser beziehen muss, und in der Hülle, die es birgt, liegen auch nicht die Fähigkeiten zur Herstellung einer Verbindung. Denn die Elasticität der Sklera, welche eine Ausstossung des Deckels herbeiführen könnte, wird reichlich aufgehoben durch die Wirksamkeit des Vacuums, das den Deckel fest in die Kapsel eingepresst hält. Daraus folgt, dass die Ursache, welche eine Berührung des Secretes mit der Aussenwelt herbeiführt (als welche wir uns das das Epithel umspülende Wasser vorzustellen haben), ausserhalb der Cnide gelegen sein muss, und es erübrigt uns nun noch, im einhüllenden Protoplasma nach Structuren zu suchen, die für den Mangel an der Cnide Ersatz bieten können. Vorher sei aber noch auf die Befunde an anderen Cniden hingewiesen, die uns lehren, dass in allen wesentlichen Punkten grösste Uebereinstimmung herrscht. Ich verweise auf Fig. 189, welche die reifende accessorische Cnide von *Agalmopsis elegans* darstellt, ferner auf die Fig. 214—217 der säbelförmigen Cniden von *Physophora*, auf die der grossen ellipsoiden Cniden von *Ag. elegans, rubra, Forskalia* und von *Athorybia*. Alle stimmen im Besitz von Sklera, Propria, Secret, Deckel und Vacuum überein; auch Widerhaken sind allgemein vertreten, sie fehlen z. B. im Basalstück der säbelförmigen Kapseln. In diesem konnte ich ferner nur 2 Spiralstreifen mit Sicherheit erkennen, doch dürfte einer derselben eine Vereinigung von 2 repräsentiren, wie sich aus der Einfügung des Deckels schliessen lässt. Weitere Differenzen entstehen durch Verkürzung oder völligen Mangel des Basalstücks,

was besonders für Hydropolyen gilt; aber alle diese Unterschiede sind ohne irgend welche Bedeutung in Hinsicht auf die Principien der Entwicklung und Verwendung der Cniden.

b) Konischer Aufsatz: Allen Cniden sitzt am Oeffnungspol ein eigenthümlicher Apparat auf, den wir zunächst indifferent, seiner Form wegen, als konischen Aufsatz bezeichnen wollen. Im einfachsten Falle bildet er einen schiefen Kegel, dessen Basis die obere Kapselfläche (Deckel und Sklerasaum) darstellt und dessen Spitze über dem Rand des Deckels liegt (Fig. 235 z. B.). So trifft man ihn an allen lebenden Cnidoblasten, die nicht zu Verbänden vereinigt sind, also z. B. an den verstreut stehenden Cniden der Polypen, Taster, Glocken und Deckstücke. Dieser so unansehnliche Conus besitzt eine complicirte Structur, von der bis jetzt wenig bekannt war. Er ist zunächst Träger des Cnidocils, des reizempfänglichen Apparats, der bei fast sämmtlichen Cnidocyten festgestellt wurde. Man kannte das Cnidocil als einen plasmatischen Stift von verschiedener Länge und Form, der, wie ich bei *Hydra* fand, aus einer Röhre hervorragt, die seitwärts am Kapselende im Protoplasma festhaftet. Röhre und Cnidocil bilden die steile Seite des Conus, der hohl und an seiner Spitze abgestutzt ist. Grenacher macht 1895 als erster weitere Angaben über diesen Conus. Er fand zur Seite des Cnidocils die „Schlotwandung“ zart längsgestreift; später gelang es ihm, die Längsstreifung im ganzen Umkreis des Schlotes (Conus) nachzuweisen. Sie erstreckt sich vom freien Schlotrand bis ein wenig unterhalb des Deckels, wo sie spurlos verschwindet. Grenacher hält diese Streifung als den Ausdruck einer „äusserst feinen Fältelung, deren Sitz die Schlotwand ist“. „Freilich“ — sagt er — „ist völlige Gewissheit zur Zeit unmöglich.“

Was Grenacher bei Hydra nur mit stärkster Immersion wahrnahm, ist bei den grossen Siphonophorencniden schon mit schwachen Objectiven zu erkennen. Der Anblick der Streifung, die ich bei meinem Aufenthalt in Messina zum erstenmal sah, ist ein sehr zierlicher. Die ganze Conuswand zeigt von der Basis zur Kuppe laufend Längslinien, je nach der Einstellung glänzend oder dunkel, die ein wenig schräg aufsteigen — gegen rechts sich wendend — und dabei an Deutlichkeit allmählich verlieren, während sie im Umkreis des Deckels ziemlich unvermittelt enden. Nur an der Cnidocilseite sind sie etwas weiter abwärts an der Sklera zu verfolgen und verstreichen hier auch weniger plötzlich (Fig. 226). Dieser längsstreifige Conus sitzt an der Sklera fest.

Er wird bis zu verschiedener Höhe vom undifferenzirten Plasma eingehüllt, bildet also nicht eine directe Fortsetzung der dünnen Hülle, welche die Kapsel umgibt und die oft an deren Berührungsfläche membranartig verdichtet ist. Daher kommt es auch, dass er an isolirten Cniden, die aus der Zelle herausgelöst sind, anhaftet, wie z. B. Fig. 219 es zeigt. Bei Essigsäurezusatz erhält man solche Bilder oft. Die Streifung endet unten an der Verwachsungslinie des Conus mit der Sklera, und zwar derart scharf, dass man angeheftete Fäden in den Streifen glaubt erkennen zu müssen.

Lange Zeit deutete ich deshalb auch die Streifen als selbstständige Fasern, die musculösen Charakters sein dürften. Als Fasern erscheinen sie auch besonders an zerstörten Kegeln (Fig. 232) und erinnern dann an die feinen Fäserchen, in welche sich gelegentlich die elastischen Gitterfasern auflösen, die den Zusammenhalt der Cniden in den Nesselknöpfen bewirken (siehe meine Arbeit von 1899). Trotz dieser Aehnlichkeit hielt ich sie für contractil, in dem Bestreben, aus ihrer Anwesenheit eine Erkenntniss der Entladungsursache zu gewinnen. Den Untersuchern von Nesselkapseln ist es gewissermassen zum Evangelium geworden, dass die Entladung durch Muskelthätigkeit herbeigeführt werden muss, und ich selbst habe ja früher (90, 92, 94) solche Anschauungen vertreten. Bald sollten die Muskeln im Stiel der Cnidocyten (der nicht selten beobachtet wird), bald in der dünnen Plasmahülle (Muskelmembran: ICH [1890]) zu finden sein; so verlegte ich sie denn selbstverständlich zum Schluss, da unten und seitwärts nichts Musculöses mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte (die Stielbildungen sind jedenfalls elastischer Natur), nach oben, an die Kapselmündung, und dachte sie mir derart thätig, dass sie durch Contraction den Deckel abreissen und so dem Wasser Zutritt zum Secret gewähren sollten. Die Cnidocilröhre, die bei den Knopfcniden als Angriffspunkt der Gitterfasern dient, dachte ich mir dabei als Stützpunkt für die zum Deckelrand ziehenden Fasern, deren Wirksamkeit nun als eine äusserst einfache und der ganze Process als ein sehr anschaulicher erschien. — Wie sehr ich in dieser ersten Annahme fehlgriff, wird sogleich und unter: Entladung erörtert werden.

Wie GRENACHER richtig annahm, ist die Streifung Ausdruck einer Längsfältelung der Conuswand, die am stärksten in unmittelbarer Umgebung der Kapselmündung ausgebildet ist. Aus den Beleuchtungsbefunden, aus der Art, wie die Streifung undeutlich wird, aus der Begrenzung von Rissflächen, die senkrecht zur Streifung

stehen, lässt sich das mit Sicherheit ermitteln. Direct erkennbar ist es (Fig. 209) an den grossen accessorischen Cniden von *Physophora* (siehe weiter unten). Je schmäler der Conus, desto flacher die Falten, deren man im Deckelumfang circa 24 zählt, bis sie ganz verschwinden; übrigens sind sie, wie es scheint, aus physiologischen Ursachen nicht immer gleich scharf ausgeprägt. Auch wirken in dieser Hinsicht die Reagentien verschieden, so ist das lebende Object, sowie Formolmaterial zum Studium am geeignetsten. Neben dem Cnidocil ist die Streifung meist am deutlichsten; hier legt sie sich aber nicht unmittelbar an den Mündungsrand, sondern umgeht das Cuidocil, das also innerhalb der Membran liegt, und tritt erst etwas tiefer mit der Sklera in Verbindung. Dieser Befund ist von einiger Wichtigkeit, wie sich später zeigen wird. Trotz dieser Umgehung des Cnidocils liegt dies doch nicht frei im Conusraum, vielmehr schiebt sich hier eine Art Septum gegen das Innere vor, welches die innere Fläche der Cnidocilröhre bildet. Dieses Septum ist oft kaum zu erkennen, manchmal wieder sehr deutlich, so z. B. in Fig. 236, 245 oder bei den säbelförmigen Cniden (Fig. 232), wo es unten über dem Mündungsrand scharf endet. Eine Längsfältelung konnte ich nie in ihm entdecken. Mit dem Deckel tritt es in keine Verbindung; überhaupt ergaben die Befunde immer — was besonders bei den säbelförmigen Cniden sehr deutlich war —, dass das Septum unten eine Oeffnung zum Conusraum freilässt und nur seitlich an die Conuswand sich anheftet.

Der Conusraum gleicht einem umgekehrten schiefen Trichter, der sich in wechselnder Weite nach aussen öffnet. Dieser Wechsel in der Oeffnungsweite ist ein höchst interessantes Moment. Wie die Figuren 236, 245 u. a. lehren, ist die Communication nach aussen bald völlig geschlossen (Fig. 241), bald sehr deutlich (Fig. 244). Je enger der Schlot, desto deutlicher die Streifung (Fig. 235). Der Cnidoblast hat demnach das Vermögen, die Conuswand zu contrahiren, wobei die Fältelung stärker hervortritt, und zu erweitern, wo das Umgekehrte der Fall ist. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man das Cnidocil als auslösenden Apparat für diese verschiedenen Spannungen in der Membran ansieht.

In Verbindung mit der gefältelten Conuswand treten solide kräftige Structuren bei den Cniden der Nesselknöpfe auf, die verschiedenen Zwecken dienen. Unwichtig für uns sind die eigenthümlichen Helme und Gitterfasern, die ICH (1899) ausführlich beschrieben habe. Erstere sind Verdickungen der Cnidocilröhre, letztere heften sich daran an. Von Bedeutung dagegen ist die Aus-

bildung einer soliden Platte bei den accessorischen Cniden von *Physophora* (und wohl auch bei anderen Cniden), die den Deckel bis auf eine kleine schlitzartige Lücke überspannt (Fig. 208, 209). Wir haben sie uns als eine Differenzirung auf der Innenseite der schrägen Conusfläche vorzustellen, die dadurch in ihrem Verlaufe eingeknickt wird. Denn die Längsfalten laufen vom Mündungsrand aus auf dieser Platte entlang, bis etwa zu $^2/_3$ von deren Länge, wagrecht auf die Cnidocilseite zu, dann biegt die Membran scharf um und steigt als hoher Conus, der sich nur sehr wenig noch verjüngt, empor. Gerade an diesen Cniden ist die Natur der Streifung, als Fältelung, aufs deutlichste zu erkennen, wie Fig. 209 lehrt; die gleiche Figur zeigt auch schräg von oben gesehen die Oeffnung (Deckplattenschlitz), welche zwischen dem freien Rande der Deckplatte und dem Mündungsrand der Sklera an der Cnidocilseite bleibt. Welches die Bedeutung dieser Deckplatte ist, kann erst später eingehender erörtert werden.

Das Cnidocil ist ein dicker Stift (grosse ellipsoide Cniden u. a. von *Agalmopsis, Athorybia, Physophora, Forskalia* u. a.) mit abgestutztem freien Ende, das etwas aus der Cnidocilröhre herausragt und von weicher, zerfliesslicher Beschaffenheit (siehe Fig. 241) ist. Sein proximales Ende ist in der Röhre nicht scharf wahrzunehmen; jedenfalls steht es in Beziehung zur gefältelten Membran, mit der es ja auch gleichen Ursprungs — als Differenzirung des apicalen Protoplasmas der Cnidocyte — ist. Man leitet es gemeinhin von der Wimperung ab, die die ectodermalen Epithelien im allgemeinen überzieht. Besonders Iwanzoff ist dieser Ansicht und findet das Cnidocil sogar auch in manchen Fällen als Wimperbüschel ausgebildet. Doch lehrt ein Blick auf die Iwanzoff'schen Fig. 20 und 28 auf Taf. 5, dass hier die Streifung des konischen Aufsatzes als Wimperung gedeutet wurde. Mir scheint die Ableitung wenig berechtigt. Denn es finden sich neben dem Cnidocil, z. B. bei den grossen Tastercniden von *Agalmopsis elegans* auf dem den Conus umgebenden superficiell gelegenen Plasma der Cnidocyte echte Wimpern, die völlig den auf den Deckzellen stehenden gleichen und sich himmelweit vom Cnidocil unterscheiden. Man vergleiche z. B. Fig. 218, das einen optischen Querschnitt von der oberflächlichen Partie eines *Forskalia*-Nesselknopfes darstellt. Die feinen, auf den Drüsenbläschen befindlichen Wimpern stehen frei, während die Cnidocils tief in die eigene Zellsubstanz hineinragen (denn die Cnidocilröhre ist ein Theil des apicalen Plasmas). Der Anlage nach sind natürlich beide Gebilde einerlei Ursprungs, denn es sind Dif-

ferenzirungen am gleichen Plasmabereich. Formell und functionell und ihrer speciellen Ontogenese nach sind sie aber völlig verschieden, und da wir auch an den Cnidocils keine Streifung oder Neigung zum Zerfall in feinere Einheiten nachweisen können — die IWANZOFF'schen Angaben darüber beruhen, wie gezeigt, auf Verwechslungen — so sehe ich nicht ein, was damit gewonnen ist, wenn wir phylogenetisch die Cnidocils als modificirte Wimpern auffassen.

Ich kann nicht umhin, hier eine Bemerkung einzuflechten. Wie die Cnidocils von den Wimpern, so suchen wir immer eine Structur von anderen, einfacheren abzuleiten — z. B. die Nesselzellen von Drüsenzellen (LENDENFELD) oder von Muskelzellen (CHUN) oder von Wimperzellen (IWANZOFF). Wenn ich sagen kann, die Nesselzelle ist eine eigenartige Drüsenzelle, so subsumire ich sie unter eine Begriffseinheit, die wieder unter eine andere höhere fällt. Wenn wir uns nur damit genügen liessen! Aber wer glaubt nicht die Nesselzellen direct aus einfachen Drüsenzellen entstanden? Phylogenetisch natürlich, nicht ontogenetisch. Die Verwandtschaft zu den Drüsenzellen besteht darin, dass in beiden specifische Substanzen gebildet und nach aussen abgegeben werden. Können wir aber sagen, die Nesselzellen sind aus der oder jener Drüsenzellart entstanden? Das ist unmöglich, denn es gibt keinen Uebergang zu einfacheren Zellarten. Das wesentliche Charakteristicum der Cnidocyten, die Ausbildung eines nur einmal in Verwendung tretenden, sehr stark quellfähigen giftigen Secretes ist nur in der Weise ermöglicht, wie wir es ganz allgemein bei verschiedenen Thiergruppen finden: durch Isolation, die nur auf einen gewissen Reiz hin aufgehoben wird. Ich kann mir ein derartiges Secret nicht unisolirt denken oder muss die Kapsel für überflüssig halten, wenn die Affinitäten des Secretes andere sind. Die Existenz der Cnidocyte ist und bleibt für mich völlig unerklärbar; sie ist gegeben und somit Ausdruck eines specifischen, für die betreffenden Thierformen charakteristischen Triebes.

c) Anderweitige Protoplasmadifferenzirungen: Da es sich darum handelt, die Function der Cnide zu erforschen, so gehe ich auf alle die Differenzirungen, welche nicht in Beziehung zur Entladung stehen, nicht näher ein. Diese weniger interessanten Eigenschaften sind das Resultat von Anpassungen an die Umgebung und ergeben sich aus membranösen oder faserigen Verfestigungen des Protoplasmamantels, der mit der Stützlamelle in innigste Beziehung tritt. Diese Beziehung documentirt sich besonders deutlich

bei Stielbildungen, mittels welcher der weit von der Lamelle durch zwischengelagerte zellige Elemente abgehobene Zellleib sich an der Lamelle verankert. Eine andere Bedeutung kann ich den Stielen jetzt nicht mehr zuschreiben, selbst wenn sie, wie das gewöhnlich der Fall ist, direct auch an der Cnide inseriren. Bei dem seitlichen Druck, der jedenfalls in jedem Epithel wirksam ist — er kann sich z. Th. schon aus dem Anschwellen der Drüsenzellen ergeben —, muss eine Fixirung der glatten Cniden nothwendig erscheinen. — Dem gleichen Zwecke dienen sporn- oder kammartige (Fig. 249) Verbindungen der Cnide mit den Plasmamantel; feste Verbindung der Cniden untereinander bewirken die Gitterfasern (Fig. 249); siehe darüber meine Arbeit von 1899.

2. Entladung.

a) Ursache der Entladung: Diese kann einzig und allein in einer plötzlichen Volumvergrösserung des Cnideninhalts gefunden werden. Alle früheren Annahmen, dass Druck von aussen die Kapsel zur Entladung bringe, sind völlig unhaltbar, da nichts vorhanden ist, was einen entsprechenden Druck auf die Kapsel ausüben könnte. Erst theilte ich die Ansicht Lendenfeld's, Nussbaum's u. a., dass eine Contraction des für musculös erklärten Plasmamantels die Kapsel zusammenpresse; dann nahm ich an, da an den Cnidocyten der Nesselknöpfe hievon nicht die Rede sein kann, dass die Sklera selbst contractionsfähig ist. Grenacher (95) findet die Kapselwand stark angespannt durch Druck in der Kapsel; sie hat demzufolge das Bestreben, den Deckel abzusprengen, was aber erst nach Ueberwindung des im gefältelten Schlote gegebenen Widerstandes möglich ist. Die Unhaltbarkeit auch dieser Deutung liegt auf der Hand. Denn der Deckel ist, wie leicht constatirt werden kann, nicht zu schwach, der Spannung Widerstand zu leisten; keine Kapsel entladet sich, wenn der Protoplasmamantel und der konische Aufsatz von ihr abgelöst sind.

Iwanzoff ist der erste und bis jetzt der einzige, welcher die Ursache der Entladung in das Secret verlegt. Er constatirte dessen gelatinöse, nicht, wie früher angenommen wurde, flüssige Natur, und glaubte an die Fähigkeit desselben, bei Zutritt von Wasser aufzuquellen. Dem Zutritt entgegen wirken Deckel und Sklera; er wird aber ermöglicht durch Druck der umgebenden Zellen auf die Cnide, welche so ihren Deckel abwirft. Die eminent hygroskopische Eigenschaft des Secretes ermöglicht die grosse Schnelligkeit des Entladungsvorganges. — Ich schliesse mich, bis

auf die Erklärung, wie das Wasser in die Kapsel gelangt, völlig dem russischen Forscher an und glaube unsere Auffassung über allen Zweifel sicherstellen zu können. Zunächst möchte ich mich aber gegen LENDENFELD wenden, der in seinem Referate (1897) die IWANZOFF'sche Ansicht verwirft, weil nach ihm die Kapselwand unmöglich imstande wäre, den Zutritt von Wasser zum Secret zu verhindern. Das erweise sich direct aus der Tingirbarkeit des Inhaltes intacter Kapseln. — Ich glaube verstehen zu dürfen, dass unter den intacten Kapseln lebende unversehrte Cniden gemeint sind. Denn es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass durch das Abtödten des Trägers der Nesselzellen auch die chemische Beschaffenheit der Cniden verändert wird. Die Cnide nimmt aber im lebenden Zustande keine Farbstoffe auf, wie vitale Färbungen der Nesselknöpfe mit Methylenblau und Congoroth erweisen. Wohlgemerkt, es gilt dies nur für die ausgereiften Cniden, während die Jugendstadien sich leicht tingiren. Aber auch bei diesem Befunde ist es sehr zweifelhaft, ob sie sich intra vitam färben, so wie das wohl überhaupt für die sogenannt vitale Färbung noch nicht sicher erwiesen ist. Es können sich sehr wohl im lebenden Plasma Theilchen färben, die aber gar nicht intra vitam sind, sondern todte Zerfallsproducte des Plasmas darstellen (siehe auch MAYER 98). Wie weit dies für die Cniden gilt, ist zur Zeit nicht festzustellen. Jedenfalls bestehen aber Verschiedenheiten zwischen fixirten und nicht fixirten Cniden gerade in Hinsicht auf das Verhalten zu Farbstoffen; denn die „lebende" Cnide färbt sich nicht.

Durch die Fixirung verliert das Secret seine hygroskopischen Fähigkeiten, wie man an zerschnittenen Cniden vom Sublimat-, Osmium- und Formolmateriale leicht feststellen kann. Um überhaupt die Art und Weise, wie das Secret in Function tritt, kennen zu lernen, bedarf es zufällig günstiger Präparate, an denen nur eine theilweise Entladung stattgefunden hat. Solche gewann ich sehr schön aus altem Osmiumessigsäurematerial von Nesselknöpfen der *Physophora* (siehe auch Fig. 252 und 253 von *Athorybia*), das ich schon 1894 in Neapel gesammelt hatte. Das Aussehen der Kapseln ist sehr eigenthümlich. Die Verquellung des Secretes war nur theilweise, so dass es oft nur zur Auflösung in derbe, rundliche Ballen kam, die nicht den Schlauch vorstülpten, sondern mitrissen und zerfetzten. Alle diese halb entladenen Cniden zeigen den Schlauch abgerissen vom Cnidarium und in Fetzen entweder rückständig in der Kapsel oder im Secret vertheilt. Offenbar war das Secret bereits

zum Theil fixirt, ehe es seine Affinitäten befriedigen konnte; der eminent quellend wirkenden Essigsäure wirkte die fixirende Osmiumsäure entgegen, wie ja sonst an mit Osmiumessigsäure behandelten Knöpfen keinerlei Entladung durch die Fixirung angeregt erscheint. Dass die Entladung im speciellen Falle Hand in Hand mit der Fixirung ging, ergibt sich aus ihrer Unvollkommenheit, die bei natürlichem Reize nicht beobachtet wird.

Verschiedene Bilder zeigen den ausserordentlich leichten Zerfall des homogenen Secretes in eine gleichmässige Körnelung (Fig. 206, 212). Also kann die Homogenität nur auf einer sehr innigen Aneinanderpressung, nicht aber auf einer Verklebung der uns aus der Entwicklung bekannten Secretkörner beruht haben. Dies spricht zugleich für die solide Beschaffenheit der einzelnen Körner. Je ausgiebiger aber die Entladung war, um desto weniger Secretkörner sind noch vorhanden. Was ist mit den anderen geschehen? Sie sind durch Wasseraufnahme verquollen und verflüssigt worden. Wir dürfen wohl annehmen, dass jedes Secretkorn mit grösster Begier Wassermolecüle an sich reisst, dabei in seinem Bestande aufgelockert wird und sich löst. Aus der Körnermasse wird eine leicht bewegliche Flüssigkeit, die in noch zu schildernder Weise Verwendung findet.

b) Anstoss der Entladung. Nachdem wir so als über jeden Zweifel gewiss die Ursache der Entladung im Aufquellen des Secretes feststellen und so die Iwanzoff'sche Angabe bestätigen konnten, bleibt jetzt noch die Beantwortung der dunkelsten Frage, wodurch das Secret in Berührung mit dem Quellwasser gebracht wird. Diese Frage ist bis jetzt vollkommen offen, denn die einzige versuchte Antwort (Iwanzoff [97]), gemäss welcher der Druck der anliegenden Zellen den Deckel von der Kapsel sprengen soll, ist völlig unhaltbar, wenn wir z. B. die accessorischen Cniden der Nesselknöpfe berücksichtigen, wo nichts in der Umgebung ist, das einen Druck ausüben könnte. Die Kräfte für die Ablösung des Deckels, in welchem Momente auch ich den Anstoss zur Entladung finde, müssen in der Zelle selbst gelegen sein. Das folgt ohneweiters schon aus der Anwesenheit eines reizpercipirenden Apparates, des Cnidocils, das ganz überflüssig wäre, wenn die umgebenden Zellen ausschliesslich den Anstoss lieferten.

Ich glaube nun auch in der Cnidocyte die den Anstoss liefernde Structur gefunden zu haben. Sofort, als ich in Messina die eigenthümliche Längsstreifung des konischen Aufsatzes bemerkte,

war ich überzeugt, dass nur in ihr die Ursache für die Ablösung des Deckels zu suchen sei. Von dieser unbestimmten Ueberzeugung bis zur klaren Erkenntniss des Vorgangs war aber ein weiter Weg. Dass ich die Fältelung zuerst für Muskelfäserchen hielt und sie am Deckel anheftend glaubte, habe ich bereits erörtert, auch wie ich mir ihre Zugwirkung vorstellte. Schon die Beobachtung des Entladungsphänomens, so wenig dieses sich auch im einzelnen analysiren lässt, zeigt doch deutlich, dass die versuchte Erklärung unhaltbar ist. Denn der Deckel springt immer unmittelbar an der Cnidocilbasis auf, während er nach meiner ersten Vorstellung vom Vorgang hätte entgegengesetzt davon abspringen müssen. Hier bleibt er aber gerade haften, ist also hier direct mit der Sklera in Verbindung. Nun glaubte ich die auflockernden Fasern an der Innenseite der Cnidocilröhre befindlich, wo sie zum Deckelsaume herantreten sollten. Aber weder zeigt sich eine Längsstreifung einwärts vom Cnidocil, noch treten überhaupt im ganzen Umkreis des Deckels Fasern direct an ihn heran. Wie ich schon zeigte, hört das Septum des Conus, welches das Cnidocil vom Innenraum trennt, vor dem Deckelrande auf und hängt nur seitwärts mit der gefältelten Membran zusammen. Also war durch Muskelwirkung absolut keine Erklärung für die Absprengung des Deckels zu gewinnen.

Grenacher fasst meiner Ansicht nach sehr richtig die Fältelung der Conuswand als Ausdruck eines „kräftigen Tonus", eines Spannungszustandes der Membran auf. Aber nach ihm wirkt dieser Tonus der Abstossung des Deckels gerade entgegen, und es bedarf eines Reizes durch das Cnidocil, um ihn aufzuheben und um die Kapsel durch die Wirkung der Skleraelasticität zur Entladung zu bringen. Die Unhaltbarkeit letzterer Ansicht wurde schon dargethan; auch lässt sich mikroskopisch das Verschwinden der Streifung nicht nachweisen. Im Gegentheil! wie die Fig. 253 lehrt, ist sie sogar recht kräftig nach der Entladung; im Vergleich zur Streifung an ruhenden Cniden des gleichen Präparates (Tastercniden von *Athorybia*, F-Behandlung) ist sie sogar deutlicher geworden. Die Faltung der Lamelle zeigt sich unmittelbar am abgesprungenen Deckel äusserst prägnant; wie helle Körner erscheinen die Umschlagsstellen in der Sprenglinie. Da die Explosion der Cnide als das Resultat der Fixirung gelten kann — wenigstens trifft dies für die meisten Fälle zu —, so wird die Membran gerade im Zustand der stärksten Anspannung fixirt worden sein; nicht aber darf man sagen, dass die bei der Explosion verstrichene Fältelung später wieder deutlich hervorgetreten sei. Das nimmt auch Grenacher nicht an; seine

Angabe, dass die Fältelung sich glättet, leitet sich vielleicht von der speciellen Wirkung der Pikrinsäure ab. Auch ich habe in vielen Fällen nach der Entladung die Fältelung nicht mehr erkannt; aber ich suchte die Entladungen meist durch Zusatz von Essigsäure zu veranlassen, welche Quellungen und Zerreissungen begünstigt.

Uebrigens ist auch die Art der Einfügung des Deckels in der Kapselmündung der Grenacher'schen Ansicht, dass die gefältelte Membran den Deckel in der Kapsel festhalten soll, ungünstig. Denn der Deckel hat die Form eines Conus — wenn auch in seinem oberen, eingefalzten Theile mit wenig geneigten Wandungen —, der vor allem einer leichten Ausstossung angepasst erscheint. Nun ist aber die Fältelung gerade am stärksten im Umkreis des Mündungsrandes der Kapsel entwickelt, wo die Membran der Sklera direct verschmolzen ist; die Spannung in ihr kann daher, wie mir scheint, nicht ein Zurückhalten des Deckels in der Mündung begünstigen, vielmehr müsste sie eher das Ausstossen unterstützen.

Auf diese Anschauung begründet sich meine Ansicht von der Ablösung des Deckels. Zwei Momente halten den Deckel in der Kapsel fest, zwei wirken dem entgegen. Als die ersteren ergeben sich der vom Vacuum gelieferte negative Druck und die Reibung an den Kapselwänden; letzteres Moment ist wahrscheinlich nur gering anzuschlagen. Auf die Ausstossung hin wirkt vor allem die Spannung in der gefältelten Membran. Die Sklera selbst ist in gleicher Hinsicht nur wenig (vielleicht gar nicht) wirksam, da sich ihr Contractionsbedürfniss hauptsächlich gegen das Secret wendet. Ein einseitig gegen die Kapselmündung gewendeter Druck in der Sklera ist bei der Festigkeit der Secretmasse kaum annehmbar; wahrscheinlicher ist, dass die Oeffnung der allergeringsten Spannung ausgesetzt ist. Dafür spricht auch, dass bei der Entladung die Weite der Oeffnung kaum vermindert wird (man vergleiche Fig. 206 und 211 a). Ich nehme nun an, dass auf den Cnidocilreiz hin die Spannung in der gefältelten Membran stärker wird, dadurch den negativen Druck und die Reibung überwindet und den Deckel in seiner Lage lockert. Das weitere ergibt sich dann sehr einfach und wird unter *c)* besprochen werden; ich möchte hier noch die Wirksamkeit der Membran einer genaueren Prüfung unterziehen.

Wir können uns die Wirkung der Membran dadurch deutlicher machen, dass wir ein Beispiel aus der Mechanik heranziehen, das

die entgegengesetzte Wirkung erläutert. Ein breiter elastischer, in gleichartige quere Falten gekrümmter Metallreif sei um einen wachsenden Baum gelegt. Je mehr sich der Baum verdickt, desto stärker überwindet er die Spannung im Reifen, dessen Falten dabei sich glätten. Schliesslich wird der Reif zerreissen; da er aber über sein Elasticitätsvermögen angespannt wurde, wird er sich nicht wieder in Falten legen, gleichwie eine übermässig angespannte Spirale sich auch nicht wieder zusammenrollt. Bei der gefältelten Membran liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Nicht die eingeschlossene Kapselmündung erweitert sich, sondern die Membran vermag unter bestimmten Verhältnissen ihre Spannung zu vermehren, indem die Fältelung sich steigert oder — um den Vergleich anschaulicher zu machen — die Falten durch Wachsthum sich erhöhen und demnach stärker auf die Unterlage drücken.

Anfänglich dürfte die Membran glatt sein, nur mit gegebener Tendenz zur queren Einfaltung. Durch Wachsthum steigert sich die Tendenz, da die Membran an der Kapselmündung fixirt ist; wäre nun das Wachsthum ein gleichmässig fortschreitendes, so würde zu einem bestimmten Zeitpunkt der Deckel ausgepresst werden. Ein gleichmässiges Wachsthum erfolgt aber nicht; dagegen tritt momentan ein starkes Wachsthum bei Zuführung eines geeigneten Reizes ein, wodurch scheinbar willkürlich der Deckel ausgepresst werden kann. Endet der Reiz, so glätten sich die Falten nicht wieder, gerade wie es dem Verhalten des elastischen Metallreifens entspricht; denn wie dort die Elasticität durch den wachsenden Widerstand des Baumes vernichtet wurde, so vernichtet hier der wachsende Druck der Membran den im Deckel gegebenen Widerstand, und es ist nichts da, was die Falten wieder glätten könnte.

c) Das Phänomen der Entladung. Um den Vorgang der Entladung präcis beschreiben zu können, bedarf es der Einführung einiger neuer Ausdrücke. Der konische Aufsatz heisst hinfort „Entladungskappe“, seine Wandung „gefältelte Membran“ (schon oben so genannt), der Innenraum „Wasserreservoir“ oder einfach „Reservoir“ (die Begründung dafür siehe unten). Der Deckel springt ab auf der „Cnidocilseite“ der Cnide. Von den drei Verdickungsstreifen der Basalstückpropria, in welche der Deckel eingefalzt ist, heisst der an der Cnidocilseite endende (ventrale), von welchem der Deckel abspringt und der möglicherweise eine die Ablösung begünstigende Structur aufweist, der „Ablösungsstreifen“, während die beiden anderen, zwischen denen der Deckel am oberen Rand mit der Sklera verwachsen ist,

einfach „rechter“ und „linker Streifen“ zu nennen sind. Am proximalen Ende des Ablösungsstreifens liegt der Ablösungspunkt. In der gefältelten Membran wollen wir diejenige Kreislinie, in der der entscheidende Druck auf den Mündungssaum der Kapsel und somit auch auf den Deckel ausgeübt wird, die „Sprenglinie“ nennen; das Cnidocil bringt die Sprenglinie zur Function auf den „Entladungsreiz“ hin.

Die Entladung verläuft gemäss der hier vertretenen Auffassung folgendermassen:

1. Reizphase. Das Cnidocil empfängt den Entladungsreiz und leitet ihn über auf die Sprenglinie, mit der es jedenfalls in directer Verbindung steht. Begünstigt wird die rasche Leitung durch völlige Isolation des Cnidocils, das vom Plasma der umgebenden Cnidocilröhre durch einen, jedenfalls mit Wasser gefüllten Raum getrennt ist, der wiederum an der Innenseite der Röhrenbasis mit dem Wasserreservoir direct communicirt. Bei der Reizleitung dürfte das Cnidocil oft zerfallen, da es nach der Entladung selten mehr deutlich zu erkennen ist. Ohne Cnidocil ist die Entladung isolirter Cnidocyten unmöglich. Die Existenz cnidocilloser Cniden — wenn es solche überhaupt gibt; bei den kleinen stäbchenförmigen Cniden der Nesselknopfendfäden konnte ich nie ein Cnidocil bemerken — erweist indessen auch die Empfänglichkeit der Sprenglinie für Nervenreize, die durch das Zellprotoplasma übergeleitet werden, und die vielleicht auch bei Cniden mit Cnidocils eine Rolle spielen.

2. Sprengphase. Auf den Entladungsreiz hin verstärkt sich momentan die Fältelung in der Sprenglinie und der dadurch hinreichend gesteigerte Druck auf die Kapselmündung lockert den Deckel in seiner Lage, treibt ihn vielleicht sogar aus der Mündung auf der Cnidocilseite heraus. Am stärksten und unmittelbarsten wird sich der Druck rechts und links neben der Cnidocilseite der Cnidenmündung bemerkbar machen, da hier der Reiz zuerst wirkt. Da ausserdem hier vermuthlich der Deckel am leichtesten sich ablösen kann, so ist es selbstverständlich, dass hier die Absprengung beginnt. Aber ohne Zweifel wird der Reiz, wenigstens bei genügender Stärke, die ganze Sprenglinie durchlaufen und somit die Absprengung besser gefördert werden. Auch die gesteigerte Spannung der entfernteren Sprenglinienbezirke wird die Absprengung an der Cnidocilseite begünstigen, wie sich aus dem Bau der Entladungskappe von selbst ergibt. Denn die gefältelte Membran legt sich,

ausgenommen die Cnidocilseite, dicht über den Deckel hinweg, was besonders an den accessorischen Cniden mit Deckplatte über dem Deckel auffällt; bei letzteren kann der Deckel überhaupt nur (vor Zerstörung der Structuren) am Ablösungspunkte abspringen, da die Deckplatte im ganzen übrigen Umkreis eine Verstärkung des Verschlusses vorstellt. Die über sie hinwegziehende Fältelung drückt nun nicht rechtwinklig gegen die Längsachse des Deckels, sondern schräg von der Seite gegen den Ablösungspunkt hin. Somit sehen wir in der scheinbar die Absprengung erschwerenden Structur gerade ein Hilfsmittel zur bestimmt gerichteten, also doppelt exacten Absprengung. — Sehr unwesentlich wird die gesteigerte Spannung auswärts vom Cnidocil wirken, da hier die Membran erst in beträchtlicher Entfernung vom Mündungsrand an die Sklera herantritt. Aber gerade auch dies Moment begünstigt die einseitige Ablösung, da sie ein Ausweichen der gepressten Kapselwandung an der Cnidocilseite begünstigt und somit die Reibung des Deckels am Ablösungsstreifen, also an der entscheidenden Stelle vermindert.

3. Saugphase. Der im Vacuum aufgespeicherte negative Druck reisst nach der Lockerung des Deckelverschlusses mit Ungestüm das Wasser aus dem Reservoir in die Kapsel hinein, wo es zunächst durch die Begrenzungsflächen des Vacuums hindurch mit dem Secret in Berührung kommt. — Die Wirksamkeit des Vacuums im erwähnten Sinne ist sicher von grösster Bedeutung für die Beschleunigung des Entladungsphänomens. Sobald der Deckel nur im geringsten in seiner Lage gelockert ist, muss der negative Druck sich direct auf die Kapselumgebung wenden, und da unmittelbar an den Deckel das im Kappenraum angehäufte Wasser grenzt, so wird dies sehr lebhaft einströmen und den ganzen Vacuumsraum ausfüllen. Somit ist die zunächst denkbar grösste Berührungsfläche des Wassers mit dem Secret gegeben, die sich übrigens sofort (siehe unten) bedeutend vergrössert, wenn das Wasser auch in die übrigen Schlauchabschnitte einströmen kann. Wir müssen aus den Befunden nach der Ausstülpung des Schlauches (siehe unten) auf die Durchlässigkeit der ganzen Schlauchwand schliessen, und wir haben ja auch bereits früher versucht (II), eine Veränderung in der Structur der während des Wachsthums für die Skleraanlage undurchlässigen Schlauchpropria aus den Befunden bei der Widerhakenbildung ableiten zu können. Für die Erklärung des so blitzschnellen Verlaufs der Secretverquellung ist die An-

nahme einer für Wasser leicht durchlässigen Schlauchwand unentbehrlich.

4. Quellungsphase. In dem gierigen Bestreben, sich mit Wasser zu verbinden, reissen die dicht gedrängten Secretkörner der unmittelbaren Nachbarschaft des Vacuums das in das letztere einströmende und durch die Schlauchpropria hindurch diffundirende Wasser aufs rascheste an sich und werden dadurch verflüssigt. Diese Verflüssigung bedeutet eine Volumvergrösserung, die bei der fortdauernden Zufuhr neuen Quellwassers zum Secret rasch sich bedeutend steigert, die Verlagerung des gequollenen Secretes nach aussen veranlasst, was wieder eine Vorpressung und Umstülpung des Schlauches zur Folge hat. — Die Aufquellung des Secretes geschieht unter dem Mikroskop mit rasender Geschwindigkeit. Dass in Wirklichkeit der Process lange nicht so schnell verläuft, lehrt die Beobachtung sich entladender Nesselknöpfe bei Lupenvergrösserung. Man sieht dann die langen Nesselschläuche aus dem Nesselbande hervorschiessen, etwa wie ein Krystall in einer Lösung anschiesst, derart, dass die volle Ausstülpung an sich wohl verfolgbar erscheint. Natürlich kann man bei so schwacher Vergrösserung keine Details erkennen. Man müsste ein Reagens ausfindig machen, das die Quellung verzögert — ein sehr wohl möglicher Versuch, da überhaupt die Entladungsgeschwindigkeit leicht zu beeinflussen ist (vielleicht durch eine geeignete Sublimatmischung mit Essigsäure) — und der bis jetzt so räthselhafte Vorgang wird sich vielleicht bequem unter dem Mikroskop studiren lassen. Jetzt sind wir nur auf Untersuchungen angewiesen, die im nächsten Abschnitte vorgetragen werden sollen.

5. Ausstülpungsphase. Die durch die Quellung veranlasste Ausstülpung des Schlauches schreitet vom proximalen zum distalen Ende desselben fort unter völliger Dehnung der Propria, deren Innenseite gegen aussen umgewendet wird. Die erst dicht zusammengepressten Widerhaken weichen aussen auseinander und lassen ihre Anordnung in drei Spiralzügen deutlich erkennen. — Das aufquellende Secret kann sich nur durch die Kapselmündung hindurch gegen aussen hin ausdehnen. Da die den Austritt verhindernde Schlauchwand nach-

giebig ist, so wird es diese durch die Mündung hervorpressen. Das aufgequollene Secret gelangt also sofort in das Schlauchinnere. Da aber die Zufuhr von Quellungswasser nicht aufhört — denn der Kappenraum steht ja in directem Zusammenhang mit der Aussenwelt, die Kapselmündung wird also immer von Wasser umspült —, so kommen immer neue Secretmassen mit Wasser in Berührung, die wieder aufquellend neue Schlauchtheile vorschieben und also in den Schlauch eintreten. Ich stelle mir vor, dass die Elasticität der Sklera von grosser Wichtigkeit für den Verquellungsvorgang ist, da sie die leicht in ihre körnigen Bestandtheile zerfallende Secretmasse vorschiebt, also direct dem Wasser entgegentreibt.

Bei der Ausstülpung sind folgende Widerstände zu überwinden:

a) der negative Druck, welcher die Secretkörner zusammenhält;

b) der negative Druck im Lumen des Innenschlauches;

c) die Elasticität der Schlauchpropria bei der Umstülpung;

d) der Widerstand des ins Innere des ausgestülpten Schlauchabschnittes eingedrungenen verquollenen Secrets;

e) der Widerstand der äusseren Medien (entweder Wasser oder Gewebe des Beutethieres, in welche sich der Schlauch einbohrt).

Zur Ueberwindung der Widerstände *a)* und *b)* dürfte die Elasticität der Sklera vor allem in Betracht kommen; sie wird auch den Beginn der Schlauchumstülpung unterstützen. Die völlige Umkrempelung dagegen, sowie *d)* und *e)* kommen ausschliesslich auf Rechnung der Secretverquellung und es ist vor allem Widerstand *e)*, den wir nicht unterschätzen dürfen. Darauf werden wir aber erst im nächsten Abschnitt näher eingehen können. Dass die Wand des Fadens ihre Elasticität bei der Stilettreife nicht völlig eingebüsst hat, erweist Fig. 252 und viele ähnliche Befunde. Wir sehen den nur theilweise entladenen Schlauch zu vier Fünftel übermässig durch das ausgeschleuderte Secret erweitert. Wo der Druck ein minder starker ist — oder wieder nachgelassen hat (im proximalen Theile) — ist das Schlauchlumen wieder verengt. Daraus ergibt sich ohneweiters die Elasticität der Propria. Es ist auch an sich ganz selbstverständlich, dass die Schlauchwand elastisch sein muss; denn sonst müsste sie bei der plötzlichen Vorpressung zerreissen. Zerrissene Schläuche trifft man aber nie — oder sie sind

nach der Entladung zerrissen worden —; wir dürfen sogar auch annehmen, dass die Elasticität der Wand der Vorwärtsbeförderung des Secrets günstig ist. Ferner wird bei nicht völliger Ausstülpung das Contractionsvermögen der übermässig angespannten Propria ohne allen Zweifel die Diffusion des Secrets ins umgebende Medium wirksam unterstützen. Dass jedoch die Elasticität eine geringere als an den Wachsthumsstadien ist, ergibt sich aus einem Vergleich der verschiedenen Durchmesser 1. vom soeben eingestülpten Faden zum wachsenden und 2. vom leeren ausgestülpten Faden zum secret-erfüllten (Fig. 150a zu Fig. 170 und Fig. 252).

6. Angriffsphase. Die zunächst als einheitlicher Dolch vortretenden grossen Widerhaken durchbohren die Haut des Beutethieres (falls dies in entsprechender Nähe ist und nicht allzu harte Flächen bietet) und schaffen somit eine Wunde, durch welche der Fadentheil in die weicheren Gewebe eindringen kann, wobei auch die kleineren Widerhaken in gleicher Weise wie die grossen wirksam sind und das Vordringen erleichtern. Aus dem wohl nicht völlig umgestülpten Schlauche diffundirt das flüssige Secret in die umliegenden Gewebe, wo es durch giftige Reizwirkung Lähmung der Musculatur (nebst vielleicht noch anderen Zerfallserscheinungen) hervorruft. — Es unterliegt keinem Zweifel, dass die am Schlauch ausgebildeten Dolche nur den Zweck haben, dem Beutethier Wunden zu schlagen. Grenacher (1895) besonders ist der Ansicht, dass überhaupt das Nesselsecret nur wirksam sein könne, wenn es direct ins Innere der Gewebe eingeführt wird. Ich schliesse mich ihm in dieser Hinsicht durchaus an, schon deshalb, weil ich dem gequollenen Secret keine wasserentziehende Wirkung zuschreiben kann. Das Secret ist, wie schon Möbius (1866) erkannte, keine Säure — etwa Ameisensäure —, denn es vermag Congoroth nicht zu bläuen. Wie soll ferner das Secret auf die Gewebe bei nur äusserlicher Berührung einwirken, da es sich ja mit Wasser mischt, also durch dieses zweifellos stark verdünnt wird, was seine Giftwirkung nur schwächen kann? Es besteht also wohl gar kein Zweifel mehr, dass nur die in die Gewebe eindringenden Secretmassen für den Angriff von Bedeutung sind.

In der Eindringung in die Gewebe des Beutethieres liegt aber der grösste Widerstand für den vorschiessenden Schlauch, wie z. B.

aus den interessanten Versuchen LENDENFELD's (1897), welcher Actiniententakel in Berührung mit verschieden consistenten Gallertplatten brachte, hervorgeht. Je härter die Hülle des Beutethieres, desto eher wird der Faden seitlich abgleiten; je fester die Gewebe, desto weniger vollkommen die Entladung. Es fragt sich überhaupt, ob im Beutethier je ein Schlauch völlig umgestülpt wird. Schon an frei liegenden Schläuchen sieht man meist im Innern einen noch verschieden langen, nicht ausgestülpten Abschnitt, der oft bis in die Kapsel verfolgt werden kann. Die Qualität des Reizes ist in dieser Hinsicht von grosser Bedeutung. So fand ich am *Agalmopsis elegans*-Taster, dass bei Essigsäurezusatz keine vollständige, bei starkem Druck aufs Deckgläschen dagegen oft vollständige Entladung eintritt. Der Zusatz von Essigsäure zum Wasser lässt also die Quellung minder vollkommen ausfallen als das reine Wasser — wenn nicht mir unbekannte Factoren bei dem Versuche mit von Einfluss waren (etwa die Cniden oder das Cnidocil im ersteren Fall nicht mehr ganz lebensfrisch waren, was sehr schwer oder nicht festzustellen ist).

Ein vollständig umgestülpter Schlauch unterscheidet sich sofort von einem nur theilweis entladenen. Ersterer ist glanzlos und mit verschieden stark zusammengesunkener Wandung. Die Anwesenheit vom Secret im Schlauche ist sofort nach dem Schusse leicht an dem starken Glanze kenntlich, der die Spirallinien und den Innenschlauch fast ganz oder auch ganz verbirgt. Hat nun aber ein solcher Schlauch irgend Bedeutung für den Angriff? Meiner Meinung nach nicht viel geringere als ein ganz entladener; denn das Secret diffundirt durch die Wandung hindurch. Das ergibt sich aufs deutlichste aus den Befunden am fixirten Materiale, wo in nur theilweise umgestülpten Schläuchen der distale Bereich glanzlos ist und sich im Aussehen dem ganz entladener nähert. Weiter proximalwärts nimmt der Glanz des Schlauches zu und je nach der Stärke der einzelnen Entladung setzt er sich bis zur Kapsel fort, so dass dann auch am weiten Basalstück nichts vom Innenschlauche — der in der Kapsel wieder deutlich wird — oder von den breiten Spiralbändern sichtbar ist. In der Kapsel ist entweder alles Secret verquollen; oft aber sieht man darin noch Reste der ehemaligen Körnelung (Fig. 252), die bei sehr unvollkommener Entladung sogar, an peripheren Theilen der Kapsel, in den homogenen Zustand des Secrets in der ruhenden Cnide übergehen kann. Die Glanzlosigkeit solcher nur halb entladener Schläuche

gegen das distale Ende zu erklärt sich nun nur aus einer Diffusion des innen gelegenen Secrets ins umgebende Medium, vor der Fixation durch das zugesetzte, die Entladung auslösende Conservirungsmittel. Somit sind die im Gewebe nicht völlig umgestülpten Schläuche nicht als umsonst ausgestossen zu betrachten; nur wird die Giftwirkung, weil durch die Diffusion verzögert und auf einen grösseren Raum vertheilt — nicht mit Macht einem kleinen Bezirke engespritzt —, geringer sein als bei ganz umgestülpten Schläuchen.

Daran, dass eine völlige Umstülpung überhaupt möglich ist, kann nach von mir angestellten Versuchen nicht gezweifelt werden. Eine andere Frage ist, ob dabei alles Secret aus dem Schlauche ausgetrieben wird. Das möchte ich bestimmt verneinen, denn die letzten Secretreste finden in der Cnide genügend Raum zur Quellung und werden durch keine rückständigen Quellmassen verdrängt. Die Vertheilung des in der Cnide restirenden Secrets ist durch nichts gehemmt, daher wird der Schlauch bei völliger Umstülpung auch nicht den Glanz besitzen wie zunächst bei theilweiser, und durch die Schlauchöffnung — die in günstigen Fällen bestimmt nachweisbar ist — wird die Vermischung mit Wasser, die ja auch durch die Propria hindurch erfolgt, wirksam gefördert werden.

d) Form des ausgestülpten Schlauches. Der Schlauch macht in der Kapsel seine eigentliche Ausbildung durch, deren Resultate aber erst genauer nach der Ausstülpung erkannt werden können. Was Complicirtheit des Vorgangs anlangt, steht die Schlauchbildung allen anderen Entwicklungsvorgängen in der Cnidocyte weit voran. Der ausgestülpte Schlauch stellt sich nun an den grossen Kapseln der *Physophora, Agalmopsis elegans* und *Athorybia* folgendermassen dar (Fig. 212, 252, 253, 229, 250).

Das Basalstück beginnt mit dem glatten Theil, welcher allein am Schlauch der Widerhaken entbehrt. Er ist von verschiedener Weite; die Verdickungsstreifen sind in der gedehnten Propria viel weniger deutlich, als es beim eingestülpten Schlauche der Fall war. Am folgenden bedornten Theile finden wir bei *Physophora* (Fig. 212) die Reihe der Dornen auf jedem der drei rechtsspiral (in der Kapsel linksspiral) ziehenden Stiletträger durch einen besonders kräftigen und zugleich längsten Widerhaken eingeleitet (Basaldorn), die alle drei den scharfen Dolch bilden, welcher die erste Wunde im Beutethier schlägt. Bei *Athorybia* (Fig. 252)

fehlen die Basaldornen. Dann folgt eine Serie schlanker zarter Widerhaken, bei *Athorybia* etwa 17, bei *Physophora* ca. 37. Jedem dieser mittleren Dornen entspricht eine Querwelle (Fig. 253 zeigt diese im Querschnitt) der Stiletträger; eine deutliche Gelenkbildung des Dorns an der Welle konnte ich nie nachweisen, glaube daher eher an eine Verwachsung. An der Grenze des bedornten Theils zum Zwischenstück schliessen die Hakenreihen mit einem kurzen kräftigen Enddorn ab.

Der Faden zeigt bei unseren drei Species die ihm anhaftenden feinen Dornen in Wirtel gestellt (Fig. 250, 252), deren Einzelglieder zu denen der übrigen Wirtel in gerader Linie, nicht spiral, gestellt sind. Sowohl im proximalen wie im distalen Theile nehmen die Dornen gegen das Schlauchende zu an Grösse ab und nähern sich die Wirtel. Am distalen Ende entspricht dieser Annäherung auch eine Verengung des Schlauchlumens, die schon in der Kapsel zu erkennen war (Fig. 189). In allen diesen Charakteren zeigen die Cniden insgesammt die grössten Verschiedenheiten. Es würde diese Arbeit zu sehr erweitern, sollte die ganze Mannigfaltigkeit, die sich in der Ausbildung der Cniden bei den Siphonophoren zeigt, beschrieben werden. Es galt, das Wesentliche hervorzuheben, nicht alle Details zu bringen. — Die Beschaffenheit des Endporus ist schwer festzustellen, da überhaupt eine völlige Entladung nicht oft zu Gesicht kommt, ferner die Endabschnitte sehr blass und zart und die Medien, darin sie sich befinden, nicht immer zur Untersuchung geeignet sind. So viel ich ermitteln konnte, hat der Porus die Weite des Schlauchlumens (Fig. 229) und die Spiral- oder gestreckten Leisten, welche die Dornen tragen, enden getrennt. Diese feinen Leisten sind übrigens oft nicht zu erkennen.

Eine interessante Thatsache ist, dass die Dornen des Basalstücks an dessen distalem, nicht am proximalen Abschnitt stehen. Zwei Ursachen lassen sich dafür anführen. Erstens hätten lange Stilette am proximalen Basalstück überhaupt nicht Raum genug zur Anlage, da schon die basalen Dornen des distalen Abschnitts in der reifenden Cnide fast bis zum Deckel vorreichen (siehe die Fig. 194, 173); kleine Dornen sind aber am Anfangsstück des Schlauches nutzlos, da gerade die Peripherie des Beutethieres dem Schlauche den Hauptwiderstand bietet (sind doch Crustaceen die Hauptnahrung der Siphonophoren). Zweitens aber ist die Berührung des Beutethieres mit der Siphonophorencnide wohl nur sehr selten eine so unmittelbare, dass ganz basalständige Dornen in Verwen-

dung treten könnten. Jedenfalls ist es nur von Vortheil, wenn der den Eingang bohrende Dolch etwas von der Kapselöffnung absteht. Natürlich darf diese Entfernung aber auch nicht zu gross sein, da sonst eine Abbiegung des Schlauches gar zu leicht erfolgen kann. — Eine weitere interessante Thatsache liegt in der schiefen Stellung des Schlauches zur Längsachse der Kapsel, die bei vielen entladenen Cniden auffällt. Sie ist jedenfalls bedingt durch die bei fast allen Cniden etwas schiefe Stellung des Kapselmundes zur Kapsellängsachse; der Kapselmund ist gegen das Cnidocil hin geneigt. Ob diese Neigung für den Process der Entladung von Bedeutung ist, darüber lässt sich schwer etwas aussagen; auch in Hinsicht auf die Verwundung des Beutethieres kann ich mir keinen Vortheil vorstellen.

Literaturverzeichniss. *)

1888. Allman, G. J., Report on the Hydroida II. Challenger, Bd. 23. Part 70.

1890. Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig.

1888. Bedot, M., Sur *l'Agalma Clausi* n. sp. Receuil Z. Suisse, Bd. 5.

1896. Bedot, M., Note sur les cellules urticantes. Revue Suisse Zool., Bd. 3.

1892. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

1891. 1892. Chun, C., Die canarischen Siphonophoren etc. I und II. Abhandlung Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch. Frankfurt. Bd. 16 u. 18.

1881. Chun, C., Die Natur- und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zool. Anz.

1897. Chun, C., Ueber den Bau etc. der Siphonophoren. Verhandl. der Deut. Zoolog. Gesellschaft.

1854. Gegenbaur, C., Beiträge zur näheren Kenntniss der Siphonophoren. Z. w. Z. Bd. 5.

1882. Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig.

1895. Grenacher, H., Ueber die Nesselkapseln von Hydra. Zool. Anz. Bd. 18.

1878. Hertwig, Gebr., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen.

1882a u. b. Jickeli, C., Der Organismus der Hydroidpolypen I und II. Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 15.

1896. Iwanzoff, N., Ueber den Bau etc. der Nesselkapsel der Coelenteraten. Bull. Soc. Imp. Natural. Moskau.

1887. Lendenfeld, R. von, Die Nesselzellen. Biol. Centralbl. Bd. 7.

1888. Lendenfeld, R. von, Ueber Coelenteraten der Südsee. VII. Zeit. wiss. Zool. Bd. 47.

1897. Lendenfeld, R. von, Die Nesselzellen der Cnidaria. Biol. Centralbl. Bd. 17.

1898. Lee, A. B. und Mayer, P., Grundzüge der mikroskopischen Technik. Berlin.

1866. Möbius, C., Ueber den Bau etc. der Nesselkapseln. Abh. naturwiss. Vereins. Hamburg.

1894. Murbach, L., Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden. Arch. Naturgesch. Jahrg. 60, Bd. 1.

---

*) Ich führe nur die wichtigsten Arbeiten an; vollständige Verzeichnisse hat von Lendenfeld in seinen Referaten über die Nesselzellen (87a und 97) gebracht.

1887. Nussbaum, M., Ueber die Theilbarkeit der lebenden Materie. II. Arch. mikr. Anat. Bd. 29.

1890. Schneider, K. C., Histologie von *Hydra fusca* etc. Arch. mikrosk. Anat. Bd. 35.

1891. Schneider, K. C., Untersuchungen über die Zelle. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien. Bd. 9.

1892. Schneider, K. C., Einige histologische Befunde an Coelenteraten. Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 27.

1891a. Schneider, K. C., Ein Beitrag zur Phylogenie der Organismen. Biol. Centralbl.

1894, 1896, 1898, 1899. Schneider, K. C., Mittheilungen über Siphonophoren. I—IV. I und III in Zool. Anz., II in Zool. Jahrb. Abth. Anat. Bd. 9, IV in Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 11.

1898. Weigert, C., Ueber eine Methode zur Färbung elastischer Fasern. Centralbl. f. allg. Path. Bd. 9.

1890. Zoja, R., Alcune ricerche etc. sull' Hydra. Boll. Sc. Pavia, Jahrg. 12.

1893. Zoja, R., Intorno ad un nuovo idroide. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 10.

Figurenverzeichniss.

Vorbemerkungen.

In den Figurenerklärungen wird als Abkürzung angewendet:

F für Formol.
S „ Sublimat.
O „ Osmiumsäure.
Fl „ Flemming'sche Flüssigkeit.
F (O) „ Nachbehandlung in Formol fixirten Materiales mit Osmiumsäure.
K b E für Kalibichromat = Essigsäure.
L „ lebendes Material.
C A „ Carmalaun (P. Mayer).
M Gr für Methylgrün.
G V „ Gentianaviolett.
M V „ Methylviolett.
M Bl „ Methylenblau.
C R „ Congoroth.
Orc „ Orcein.
Weig. „ Weigert-Färbung (Tinction der Sklera).

Römisch II und IV bezieht sich auf die bei Anwendung des Zeichenapparates benutzten Oculare; 1, 3, 5, 7, $^1/_{12}$ auf die Objective von Leitz.

Fig. 1. *Agalmopsis elegans*, F, CA, IV, 1. Ueberwanderung der accessorischen Wanderstadien vom Basalwulst (B) auf die jungen Nesselknöpfe (N Kn). F = Fangfaden, Gr W = Grenzwulst gegen den Stiel hin. U Kn = Urknospe der Nesselknöpfe, d Kn Kr = dorsale Knospenkrause des Fangfadens, * = Stelle, wo der Fangfaden quer abgeschnitten wurde, † = dorsale Austiefung des Basalwulstes, wo der Fangfaden sich einlagert, a cn = accessorische Cniden.

Fig. 2. *Agalmopsis rubra*, L. Ende der Schwimmsäule mit Schwimmblase (Sch Bl), Krause (Kr), in welcher die Nesselzellen entstehen, jüngsten Schwimmglockenknospen (Gl Kn; Urknospe = U Kn) und Stamm (St).

Fig. 3. *Plutus cnideuporus*, L. Polyp (P) und Taster (T), um die geringe Zahl der angelegten Nesselknopfknospen (N Kn) zu zeigen. F = Fangfaden.

Fig. 4. *Velella spirans*, L. Drei zeitlich aufeinander folgende Skizzen (a, b und c), welche die Lageverschiebung der Cnide α gegen die Cnide β zeigen.

Fig. 5—16. *Agalmopsis rubra*, L, IV, 5. Eine Serie von Entwicklungsstadien der grossen Cniden aus der Krause (Fig. 2), um die Form und Grössenverhältnisse lebender Jugendstadien zu zeigen.

Fig. 21 u. 22. Desgleichen, L. ohne Zeichenapparat. In 22 bedeutet * die äussere Grenzlinie des bei Sublimatzusatz geschrumpften Secretes in der Kapsel.

Fig. 23—29. Junge Bildungszellen vor Cnidenanlage, aus Basalwulst.

23—28. *Forskalia ophiura*, E. Zellformen, Vertheilung des Chromatins. 28 stellt nur Kern mit grossem Nucleolus dar.

29. *A. rubra*, O, MGr — GV, IV $^1/_{12}$. Zeigt die schaumige Beschaffenheit des Plasmas.

Fig. 30—35. Anlage der Cnide. *A. rubra*, Basalwulst.

30—32. Schnitt, F, Weig. 30 ist dieselbe Zelle wie 31, aber bei IV 5 gezeichnet, 31 und 32 bei IV $^1/_{12}$. Cnide schwarz.

33. Schnitt, F, MV, IV 5.

34. Schnitt, O, MGr — GV, IV 5.

35. Isolirt, O, MGr — GV, IV 5.

Fig. 36—53. Entwicklung der birnförmigen Cniden, Basalwulst.

36, 37. *A. rubra*, F, MGr — GV, IV 5. Wachsthumsstadien vor Secretanlage.

38, 39, 40, 42, 43, 45. *Physophora hydrostatica*, F(O), IV 5. Anlage des Secretstranges (dunkel) und des Schlauches.

41, 44. *A. elegans*, F, MBl. Dasselbe. 41 bei IV 5, 44 bei IV $^1/_{12}$ gezeichnet.

46—50. *A. rubra*, Fl. Aeltere Wachsthumsstadien. 46—48 zeigen das Cnidarium geschrumpft; 49, 50 den Secretstrang.

51. *Ph. hydrostatica*, O, II $^1/_{12}$. Einstülpungsstadium.

52. *A. rubra*, O, MGr — GV. Einstülpungsstadium.

53. *A. elegans*, F, MGr — GV. Einstülpungsstadium.

Fig. 54—71. Entwicklung der säbelförmigen Cniden, Basalwulst.

54—59. *A. rubra*. Vor Schlauchanlage.

54, 58. O, MGr — GV, IV 5.

55, 56, 59. F, GV, IV 5.

57. Schnitt, S, Weig., IV $^1/_{12}$.

60—67. *Ph. hydrostatica*, Anlage des Secretstranges und Schlauches.

60, 61, 65. O, MGr — GV. 60 bei IV 5, 61 ohne Zeichenapparat, 65 bei IV $^1/_{12}$ gezeichnet.

62, 63, 64, 66, 67. F(O), CA. 63 bei IV $^1/_{12}$, die anderen bei IV 5 gezeichnet.

68, 69. *A. elegans*, Schnitte, F, Weig., IV $^1/_{12}$. Zur Darstellung der Sklera.

70. *F. ophiura*, E. Gekrümmtes Stadium von dorsalwärts gesehen.

71. *Ph. hydrostatica*, F(O), IV 5. Einstülpungsstadium.

Fig. 72—79. Entwicklung einer sehr kleinen Cnidenart. Basalwulst.

72, 73. *A. elegans*, F, MBl, IV 5. Vor Schlauchanlage. In 73 ist das Cnidarium geschrumpft.

74, 76—79. *Ph. hydrostatica*, F(O), IV 5. Schlauchanlage und Einstülpung.

75. *A. rubra*, Fl, IV $^1/_{12}$. Schlauchanlage, Cnidarium geschrumpft.

Fig. 80—94. Entwicklung der accessorischen Cniden von *Agalmopsis rubra*, Basalwulst.

80, 81. O, GV, IV 5.

82, 91. Schnitt, S, Orc., IV $^1/_{12}$.

83. Fl, ohne Zeichenapparat.

84—88. O, MV, IV 5.

89—90. O, MG — GV, IV $^1/_{12}$. 90 ist ein Querschnitt.

92a, b, 93. L, IV 5. Um Grössenverhältnisse vor und nach Einstülpung zu demonstriren.

94. Fl. Zeigt Schrumpfung der Propria an älterem Cnidarium.

Fig. 95—128. Formen- und Structurbilder aus der Entwicklung der accessorischen Cniden von *Agalmopsis elegans*, Basalwulst und Nesselknopf.

95. S, ohne Zeichenapparat. Secretstrang sich verdickend.

96—98. F, MBl, IV 5. Schlauchanlage.

99—101. L. Anordnung und Endigung des Schlauches.

102—107. E, ohne Zeichenapparat. Zeigen Schrumpfung des Cnidariums, Propriastructur, Verbindung mit Plasma, eingesaugtes Secret aus Schlauch als Pfropf in Cnidarium hineinhängend.

108—112. Schnitte, F, Weig., IV $^1/_{12}$. Beschaffenheit des Schlauches. 108 bis 110 sind eine Schnittserie durch eine Cnidocyte, wo der Schlauch gegen das Ende hin angeschnitten; die Kapsel nur in 108 dargestellt.

113—115. F. Schlauchbildung. 113, 114 ohne Zeichenapparat, 115 IV 5.

116. S, IV 5. Schlauchbildung. Zum Vergleich der Cnidengrösse mit 115, Volumverminderung bei S-Fixirung.

117—120. Vorreifestadien. 117, 119, 120 F, IV 5. 118 L, ohne Zeichenapparat.

121—123. F. Wanderstadien. 121 GV, IV 5. 122, 123 IV 3.

124. F, IV 3. Reifestadium.

125—128. Wachsthums- und Vorreifestadien der grossen ellipsoiden Cniden. 125 S, GV, stellt Körnelung des Secrets dar. 126—128 L. Alle ohne Zeichenapparat.

Fig. 129, 130. Wachsthumsstadien der accessorischen Cniden von *Plutus cnideuporus*, Basalwulst.

129. L. Schlauchbildung.

130. E. Structurdarstellung der Propria. Die Verbindung mit dem Plasma gelöst, aber scharf markirt.

Fig. 131—149. Entwicklung der accessorischen Cniden von *Physophora hydrostatica*, Basalwulst.

131—138. F(O), CA, IV 5. Vor Schlauchanlage; Anlage des Secretstranges.

139—144. O, MGr — GV. Kapselkrümmung, Schlauchanlage. 140 ohne Zeichenapparat, die anderen IV 5. In 139 der Secretstrang eingezeichnet. 141—144 in der Zelle, 144 zeigt den Secretstrang im Schlauche.

145. O, MGr — GV, II $^1/_{12}$. Zeigt das Anwachsen des Secretstranges, der das Cnidarium schon fast ausfüllt.

146, 147. O. Secretanlage. 146 II $^1/_{12}$, Basalstück, 147 IV $^1/_{12}$, Endstück des Schlauches.

148. F(O), II 7. Verschiedenes Aussehen des Secretes im Schlauche.

149. F(O), IV 5. Sehr altes Wachsthumsstadium, kurz vor Einstülpung.

Fig. 150a u. b. *Ph. hydrostatica*, S, IV 5. Wachsthumsstadium der accessorischen Cniden; Secretdarstellung.

Fig. 150. *Forskalia ophiura*, KbE, IV 7. Anwachsender Secretstrang einer accessorischen Cnide, isolirt aus Basalwulst.

Fig. 151—167. Einstülpungsstadien, Basalwulst.

151, 152. *Plutus cnideuporus*, L. In 151 deutet die Pfeilspitze den Punkt an, bis zu welchem das Schlauchende in einer Viertelstunde eingezogen wurde. Ohne Zeichenapparat.

153—157. *Agalmopsis elegans*. 153—156 L, 157 E. Ohne Zeichenapparat.

158. *Forskalia hydrostatica*, L. Ohne Zeichenapparat.

159—164. *A. rubra*, Schnitte, O, M V, IV 7 (nur 164 IV $^1/_{12}$). 161, 162 sind die ersten, 163 der letzte Schnitt einer Querschnittserie durch eine Cnide.

165. *A. elegans*, Schnitt, F, C R, IV 7. Die Schlauchlänge aus vier Schnitten combinirt.

166, 167. *Ph. hydrostatica*, S. 166 ohne Zeichenapparat, 167 IV 5. In letzterer Figur Secret und Innenschlauch gezeichnet, im Innenschlauch wird die Stiletträgerspirale sichtbar.

Fig. 168—195. Vorreifestadien, Basalwulst.

168—173. *Ph. hydrostatica*, IV 5 (ausser 169, die ohne Zeichenapparat). 168—171 S; 172, 173 F. Ausbildung der Skeletträger und des Schlauches. Die Sklera nur in 171—173 dargestellt, in 168 die Propria eingezeichnet.

174. Desgleichen, S, ohne Zeichenapparat. Deckel von oben, die Ansatzstelle des Verbindungsstranges durchscheinend.

175, 176. Desgleichen, L, ohne Zeichenapparat. In 176 das Auftreten von Widerhaken des Fadens angedeutet.

177—179. *A. elegans*, E, ohne Zeichenapparat.

180—185. Desgleichen, L, ohne Zeichenapparat. Entwicklung der Stiletträger. In 185 b die Widerhaken des Fadens bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet.

186. *Plutus cnideuporus*, E, ohne Zeichenapparat. Die quere Fältelung der Stiletträger erscheint als Körnelung.

187. *F. ophiura*, E, ohne Zeichenapparat. Blick von oben auf die Oeffnung des Cnidariums; man erkennt den dreischenkligen Querschnitt des Basalstücks.

188—190. *A. elegans*, S. 188 ohne Zeichenapparat, 189 IV 5. In letzterer Figur die Widerhaken des Fadens eingezeichnet. 190 ist das Schema von 189.

191—195. *A. rubra*, Schnitte, O, M V, IV $^1/_{12}$. Entwicklung des Schlauches, des Deckels und des Vacuums.

Fig. 196—199. Reifestadien, junge Nesselknöpfe.

196. *A. rubra*, Schnitt, F, M V. Cnide quer, zeigt den dreischenkligen Querschnitt des Basalstücks.

197 a u. b, 198. *A. elegans*, F. 197 a u. b ohne Zeichenapparat, sind dieselben Cniden wie in Fig. 123 u. 124. 199 IV $^1/_{12}$.

199 a u. b. *F. ophiura*, K b E, IV 7. Bei a fehlen Sklera und Deckel.

Fig. 200—209. Ruhende accessorische Cniden von *Physophora hydrostatica*.

200. O E, IV 5. Cnide schräg von links und ventral gesehen. Faden nicht dargestellt. cn str = Cnidocilstreifen.

201. O E, IV 5. Cnide schräg von rechts und dorsal gesehen.

202, 203. O E, IV $^1/_{12}$. Vorderer Theil der Cnide von verschiedenen Seiten gesehen. cn str = Cnidocilstreifen, v = Vacuum.

204, 205. O E, ohne Zeichenapparat. Vorderer Theil von Cniden, die hinten verletzt sind. Der Vacuumraum durch Erweiterung des Basalstücks gegen dieses hin eröffnet. In 205 der Deckel gelockert.

206. F, IV $^1/_{12}$. Vorderer Theil einer Cnide, die durch Druck geplatzt. Zur scharfen Darstellung der Structuren.

207. S. IV 7. Vorderer Theil einer verletzten Cnide. Die Sklera ist am Deckel geplatzt, die Kapselpropria weit abgehoben.

208. F, IV $^1/_{12}$. Vorderer Theil mit Deckplatte und gefältelter Membran.

209. F, ohne Zeichenapparat. Blick von oben auf die gefältelte Membran (vorn abgeschnitten dargestellt), Deckplatte und Schlitz. Ende des Cnidocilstreifens angedeutet.

Fig. 210—213. Entladene accessorische Cniden von *Physophora hydrostatica.*

210, 211, 211 a, OE, IV $^1/_{12}$. Vorderes Kapselende, mit oder ohne anhaftendem Deckel, Schlauch abgerissen. cn str = Cnidocilstreifen (Reste).

212. OE, IV 5. Halbentladene Cnide.

213. F, IV 5. Vorderes Kapselende mit Basalstück des Schlauches. Stilets nur an einem Stiletträger eingezeichnet.

Fig. 214, 215. Ruhende säbelförmige Cniden von *Ph. hydrostatica.*

214. OE, IV $^1/_{12}$. Vorderer Cnidentheil von rechts. cn str = Cnidocilstreifen.

215. OE, IV $^1/_{12}$. Cnide von links, fast völlig dargestellt. Die Widerhaken des Fadens angedeutet.

Fig. 216, 217. Entladene säbelförmige Cniden von *Ph. hydrostatica.*

216. OE, IV $^1/_{12}$. Kapsel von ventral und ein wenig links gesehen. Deckel anhaftend.

217. F, IV 5. Kapsel von links gesehen, mit Basalstück des Schlauches, Deckel und Resten des Entladungsapparates.

Fig. 218—224. *Forskalia ophiura,* Ruhestadium und Entladung. Ohne Zeichenapparat.

218. L. Stück eines optischen Querschnittes vom Nesselknopf, zur Darstellung der Cnidocils und Wimpern. Ganz peripher, zwischen den Drüsennäpfchen eine winzige Cnide mit relativ riesigem Cnidocil; rechts ein Secrettropfen ausgetreten.

219—221. E. Accessorische Cniden oder Theile davon, zur Darstellung des konischen Aufsatzes. 221 entladen.

222—224. E. Säbelförmige Cniden, mit Entladungsapparat. Verschiedene Ansichten. Einige anheftende Gitterfasern gezeichnet.

Fig. 225—231. *Agalmopsis elegans,* ruhende und entladene Cniden von den Nesselknöpfen.

225—229. Accessorische Cniden. 225, 226 vordere Abschnitte mit konischem Aufsatz, 225 L, 226 F. 227 Theil einer entladenen Cnide, L. 228 Deckel, 229 Endstück des ausgestülpten Schlauches mit nur noch wenigen anheftenden Dörnchen.

230, 231. Säbelförmige Cniden, L. Vordere Abschnitte mit Entladungsapparat. In 231 das benachbarte Drüsennäpfchen ansitzend.

Fig. 232. *A. rubra,* L. Säbelförmige Cnide vom Nesselknopf, vorderer Theil mit Entladungsapparat.

Fig. 233. *A. elegans,* vorderes Tasterende mit Cniden.

Fig. 234—241. Desgleichen, Ruhende Cniden vom Tasterende.

234—239. F. Verschiedene Ansichten des vorderen Abschnittes sammt Entladungsapparat. 235, 236 von links, 234, 239 von ventral, 237, 238 von rechts. 238, 239 mit M Bl gefärbt.

238. L. Ausmündung des Innenraums des Aufsatzes gegen aussen deutlich.

241 a, b, c. L. Ablösung des Cnidocils.

Fig. 242, 243. *Ph. hydrostatica,* Cniden vom Tasterende eines jungen Thieres. Vorderes Ende mit Entladungsapparat. 242 L, 243 E.

Fig. 244, 245. *Athorybia rosacea,* Cniden vom Tasterende, L. Vorderes Ende mit Entladungsapparat.

Fig. 246, 247. *A. elegans,* Cniden vom Tasterende entladen, L. Vorderes Ende mit Theil des Basalstücks, mit Deckel und Resten des Entladungsapparates.

Fig. 248, 249. *A. elegans,* ruhende säbelförmige Cniden vom Nesselknopf, mit Helm, Gitterfasern und kammartig gestellten seitlichen Fäden, die wohl zur Verfestigung der Cnide in der Zelle dienen.

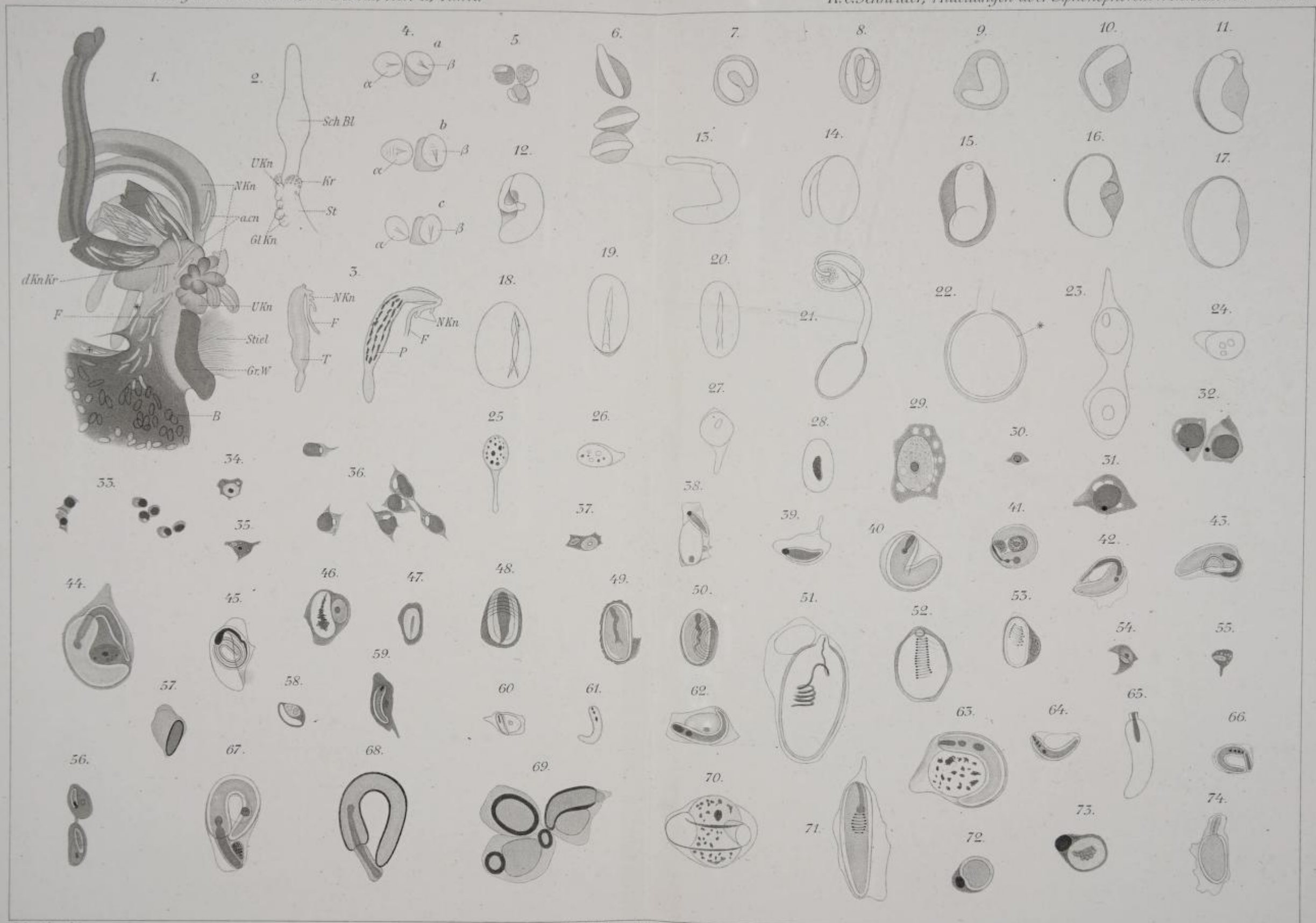
Fig. 250. *A. elegans,* Stück eines ausgestülpten Schlauches der accessorischen Cniden. Mit Innenschlauch.

Fig. 251. *Rosacea cymbiformis,* IV 7. Stück des Endfadens der Nesselknöpfe, um Form u. a. der stäbchen- und birnenförmigen Cniden zu zeigen. Die ersteren ohne Cnidocils.

Fig. 252, 253. *Athorybia rosacea,* F. Entladene Tastercniden. 252 vollständige Cnide mit theilweise umgestülptem Schlauche, IV 5. 253 vorderer Kapsel- und glatter Basalstücktheil, mit anhaftendem Deckel, Entladungsapparat, Plasmamantel, Resten ungequollenen Secretes in Kapsel.

Fig. 254. *Athorybia rosacea,* F, IV 5. Zum Vergleich der Grösse mit Fig. 252.

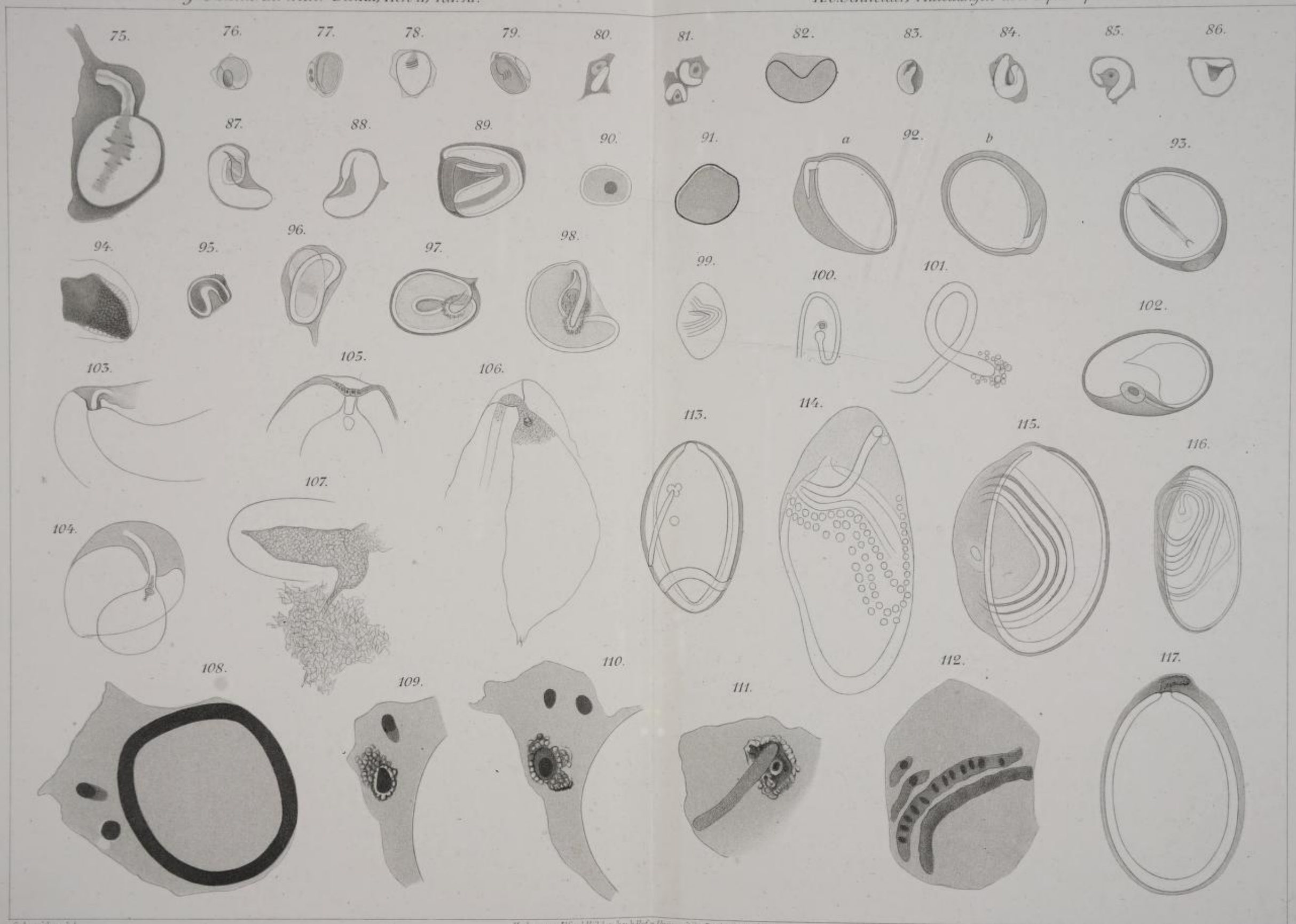
Druck von Gottlieb Gistel & Comp. in Wien.



Schneider del.

Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler Wien.

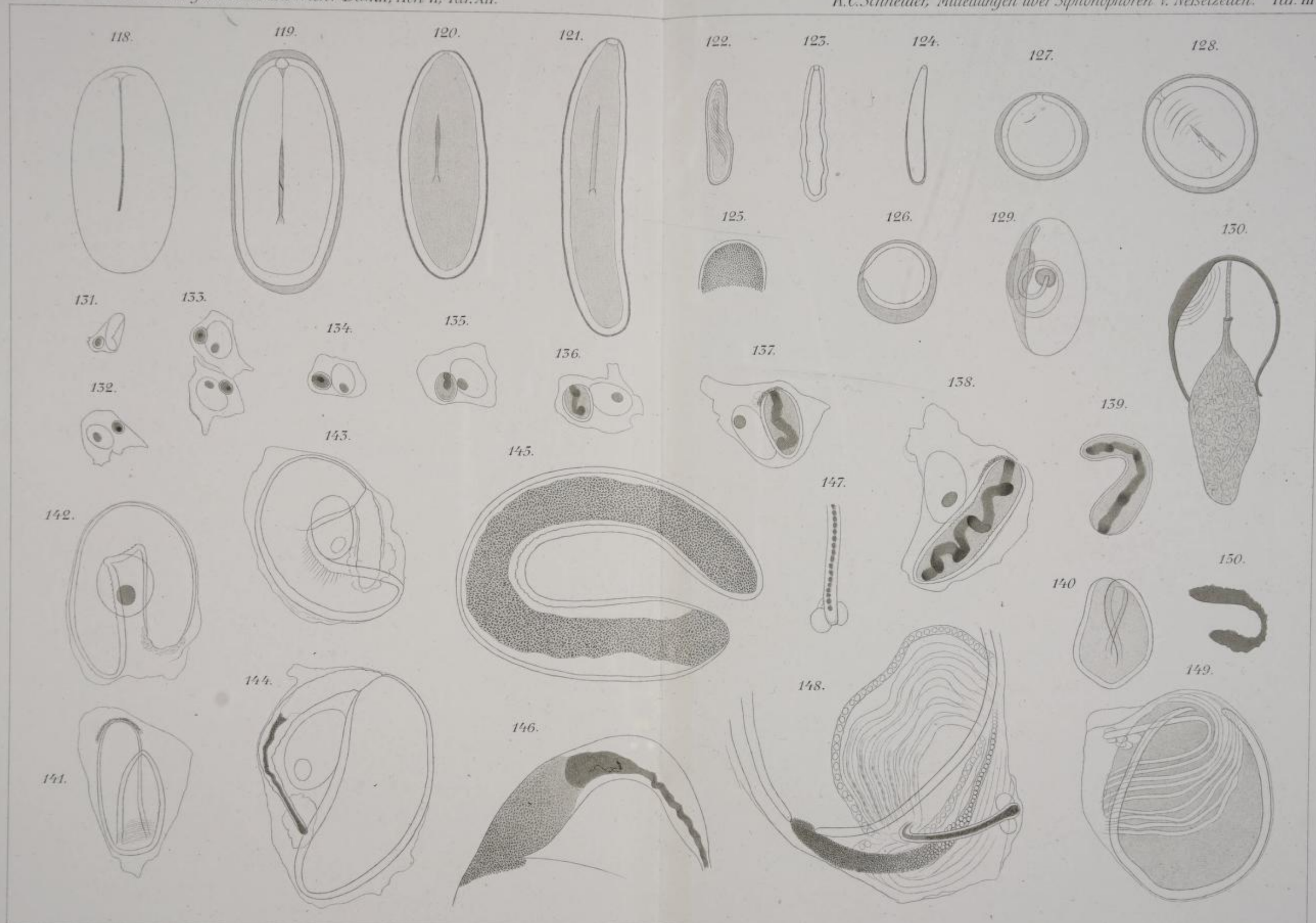
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.



Schneider del.

Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler Wien.

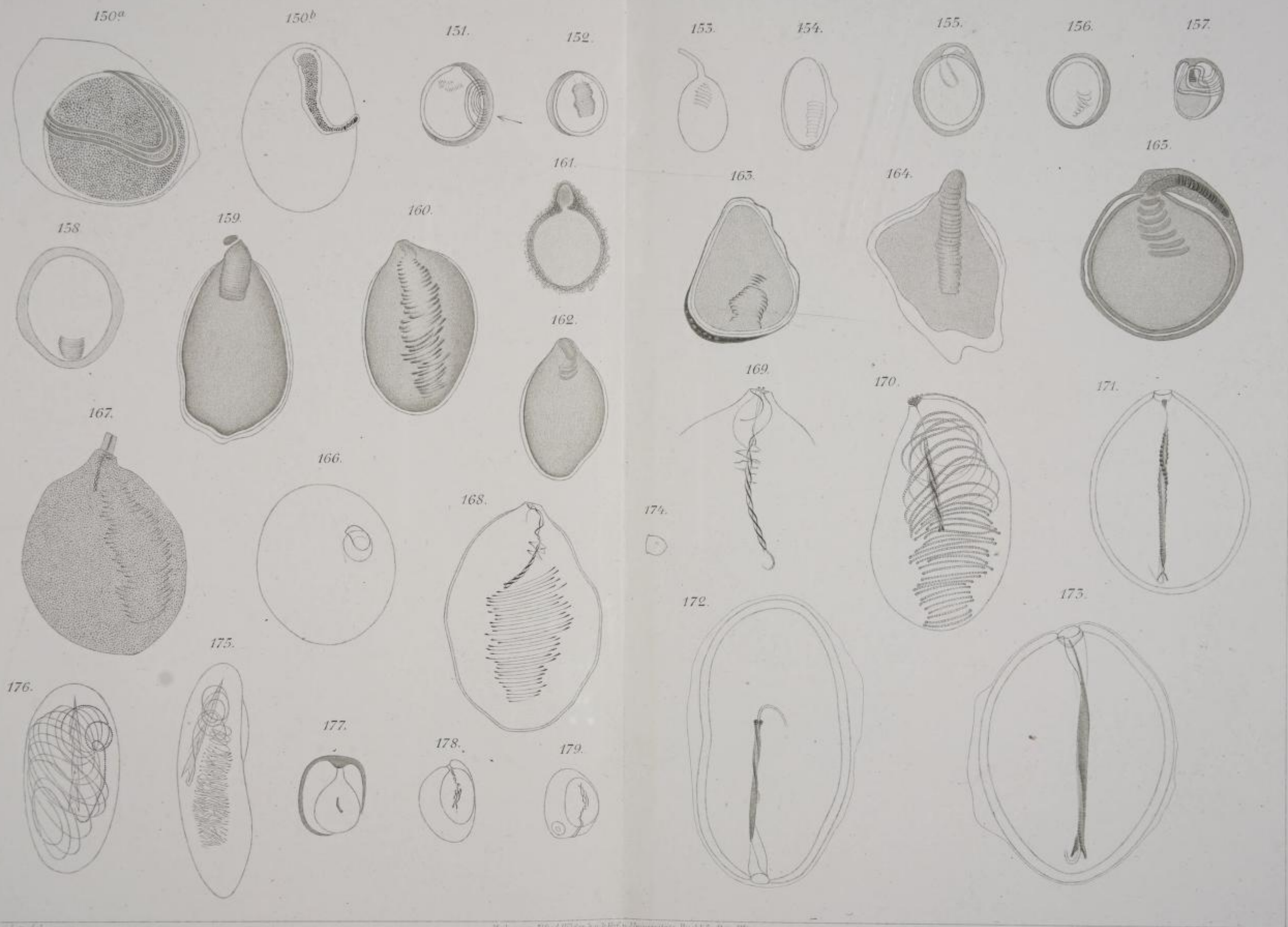
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.



Schneider del.

Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler, Wien.

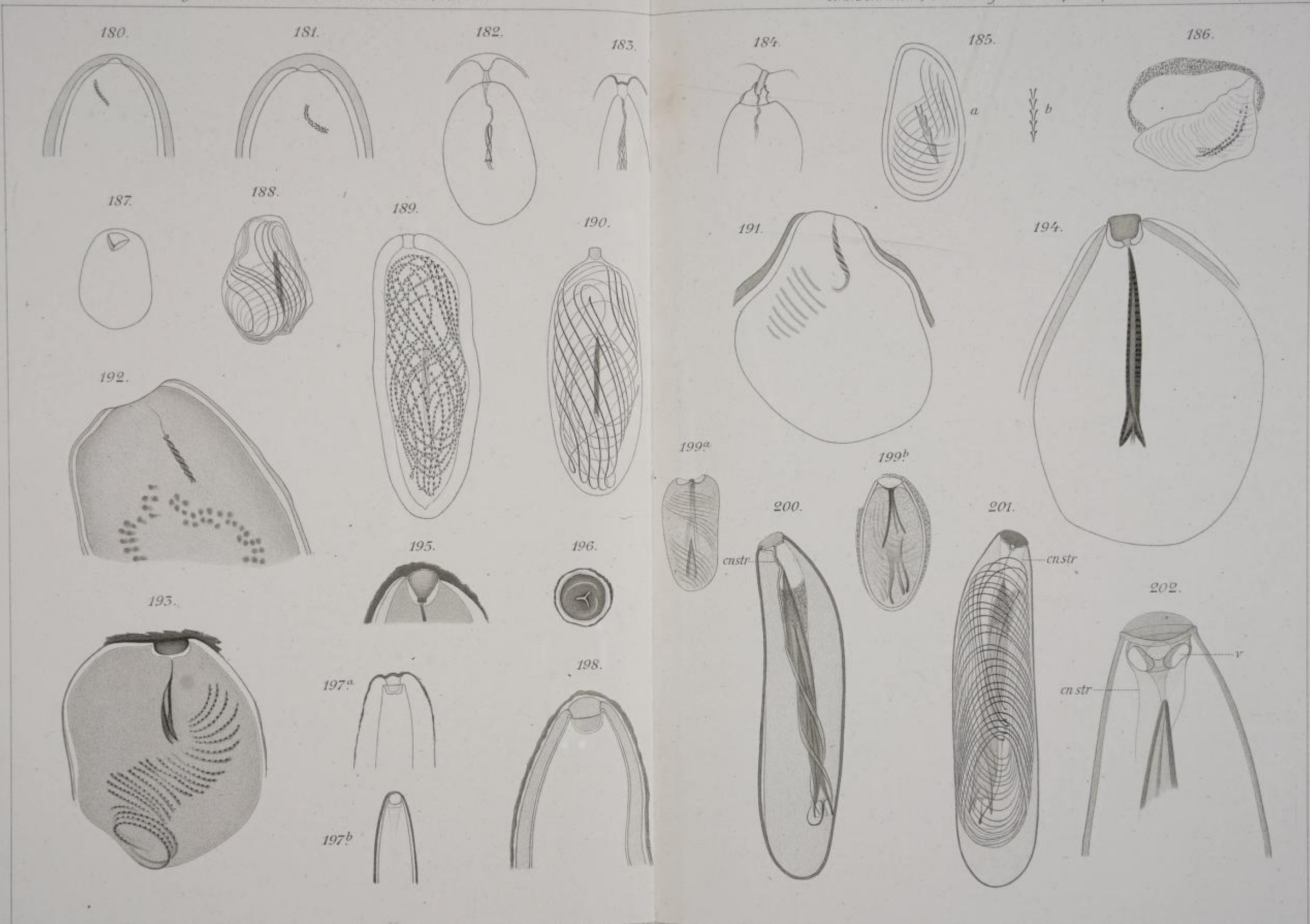
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.



Schneider del.

Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler, Wien.

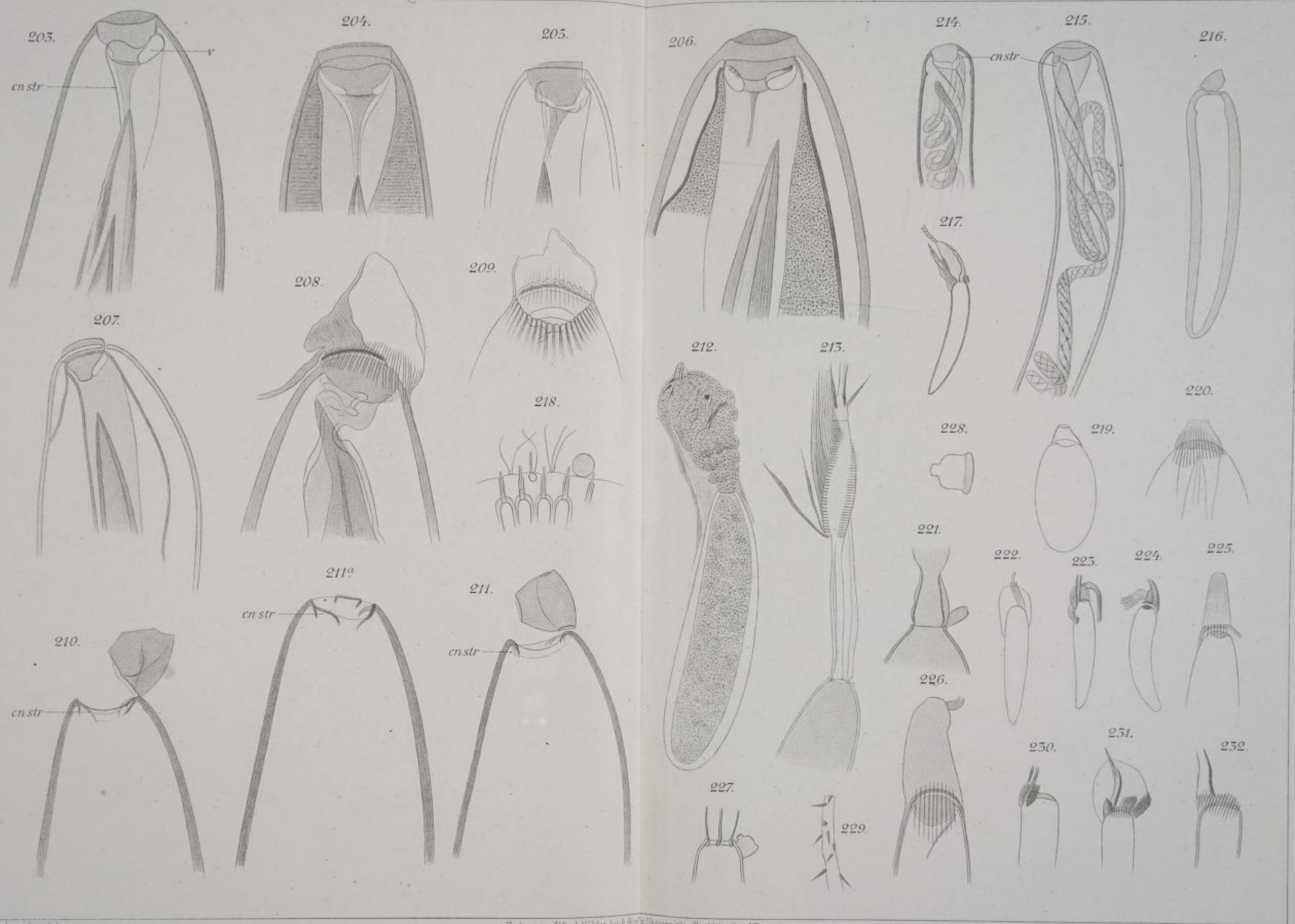
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

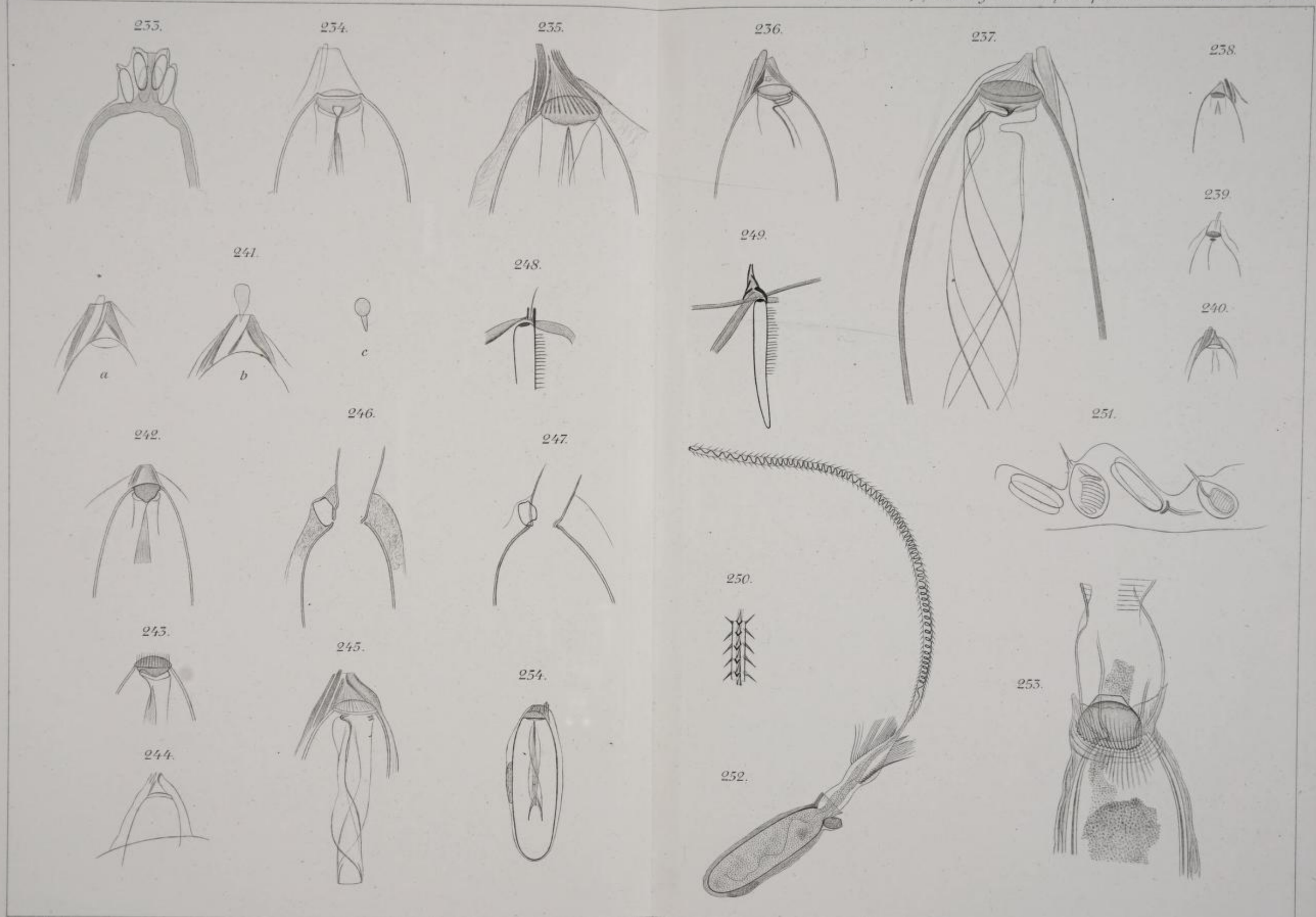


Schneider. del.

Verlag von Alfred Holder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler, Wien.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.


203.
v
cn str
204.
205.
206.
214.
215.
cn str
216.
217.
207.
208.
209.
212.
213.
218.
220.
228.
219.
221.
211a.
cn str
211.
cn str
210.
cn str
222.
223.
224.
225.
226.
230.
231.
232.
227.
229.



Schneider del.

Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler, Wien.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.