

Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren.

Von

Dr. Theodor Schaeppi,
Arzt in Zürich.

Mit Tafel XXII—XXVIII und 11 Textfiguren.

Einleitung.

Nachdem bereits von CLAUS, KOROTNEFF und C. K. SCHNEIDER an verschiedenen Siphonophoren das Vorkommen von Ganglien-zellen nachgewiesen worden war, mußte es von Interesse sein, eine Uebersicht über das gesamte Nervensystem dieser Tiere zu erhalten. Diese Aufgabe habe ich in den vorliegenden Untersuchungen zu lösen versucht. War es mir aber darum zu thun, das Nervensystem in seinem Zusammenhange mit den Muskeln, Epithelien und Sinneszellen zu eruieren, so mußten selbstverständlich auch die übrigen histologischen Verhältnisse der Siphonophoren genau berücksichtigt werden. Demgemäß behandelt vorliegende Arbeit die Histologie der Siphonophoren überhaupt, allerdings mit besonderer Berücksichtigung ihres Nervensystems.

Das Material zu diesen Untersuchungen verschaffte mir im Winter 1893/94 ein 6-monatlicher Aufenthalt in Neapel und Messina, der mir auf Fürsprache meines hochverehrten Lehrers Prof. HAECKEL in Jena durch ein Reisestipendium aus der PAUL v. RITTER'schen Stiftung ermöglicht wurde. Ich spreche sowohl hierfür wie auch für die gütige Ueberlassung eines Arbeitsplatzes am zoologischen Institut in Jena Herrn Prof. HAECKEL meinen wärmsten und innigsten Dank aus. Durch Uebernahme ander-

weitiger Untersuchungen erlitt vorliegende Arbeit häufige und lange Unterbrechungen, was neben einer unliebsamen Verschleppung doch wieder den Vorteil hatte, daß jeweilen bei der Wiederaufnahme der Arbeit manche Schwierigkeit fiel, manche zweifelhaften Befunde ihre endgiltige Aufklärung fanden.

Was die Methodik anbelangt, so habe ich hauptsächlich Macerationspräparate angefertigt, wobei ich mich der HERTWIG-schen und SCHNEIDER'schen Flüssigkeiten (Osmiumessigsäure-Gemische) bediente. Zur Färbung benutzte ich bei diesen Präparaten BEALE'sches und Pikrokarmen, vor allem aber und mit bestem Erfolge die langsame Färbung mit EHRLICH'schem Hämatoxylin, welches stets auch eine prächtige Plasmafärbung ergiebt, die für die Verfolgung der nervösen Elemente ganz unentbehrlich ist. Zur Konservierung ausgestreckter Tiere wurden die LO BIANCO-schen Gemische verwandt; derartige ausgestreckt konservierte Tiere dienten mir nicht nur zur Einbettung und Herstellung von Schnittpräparaten, sondern vor allem zur Darstellung der verschiedenen Elemente *in situ*. Eine nachträgliche Maceration an dergleichen Präparaten gelang mir durch 24—36-stündiges Liegenlassen derselben in RANVIER'schen Drittelalkohol. Im übrigen verweise ich bezüglich der Technik auf den Text und die Figuren-erklärung.

Stamm.

Mit Rücksicht auf das Verständnis der histologischen Details ist eine kurze Betrachtung der makroskopischen Verhältnisse, insbesondere der Architektonik des Stammes notwendig. In seinen Mitteilungen über Siphonophoren (Zoolog. Jahrb., Bd. 9) kommt C. CAMILLO SCHNEIDER ausführlich auf den Bauplan der Siphonophoren zu sprechen und bekämpft vor allem die bisherige Anschabung, nach welcher die Medianlinie des Stammes, an welcher die einzelnen Anhänge knospen, als Ventrallinie betrachtet wird. „Zunächst“, meint er, „muß es als unzulässig bezeichnet werden, einen Erscheinungszustand, der nur vorübergehend ist und auf Reizung hin durch gewaltsame Aktion der Stammuskulatur zustande kommt, zur Bestimmung der Lagebeziehungen auszuwählen“, und zweitens müsse man bei dieser Frage von den einfachsten und phylogenetisch ältesten Formen ausgehen, als welche er die Calyphophoren betrachtet. Sehen wir zu, in welcher Weise CAMILLO SCHNEIDER die Lagebeziehungen dorsal und ventral entwickelt; S. 613 heißt es: „Ganz ursprüng-

liche Verhältnisse treffen wir nur bei der einglockigen *Sphaeronectes*, von der es auch wahrscheinlich ist, daß die einzige vorhandene Deckglocke überhaupt die einzige ist, die gebildet wurde, also direkt die larvale. Betrachten wir nun eine ruhende *Sphaeronectes*, die so orientiert ist, daß der Saftbehälter der Deckglocke nach vorn, der Schwimmsack nach unten und ein wenig schräg nach hinten sieht — eine Haltung, die auch beim ruhigen Schwimmen gewahrt wird — daß ferner der gestreckte Stamm unter leicht bogiger Krümmung nach hinten aus der Schutzhöhle heraushängt, so zeigt sich der Stamm von seinem Anfang an, von der Vereinigungsstelle von Saftbehälter und Glockengefäß aus, auf der dorsalen Seite mit Knospen, die allmählich nach hinten zu fertigen Anhängen heranwachsen, bedeckt, während die ventrale Seite der Anhänge vollständig entbehrt. Wir entnehmen diesem Befund, der uns ein unzweifelhaft ursprüngliches Verhalten kennen lehrt, daß nicht, wie bis jetzt angenommen wurde, die Knospungslinie des Stammes ventral, vielmehr dorsal gelegen ist.“ Weiter heißt es auf S. 621: „Aber nur bei wenigen anderen Calyphoren beobachten wir, wie bei *Sphaeronectes*, die Anhänge in Wirklichkeit dorsal am gestreckten Stamm gelegen; vielmehr vollziehen sich bei allen zwei- und vielglockigen Formen Drehungen am Vorderende des Stammes, welche die Lageverhältnisse der Gruppen wesentlich beeinflussen. Ich muß an dieser Stelle kurz das Bild beschreiben, das eine jagende *Praja cymbiformis*, eine der einfachst gebauten und daher für uns besonders interessanten Siphonophoren, gewährt. Die beiden ungleich großen Deckglocken am Vorderende des Stammes liegen übereinander, und zwar die grösse stets zu unterst; wir sehen an ihnen vorn den Deckteil mit dem rudimentären Saftbehälter, hinten die Schwimmhöhle, deren regelmäßige Bewegungen zur Hauptsache die Lokomotion bewirken. Wo die beiden Saftbehälter und beiden Glockengefäße zusammenstoßen, beginnt der Stamm, an dem nur die ersten jüngsten Stammgruppen eng gedrängt stehen, während die übrigen in Abständen von 1 cm und mehr aufeinander folgen. Die allerersten Gruppen entspringen seitwärts am Stamm; aber noch innerhalb des Schuttraumes der Deckglocken rücken sie auf die Bauchseite, wo sie bis ans Stammende zu verfolgen sind.“ Wie aus diesen beiden Beispielen hervorgeht, beantwortet **CAMILLO SCHNEIDER** die Frage, was

dorsal und ventral ist, auf dem Wege, daß er den Stamm nach den Schwimmglocken, diese letzteren aber nach ihrer natürlichen Haltung „wie sie beim ruhigen Schwimmen gewahrt wird“, orientiert. Möchte auf dieses Vorgehen nicht vielleicht der von SCHNEIDER oben angeführte Vorwurf passen, daß man in dieser Frage keinen vorübergehenden Erscheinungszustand als Ausgangspunkt wählen dürfe? Ich habe bis jetzt nicht gewußt, daß (per analogiam) mein Kopf dorsal und mein Steiß ventral sitzt, und bin immer der Meinung gewesen, daß wir bei der Bestimmung dessen, was dorsal und ventral ist, von einer den Körper in zwei spiegelbildlich ungleiche Hälften teilenden Ebene ausgehen, welche senkrecht steht zu einer (Bilateralsymmetrie) oder mehreren (Radialsymmetrie) den Körper in spiegelbildlich gleiche Hälften teilenden Ebenen. Um nun an einem spiraling oder schraubig aufgewundenen Tiere diese Ebenen anlegen zu können, ist es notwendig (re vera oder gedanklich), den Körper aus der torquierten in die gerade Haltung zu bringen. Thut man dies bei den Siphonophoren, so ist durch die Ansatzlinie der Knospen und eine ihr vis-à-vis am Stamme verlaufende Rinne oder Pigmentlinie (s. u.) eine Symmetrieebene gegeben, und damit ist auch durch eine zu ihr senkrechte Ebene die ventrale von der dorsalen Seite geschieden. Als ventrale Seite wurde nun die Ansatzlinie der Anhänge offenbar deshalb angenommen, weil die Freßpolypen und somit die Mundöffnungen auf dieser Seite des Stammes liegen. Ich glaube kaum, daß die Darstellung SCHNEIDER's, nach welcher ein homologes Organ, die Knospungszone, innerhalb ein und derselben Gattung bald ventral, bald dorsal auftreten soll, großen Beifall finden wird; ich meinerseits halte es mit dem bisherigen Orientierungsmodus.

Wir beginnen mit den Physophoriden und unter diesen mit *Haliste mma rubrum* HUXLEY. Nach der Ansicht von CLAUS ist die Schwimmsäule, das Nectosom, dieser Siphonophore in einer Lambdaspirale d. i. rechtsseitig gewunden, der Nährkörper, das Siphosom, dagegen in einer Deltaspirale d. i. linksseitig gewunden. Letzteres ist richtig, ersteres nur zum Teil. Obwohl die Spiralwindungen mit Leichtigkeit schon am lebenden Tiere zu konstatieren sind, ist ihre sichere Verfolgung nur an im ausgestreckten Zustande abgetöteten Objekten möglich (vgl. Techn.). Nach schonender Entfernung der Stammanhänge treten uns die zur Orientierung der Spiralwindungen dienenden Linien: die ventrale und dorsale Mittellinie mit wünschenswerter Deutlich-

keit entgegen. Letztere hebt sich an Osmiummessigsäure-Präparaten durch ihre hellere Färbung von der Umgebung ab und wird durch das von KOROTNEFF und C. SCHNEIDER prätenierte „Centralnervensystem“ repräsentiert; erstere, die ventrale Mittellinie ist durch die „halskrausenförmigen“ Erhebungen der äußeren Stammeswand markiert, die den Stammanhängen zum Ursprung dienen. Verfolgen wir nun die genannten Linien von der Stamm spitze ab nach unten zu, so sehen wir dieselben in der That anfänglich in einer rechtsgewundenen Spirale um die Stammachse verlaufen, aber noch ehe wir die Mitte des Nectosoms erreicht haben, hört der spirale Verlauf auf und geht in eine nur leichte seitliche Exkursionen beschreibende Schlangenlinie über, die, wie leicht ersichtlich, dadurch zustande kommt, daß rechts- und linksseitige Spiralwindungen in rascher Folge einander ablösen, derart, daß die Windungen nicht Zeit finden, sich um die Achse des Stammes herumzulegen. Gegen das untere Ende des Nectosoms zu formiert sich aus der dorsalen und ventralen Schlangenlinie wiederum eine Spirale, aber nicht eine rechtsseitige, wie im oberen Stammabschnitt des Nectosoms, sondern eine linksseitige. Die Spira ldrehung des unteren Abschnittes des Nectosoms ist demnach nicht entgegengesetzt, sondern konform derjenigen des Siphosoms.

Die Uebergangsstelle des Nectosoms in das Siphosom ist auf Querschnitten in neben stehender Textfig. 1 wiedergegeben. Wie wir aus ihr ersehen, geht die Dorsallinie des Nectosoms *Dn.* nicht in diejenige des Siphosoms *Ds.* über, sondern steht ihr vielmehr diametral gegenüber. Demnach müssen die Ventralseiten von Necto- und Siphosom einander berühren, was in der Weise geschieht, daß die Ansatzstelle der Schwimm glocken *Vn.* derjenigen der Bracteen, Polypen und Palponen *Vs.* gegenüberliegt. Die Dorsalseite des Nectosoms bildet in ihrer Fortsetzung auf das Siphosom dessen rechte Ventralseite, und umgekehrt wird die rechte Ventralseite des Nectosoms im

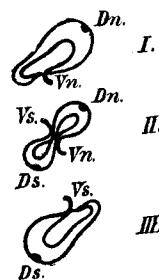


Fig. 1. Uebergangs stelle des Nectosoms auf das Siphosom von *Hali stemma*. *Dn.* Dorsallinie des Nectosoms. *Ds.* Dorsallinie des Siphosoms. *Vn.* Ventrallinie des Nectosoms. *Vs.* Ventrallinie des Siphosoms.

weiteren Verläufe zur Dorsalseite des Siphosoms. In der Mitte der Uebergangsstelle sind Nectosom und Siphosom auf eine kurze Strecke durch eine von ihrer gemeinsamen Ventralseite gebildete Scheidewand getrennt, während ober- und unterhalb dieser Stelle ihre Lumina miteinander kommunizieren.

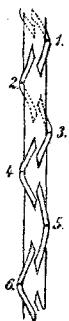


Fig. 2. Anheftungsmodus der Glockenträger von *Halistemma*.

Die Anheftungsweise der Schwimmglocken ist bisher nicht richtig angegeben worden. Nach der Ansicht der früheren Beobachter ist die biseriale Anordnung der Nectophoren von *Halistemma* lediglich eine Folge der Spiraldrehung des Stammes; aber schon aus dem oben erwähnten Umstände, daß die Mitte des Nectosoms keine Torsion aufweist, geht die Unrichtigkeit jener Ansicht hervor. Die nebenstehende Textfigur 2 erläutert den Anheftungsmodus der Schwimmglocken am Nectosom, und zwar an der Uebergangsstelle des rechtsseitig-spiraligen, oberen (1–3) in den nicht torquierten mittleren (3–6) Stammabschnitt. Wie ersichtlich, erfolgt die Befestigung der Schwimmglocken an der

Ventralseite des Stammes mittelst langgestreckter, schmaler und niedriger Bänder, die derart in zwei Reihen angeordnet vom Nectosom sich erheben, daß jeweilen das obere Ende des einen Bandes dem unteren Ende des vorhergehenden gegenüber entspringt und die mit ihrer distalen Kante, in konkavem Bogen den Scheitel der Glocken in dorso-ventraler Richtung umfassend, mit der Exumbrella verwachsen. CLAUS u. a. haben diese Haftbänder als „halskrausenförmig gefaltete Erhebungen“ des Stammes beschrieben. Der Vergleich mit Halskrausen paßt indessen nur für das Aussehen der Bänder am völlig kontrahierten und der Schwimmglocken beraubten Nectosom, während er für die Verhältnisse am lebenden Tiere durchaus unzutreffend ist, da die Bänder stets gestreckt und niemals weder längs- noch quergefaltet sind. Ich benenne daher diese Bänder ein- für allemal „Glockenträger“. Wie nun die Textfigur leicht erhellt, ist die zweizeilige Anordnung der Schwimmglocken am mittleren, nicht torquierten Stammabschnitt eine Folge der zweizeiligen Anordnung der Glockenträger, indem alle linksseitigen nach links, alle rechtsseitigen nach rechts hin abgebogen (umgeklappt) sind; im Bereiche des oberen und unteren, torquierten Stammabschnittes kommt die biseriale An-

ordnung der Nectophoren dadurch zustande, daß jeder Glockenträger die halbe Peripherie der Stammachse umkreist, sodaß die Mitten zweier aufeinander folgender Schwimmglocken, auf dieselbe Ebene bezogen, einander diametral gegenüberstehen (vergl. Fig. 1, 2 und 3). Da nun, wie bereits mitgeteilt, die distale Kante der Glockenträger den Scheitel der Glocken dorso-ventral umfaßt, so müßten demnach die Nectophoren am oberen und unteren Stammabschnitte in diagonale Stellung kommen, d. h. mit ihrer Transversalachse nicht senkrecht, sondern schräg zur Stammachse liegen. Diese Diagonalstellung wird indessen korrigiert durch eine spirale Drehung der Nectophoren selbst, und zwar ist diese Drehung jeweilen derjenigen des Stammes und der Glockenträger entgegengesetzt, also im oberen Stammabschnitt eine linksseitige, im unteren eine rechtsseitige. Es fällt indessen sofort auf, daß diese Spiraldrehung der Nectophoren, die übrigens nur dem Scheitel der Glocken zukommt, weit weniger stark ausgesprochen erscheint als diejenige (die entgegengesetzte) des Stammes; wenn trotzdem die Transversalachse der Schwimmsacköffnung der Nectophoren senkrecht zur Stammachse steht, so hat dies seinen Grund darin, daß die Anheftungslinie der Glockenträger nicht genau in dorso-ventraler Richtung verläuft, sondern vielmehr in einem Winkel von ca. 20° zur Dorso-ventralebene steht.

Die Anheftung der Anhänge der Siphosoms von *Halistemma* geschieht derart, daß die Bracteen, zu 2 Reihen angeordnet, von der Ventalseite entspringen, wobei sie die Ursprünge der Polypen, Palponen und Gonaden zwischen sich fassen.

Die Architektonik des Stammes von *Halistemma* ist durchaus übereinstimmend mit derjenigen der übrigen Anthemodinen und mit geringen Modifikationen auch mit derjenigen der Forskaliden. Auch hier zeigt, entgegen der Angabe früherer Autoren, nur der obere Teil des Nectosoms eine rechtsspiralige Drehung, während der mittlere Abschnitt desselben der Torsion entbehrt und der unterste Teil homodrom mit dem Siphosom gewunden erscheint. Ein wesentlicher Unterschied liegt aber in dem Uebergang des Nectosoms in das Siphosom. Während, wie wir eben gesehen haben, die Dorsalseite des Nectosoms von *Halistemma* in der Ventalseite des Siphosoms aufgeht (und dementsprechend die Ventalseite der ersteren in der Dorsalseite der letzteren), so trifft für die Forskaliden gerade das Gegenteil zu: Die Dorsalseite des Nectosoms geht unmittel-

bar über in die Dorsalseite des Siphosoms, die Ventralseite der ersten in diejenige der letzteren. Demgemäß sehen wir auch sowohl die ventrale Knospungslinie als auch die durch das „Centralnervensystem“ der Autoren repräsentierte dorsale Mittellinie ohne Unterbrechung von der Schwimmsäule auf das Siphosom übergehen. Die Glockenträger sind in derselben Weise biserial angeordnet wie bei *Halistemma*, erscheinen aber wesentlich anders geformt, indem ihre Ansatzstelle in der Längsrichtung des Nectosoms viel schmäler, ihre Höhe aber, d. h. die Entfernung ihres distalen, abaxialen zum proximalen, axialen Rande

viel bedeutender ist als an den Glockenträgern von *Halistemma* und der anderen Anthemodinen. Die nebenstehende Textfigur 3 zeigt schematisiert den Anheftungsmodus der Nectophoren von *Forskalia Leuckarti* und zwar wiederum an der Uebergangsstelle des oberen rechtsspiraligen (1—9) in den mittleren, untorquierten Stammabschnitt (9—17). Wie aus der Figur ersichtlich, sind die Nectophoren durch gesetzmäßige spirale Drehungen der in 2 Zeilen entspringenden Glockenträger zu acht Längsreihen angeordnet. Die mit 1, 2, 3 und 4 bezeichneten Glockenträger sind rechtsspiralig um die Stammachse gedreht, wobei sie successive $\frac{1}{8}$, $\frac{2}{8}$, $\frac{3}{8}$ und $\frac{4}{8}$ Touren beschreiben; die mit 5, 6, 7 und 8 bezeichneten Glockenträger dagegen winden sich linksspiralig um die Stammachse herum und beschreiben dabei successive $\frac{4}{8}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{2}{8}$ und $\frac{1}{8}$ Touren. Im nicht torquierten, mittleren Stammabschnitt verhalten sich die Glockenträger 9—13 analog den mit 1—5 bezifferten, die Glockenträger 14—16 aber sind im Gegensatz zu den Glockenträgern 6—8 nicht links- sondern rechtsspiralig gedreht. Zwei

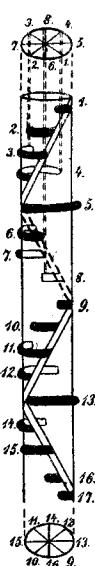


Fig. 3. Anheftungsmodus der Glockenträger von *Forskalia Leuckarti*.

Momente konnten in dem nebenstehenden Schema nicht ausgedrückt werden: 1) Die gleiche Länge aller Glockenträger, mögen sie nun $\frac{1}{8}$ oder $\frac{4}{8}$ Touren beschreiben; 2) die richtige Breite der Bänder und der damit verknüpfte Umstand, daß das obere Ende des einen Glockenträgers dem unteren Ende des vorhergehenden gegenübersteht, ganz so, wie dies bei *Halistemma* beschrieben wurde.

Die gleiche Länge der Glockenträger hat zur Folge, daß

diejenigen Schwimmglocken weiter von der Stammachse entfernt sind, deren Glockenträger nur $\frac{1}{8}$ Spiralwindung beschreiben, als diejenigen, deren Bänder $\frac{2}{8}$ — $\frac{4}{8}$ Touren zurücklegen. Daraus müßte auch ein ungleicher Abstand der Schwimmsacköffnung der einzelnen Schwimmglocken von der Stammachse resultieren, wenn diese Ungleichheit nicht durch eine verschiedene Länge des lamellösen Glockenstieles der einzelnen Nectophoren aufgehoben würde.

Ich habe mir nicht die Mühe gegeben, auch die Schwimsäule der anderen Forskaliden auf ihre Architektonik zu untersuchen, da ich glaube, daß durch das angeführte Beispiel zur Genüge erhellt, wie die radiale Anordnung der Nectophoren um das Nectosoma zustande kommt. Ich will nur noch an dieser Stelle erwähnen, daß die Uebergangsstelle des Nectosoms auf das Siphosom bei *Forskalia Edwardsii* zu einer ansehnlichen, länglichen Blase angeschwollen ist, während dies bei *Forskalia Leuckarti* und *ophiura* nicht der Fall ist. — Bezüglich des Anheftungsmodus der Anhänge des Siphosoms der Forskaliden gilt dasselbe, was wir für die Anthomedinen angegeben haben. — Die Architektonik der Schwimsäule von *Physophora* schließt sich gleichfalls eng an diejenige von *Halistemma* an. Hier wie dort sind die Glockenträger, die wiederum in zwei Reihen angeordnet sind, von langgestreckter, trapezförmiger Gestalt. Sie alternieren aber hier in der Weise, daß das obere Ende des einen (nicht dem unteren, wie bei *Halistemma* und *Forskalia*, sondern) der Mitte des vorhergehenden Glockenträgers gegenüber entspringt. Wie bei *Halistemma* resultiert auch hier die biseriale Anordnung der Nectophoren im Bereich des untorquierten Stammabschnittes aus dem Umstande, daß alle rechtsseitigen Glockenträger nach rechts, alle linksseitigen nach links umbiegen, im Bereich des torquierten Abschnittes aber aus dem halbstammumfassenden Glockenträger (vergl. *Halistemma*). Es fällt aber sofort auf, daß nur der alleroberste Abschnitt des Nectosoms rechtsspiralig

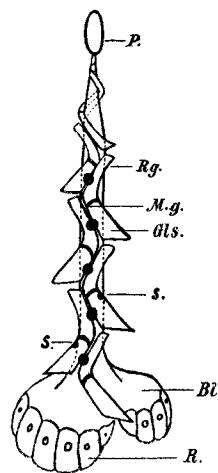


Fig. 4. Stamm von *Physophora* (halbschematisch). *P.* Pneumatophore. *Bl.* Blase. *R.* Rähmchen, Ansatz der Palponen. *Gt.* Glockenträger. *Mg.* Mediangefäß. *Rg.* Randgefäß. *A.* Ausschnitt für das „spindelförmige Organ“.

gewunden ist und daß im Gegensatz zu den Anthemodinen und Forskaliden eine linksseitige Spiralwindung des untersten Abschnittes fehlt. Allerdings ist stets wenigstens eine Andeutung einer linksspiraligen Torsion zu konstatieren, insofern nämlich das Ende der ventralen Medianlinie stets von rechts-oben nach links-unten, also im Sinne einer Deltaspirale verläuft (vergl. die Textfigur 4); demgemäß ist auch stets die unterste (älteste) Schwimmglocke eine linksseitige.

Das Siphosom von *Physophora*, welches bekanntlich zu einer voluminösen Blase aufgetrieben ist, zeigt wie bei allen Physonecten eine linksspiralige Torsion. Da dem gesamten Stämme von *Physophora* eine von ihrer Umgebung sich abhebende dorsale Mittellinie, wie sie den Anthemodinen und Forskaliden zukommt, völlig fehlt, so sind wir bei der Lösung der Frage, welches die dorsale und welches die ventrale Seite des Siphosoms sei, allein auf die ventrale Orientierungslinie angewiesen. Wenn es uns daher auch leicht ist, festzustellen, daß die Ventralseite des Siphosoms durch die den Palponen, Polypen und Gonophoren zum Ursprung dienende Außenseite und den peripheren Teil der Unterseite der Stammblase repräsentiert wird, so läßt sich von vornherein nicht entscheiden, ob die Oberseite oder der centrale Teil der Unterseite der Blase der Dorsalseite des Siphosoms der übrigen Physonecten entspricht. Da nun, wie ich der histologischen Beschreibung vorgreifend bemerken will, die Unterseite der Blase eine sehr stark entwickelte Muskulatur aufweist, während die Oberseite nur zarte Muskelfasern trägt, und da überall anderwärts die dorsale Seite durch den Besitz einer kräftigen Muskulatur, die Ventralseite dagegen durch den Mangel einer solchen ausgezeichnet ist, so stimme ich mit KOROTNEFF überein, welcher die Unterseite der Stammblase als Dorsalseite auffaßt. Die Oberseite der Blase dagegen ist nicht als der Ventralseite des Siphosoms angehörig aufzufassen, sondern repräsentiert vielmehr die Uebergangsstelle der Dorsalseite des Nectosoms in die Ventralseite des Siphosoms.

Unter den Calyconecten stehen die Polyphyiden bezüglich der Architektonik ihres Stammes den Physonecten am nächsten. CLAUS hat zuerst eine genauere Beschreibung und Abbildung des Necto- und Siphosoms von *Hippopodius* gegeben. Wie dieser Autor richtig bemerkt, ist entgegen der Anschauung von LEUCKART der Vegetationspunkt für die Necto-

phoren *a* von demjenigen des Siphosoms, *b* durch den deutlich entwickelten oberen Abschnitt des Nectosoms getrennt. Im Gegensatz hierzu läßt CAMILLO SCHNEIDER die Knospungsstelle beider Zonen „unmittelbar oder wenigstens ganz dicht nebeneinander“ liegen. Das Vorderende des Stammes liegt nach SCHNEIDER nicht am Vorderende des Tieres, sondern um die Nährzone zurückgeschlagen, da wo die älteste und größte Glocke sich befindet. Ich bin mit dieser Auffassung nicht einverstanden, sondern schließe mich der Darstellung von CHUN an (Ueber den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren, Breslau 1897). Nach der Ansicht dieses Autors ist der Stamm des Nectosoms von Hippopodius, im Grunde genommen, nur ein Scheinstamm (vergleichbar der scheinbaren Stammachse bei den wirtelförmigen Blütenständen mancher Phanerogamen), welcher dadurch zustande kommt, daß die älteren Glocken durch die nachfolgenden fortwährend nach abwärts gedrängt werden und die jüngeren Glocken an den später stielförmig sich ausziehenden Basalabschnitten der älteren sich ansetzen. Die vielglockige Schwimmssäule von Hippopodius ist von jeher derjenigen der Physophoriden an die Seite gestellt worden, und man ist daher immer versucht gewesen, die Physophoriden von Hippopodius-ähnlichen Formen abzuleiten, indessen spricht schon das Fehlen einer eigentlichen Stammachse gegen eine derartige Ableitung.

Wie C. SCHNEIDER richtig angiebt, ist das Siphosom von Hippopodius schraubig gedreht, aber im Gegensatze zu seiner Abbildung auf S. 625 und zu derjenigen von CHUN (S. 70) finde ich es an allen meinen Präparaten in einer Deltaspirale verlaufend, also ganz wie bei den Physophoriden. Auch der folgenden Darstellung SCHNEIDER's kann ich nicht beipflichten: „Die innige Verbindung von Drehschwimmzone und Nährzone hat eine Verflechtung beider Stammstücke zur Folge, indem das vordere dünneren Stück sich um das hintere aufs engste spiraling herumschlingt und hierdurch auch letzteres in seinem Verlaufe beeinflußt. Es ergeben sich zwei Spiralen von gleicher Krümmungsrichtung, wenn wir die Verbindungsstelle beider Zonen als

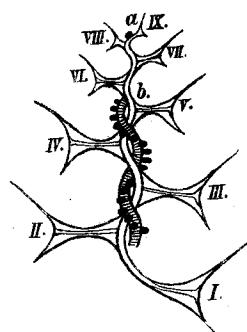


Fig. 5. Stamm von Hippopodius. *a* Knospungszone der Glocken. *b* Knospungszone der polypoiden Anhänge.

Ausgangspunkt für die Drehung annehmen, wie es dem Wachstum des Tieres entsprechend geschehen muß. Dann windet sich die Nährzone in enger, flacher Spirale um eine angenommene imaginäre Achse, und der dünne Stamm der Schwimmzone wiederum umschlingt, sich eng dem Stamm der Nährzone anlegend, diesen in einer weiteren, viel stärker gekrümmten Spirale". Im Gegensatze hierzu finde ich, daß das Nectosom (die Scheinachse) in entgegengesetzter Richtung gewunden ist wie das Siphosom, also in einer Lambdaspirale.

Die Glockenträger von Hippopodius sind lang und schmal, in ihrem Ursprunge und Glockenansatz wesentlich verbreitert und derart übereinander angeordnet, daß das obere Ende des einen direkt in das untere Ende des vorhergehenden übergeht, und daß, wie SCHNEIDER richtig bemerkt, zwischen je zwei opponierten Anhängen der Stamm sich um 180° um seine Achse dreht.

Betreffend die Diphyiden verweise ich auf die Darstellungen von CLAUS und SCHNEIDER, sowie die älteren vorzüglichen Abbildungen GEGENBAUR's (Beiträge zur näheren Kenntnis der Siphonophoren). Typisch ist, wie SCHNEIDER hervorhebt, bei allen Calycophoriden die Erscheinung, daß das Siphosom und Nectosom (soweit von einem solchen die Rede sein kann), von ihrem Verbindungspunkte aus in entgegengesetzter Richtung sich entwickeln. Was die Spiralwindungen des Siphosoms anbelangt, so finde ich dasselbe bei Praya und Galeolaria stets linksgewunden in Uebereinstimmung mit dem Verhalten des Siphosoms bei den Physophoriden und Polyphyiden (s. o.) und im Gegensatze zu der Angabe SCHNEIDER'S, daß sich die Spiralwindungen bei diesen Tieren vielfach widersprechen. An dem einzigen Exemplare von Stephanophyes sup. CHUN, welches mir in toto zu konservieren nicht gelungen ist, konnte ich während des Lebens keine Spiralwindung beobachten.

Die histologische Struktur des Stammes der Siphonophoren ist von KOROTNEFF und CAM. SCHNEIDER untersucht und beschrieben worden. Letzterer unterwirft auf S. 406 bis 408 die Angaben KOROTNEFF's einer Kritik, welcher ich, so weit sie sich auf die Beschreibung der ektodermalen Epithelmuskelzellen bezieht, völlig beipflichten kann. Bei allen von mir untersuchten Siphonophoren fand ich die Epithelmuskelzellen in einfacher Lage vor und von derselben charakteristischen Form, wie sie SCHNEIDER für *Forskalia Edwardsii* angegeben, hat d. h.

mit zweierlei Fortsätzen behaftet, von denen die einen peripher und senkrecht zur Längsachse des Stammes verlaufen, die anderen centripetal vordringen und mit den Längsmuskeln des Stammes in Zusammenhang stehen. Bezuglich der nervösen Elemente aber, vor allem des von KOROTNEFF und SCHNEIDER prätdierten Centralnervensystems, bin ich zu wesentlich anderen Resultaten gekommen als die genannten beiden Autoren. Ich beginne die Beschreibung der histologischen Details mit den *Physonecten* und unter diesen mit *Forskalia Edwardsii*. Die Konfiguration des Stammquerschnittes ist durch KOROTNEFF bekannt geworden: Das den excentrisch (ventral) liegenden Centralkanal auskleidende Entoderm ist von dem Ektoderm durch eine mit radialen Leisten besetzte Stützlamelle geschieden, die ventral nur zart, dorsal aber außerordentlich entwickelt ist. Das Ektoderm enthält dreierlei Zellarten: 1) Epithelmuskelzellen, 2) Ganglienzellen und 3) die Zellen der interstitiellen Schichte. Die, wie oben erwähnt, durch ihre peripheren und centripetalen Ausläufer charakterisierten Epithelmuskelzellen sind von C. SCHNEIDER ausführlich und richtig beschrieben worden. Im folgenden Punkte kann ich ihm aber gar nicht beistimmen: „An den Seitenpartien des Stammes sind die peripheren Ausläufer fast immer gut ausgebildet; letztere sind bald einfach und gleichmäßig begrenzt, bald teilen sie sich in der wechselndsten Weise, bald gehen sie darin sogar so weit, daß sie der Zelle Formen verleihen, die diese einer Ganglienzelle täuschend ähnlich erscheinen lassen. Bei letzteren Gebilden mangeln centripetale Ausläufer häufig ganz; jedoch die stellenweise plumpe und unregelmäßige Ausbildung der horizontalen Fortsätze, vor allem aber die Zwischenformen, die von den gewöhnlichen Epithelzellen zu den ganglienzellenähnlich gestalteten überleiten, lassen eine Deutung dieser als nervöse Gebilde nur schwach begründet erscheinen.“ Auch ich habe diese „ganglienhähnlichen“ Zellen gesehen, muß aber die Angaben SCHNEIDER's in manchen Punkten modifizieren. Erstens finden sich diese Gebilde nicht nur an den Seitenpartien des Stammes, sondern ebenso häufig auch dorsal. Zweitens verlaufen ihre peripheren Ausläufer stets entweder zwischen oder unter den benachbarten Zellen oder ihren Ausläufern, während ihnen SCHNEIDER in seinen Figuren 43 u. 44 eine ganz oberflächliche Lage giebt; die Zellen selbst liegen allerdings in demselben Niveau wie ihre Nachbarn. Drittens beschränkt sich das prätdierte Vorhanden-

sein von „Zwischenformen“ zwischen den gewöhnlichen und den ganglienähnlich gestalteten Epithelzellen auf die Thatsache, daß es zahlreiche Epithelmuskelzellen giebt, deren peripherer Ausläufer gabelig verzweigt erscheinen, die sich aber durch ihre charakteristischen basalen Fortsätze, welche in Form und Charakter mit denen der übrigen Epithelmuskelzellen völlig übereinstimmen, als unzweifelhafte Epithelmuskelzellen kennzeichnen. Fehlen aber einer solchen „ganglienähnlichen“ Epithelzelle die für eine Epithelmuskelzelle doch sicherlich spezifischen basalen, mit den Muskeln in Verbindung stehenden Fortsätze, so geht doch daraus zur Genüge hervor, daß sie keine Epithelmuskelzelle sein kann, und es bleibt zunächst nichts anderes übrig, als sie entweder als Bindegewebs- oder kontraktile Faser- oder Ganglienzelle aufzufassen. Es ist uns weder bei Forskalia noch irgend einer anderen Siphonophore gelungen, diese gangliformen Zellen des Stammes im Zusammenhange mit Muskelfasern zur Darstellung zu bringen — mit Sinneszellen aber schon aus dem Grunde nicht, weil wir entgegen den Angaben KOROTNEFF's und in Uebereinstimmung mit denjenigen SCHNEIDER's bei keiner Siphonophore Sinneszellen am Stamme aufzufinden vermochten. Damit ist uns die Möglichkeit genommen, einen zwingenden Beweis für die nervöse Natur unserer Gebilde zu erbringen; wenn wir dieselben dennoch als Ganglienzellen aufzufassen geneigt sind, so geschieht dies aus folgenden Gründen: Wären unsere Zellen die Elemente eines Bindegewebes, so könnte es sich nur um diejenige Form handeln, welche KÖLLIKER (Handb. d. Gewebelehre, Bd. 1 S. 97) als einfache zellige Bindegsubstanz bezeichnet, da eine Intercellularsubstanz vollständig fehlt. Welche Funktion sollte aber einem derartigen, aus zerstreuten Zellen mit verzweigten Ausläufern bestehenden Bindegewebe zukommen? Eine stützende Funktion doch wohl nicht, denn dazu sind die Fasern zu zart; eine isolierende Funktion auch nicht, denn dazu sind die Fasern zu spärlich, und was sollte überdies gestützt und was isoliert werden?

Der Gedanke, daß es sich um kontraktile Faserzellen handeln könnte, ist naheliegend, da, wie übrigens auch KOROTNEFF (l. c. S. 351) annimmt, die peripheren Ausläufer der Epithelmuskelzellen wahrscheinlich kontraktile sind und daher als oberflächliche quere Muskulatur aufgefaßt werden können. Allein gegen jene Annahme spricht einmal der Charakter der Verzweigung: diese erfolgt nicht wie bei kontraktilen Faserzellen

bloß terminal und spitzwinklig, sondern oft in nächster Nähe des Zellleibes und unter beliebigem Winkel. Zweitens aber ist diese Annahme schon aus dem Grunde hinfällig, weil außer den bipolaren, einer Faserzelle unter Umständen ähnlichen, Ganglien-zellen zahlreiche tripolare Zellen vorhanden sind, eine Thatsache, die von SCHNEIDER völlig übersehen wurde.

Wie verhalten sich nun unsere Ganglienzenlen zu dem von KOROTNEFF und SCHNEIDER beschriebenen Centralnervensystem? KOROTNEFF hatte auf Querschnitten durch das Nectosom von Halistemma und Forskalia genau in der dorsalen Mittellinie unter dem Ektoderm liegende, eigentümliche Zellen beobachtet, die sich nach ihm von den umgebenden Epithelmuskelzellen durch ihre auffallende Größe und körnige Struktur unterschieden und die, von der Fläche gesehen, mit kurzen, seitlichen Fortsätzen versehen sind (vergl. die Fig. 38 u. 42 der Abbild. von KOROTNEFF) und in einer Reihe angeordnet hintereinander liegen. Auf Grund ihrer pseudopodialen Fortsätze hält KOROTNEFF diese Zellen für nervöser Natur und deutet sie in ihrer Gesamtheit als Gehirn der Siphonophoren. SCHNEIDER mißt dieser Zellreihe ebenfalls die Bedeutung eines nervösen Apparates bei, stützt sich dabei aber auf wesentlich andere Befunde als KOROTNEFF. Wir citieren den betreffenden Passus: „Für genannte Auffassung spricht die Anwesenheit von zum Teil ganz außergewöhnlich langen Ausläufern und die dunkle, gelblich-braune Färbung, wie sie die Zellen durch die Einwirkung der Osmiumessigsäure annehmen. Dagegen ist aber Verschiedenes anzuführen; so vor allem die plumpe, wechselnde Form der ein-kernigen Elemente; der Zusammenhang aller in der Längslinie der Reihe durch dicke Protoplasmabrücken und besonders die syncytienartige Ausbildung vieler Reihenglieder. Ohne daß die geringste Spur von Zellgrenzen wahrgenommen werden könnte, erscheint ein solches Glied als kompakte, in der Querrichtung des Stammes verlängerte Protoplasmamasse mit einer wechselnden Zahl an Kernen. Auch in den riesigen Ausläufern, die stets sehr scharf begrenzt und in dem Durchmesser wenig schwankend erscheinen, finden sich Kerne; es läßt sich aber auch hier das Territorium der einzelnen Zellen nicht im geringsten feststellen. Das Ganze gleicht demnach einem ungeheuren Protoplasmastrang, der im steten Wechsel bald plumpe einzellige, bald noch plumpere vielkernige Anschwellungen darstellt, die durch derbe Brücken verbunden sind. Und von diesem Riesensyncytium strahlen nach

rechts und links und unten kräftige Fortsätze, selbst mit Kernen versehen, aus, die den Stamm im Epithel umspinnen, sich spalten, zarte Aeste abgeben und jedenfalls mit anderen Elementen in Verbindung treten. Konstatieren konnte ich diese nicht; je mehr sich jedoch die Ausläufer ausziehen und verschmächtigen, desto mehr vermindert sich diese Regelmäßigkeit ihrer Begrenzung, und desto schwieriger hält es, sie von den Fortsätzen der Epithelzellen, die auch bunt in allen Richtungen, besonders bei den ganglienzellähnlichen ziehen, zu unterscheiden. Mit Sicherheit möglich ist es überhaupt nur dann, wenn die Länge des Gebildes sie nicht als zu Epithelzellen gehörig erweist.“ Gestützt auf diese Befunde hält SCHNEIDER diese Gebilde für Ganglienzellen, und da er entsprechende Bildungen bei Apolemia, deren Stammkontraktionen langsamer und gewöhnlich nur lokal erfolgen, vermißte, so deutet er dieselben als eine „Vereinigung nervöser Elemente zu einer für blitzschnelle Reizübermittelung geeigneten Leitbahn am Forskaliastamme“.

Weder KOROTNEFF noch SCHNEIDER haben die wahre Natur dieser dorsalen, subepithelialen Zellreihe erkannt. Die morphologischen Befunde des ersten stimmen indessen, soweit sie sich auf Form und Lage der bewußten Gebilde beziehen, im großen und ganzen mit meinen eigenen Beobachtungen überein, während ich dagegen von SCHNEIDER's Angaben nur wenige acceptieren kann. Wie KOROTNEFF richtig angiebt, sind die Zellen, von der Fläche gesehen, von plumper, unregelmäßiger Gestalt und mit meist einfachen, seltener verzweigten, kurzen, quer zur Stammachse verlaufenden Ausläufern versehen. Niemals aber erreichen diese Fortsätze auch nur annähernd die Länge, die ihnen SCHNEIDER in Wort und Bild zumißt, und ebensowenig sind dieselben mit Kernen versehen. Auf den ersten Blick schienen auch mir die Zellen durch breite Plasmabrücken zu einem Syncytium miteinander verbunden zu sein, indessen konnte ich mich an mit EHRLICH'schem Hämatoxylin gefärbten Macerationspräparaten bald davon überzeugen, daß die einzelnen Zellen stets gut voneinander abgegrenzt sind und daß zwar nicht selten die pseudopodialen Fortsätze zweier benachbarter Zellen, niemals aber ihre Zelleiber selbst miteinander in Zusammenhang stehen. Was aber nach dem Sichtbarwerden der Zellgrenzen sofort auffällt, ist der Umstand, daß zahlreiche, aber keineswegs alle Zellen zwei Kerne besitzen. KOROTNEFF, welcher, wie es scheint, gleichfalls die einzelnen Zellen voneinander abzugrenzen vermochte,

hat diese Thatsache völlig übersehen. Auf Querschnitten durch den Stamm (vergl. Textfigur 6) sehen wir die fraglichen Zellen einen keilförmigen Raum ausfüllen, dessen Seiten durch die gabelige Teilung eines Radialseptums gebildet werden, das genau in der dorsalen Mittellinie liegt und sich von den übrigen Septen durch seine besondere Stärke auszeichnet, während die Basis durch die Grenze formiert wird, welche die Epithelmuskelzellen von den uns hier interessierenden Gebilden trennt. Innerhalb dieses keilförmigen Raumes sind unsere Zellen in zwei Etagen angeordnet: Die in der unteren Etage liegenden sind schmäler in der Längsrichtung des Stammes aber ausgedehnter als die über ihnen liegenden, ihre lateralen, pseudopodialen Fortsätze

Fig. 6.

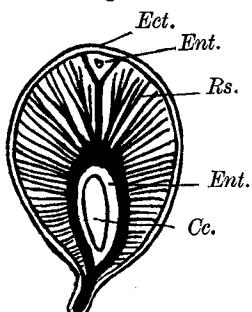


Fig. 6. Querschnitt durch das Siphosom von *Forskalia contorta* zwischen zwei Internodien. *Ect.* Ektoderm. *Ent.* Entoderm. *Rs.* Radialsepten der Stützlamelle. *Ce.* Centralkanal.

Fig. 7.

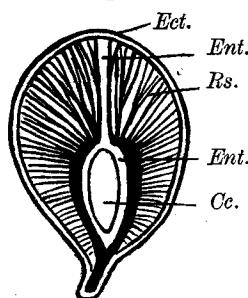


Fig. 7. Querschnitt durch das Siphosom von *Forskalia contorta* an der Stelle eines Internodiums. *Ect.* Ektoderm. *Ent.* Entoderm. *Rs.* Radialsepten der Stützlamelle. *Ce.* Centralkanal.

haben einen entsprechend den Gabelästen des Radialseptums schräg nach oben und außen ziehenden Verlauf; die Zellen der oberen Etage sind breiter und kürzer, daher plumper, ihre lateralen Fortsätze verlaufen horizontal, dicht unter den peripheren Ausläufern der Epithelmuskelzellen. Die eigentümliche Anordnung unserer Gebilde über der Gabelteilung eines Radialseptums und der Umstand, daß dieselben durch ihre hellere Färbung schon unter Lupenvergrößerung mit aller Deutlichkeit von der Umgebung abzugrenzen sind, gestattet an Macerationspräparaten mit Leichtigkeit ihre Isolation, so daß es unschwer möglich ist, die von der Flächenansicht und von Querschnitten gewonnenen Bilder durch Seitenansicht zu vervollständigen.

Die Natur und Herkunft unserer Zellen ergiebt sich nun sogleich aus Querschnittserien durch das Siphosom. Bekanntlich zeichnet sich das letztere bei Forskalia durch eine regelmäßige Gliederung aus, und wir beobachten nun an der Grenze zweier aufeinander folgender Glieder (vergl. Textfigur 7), daß das oben erwähnte, über einer Gabelung die dorsale Zellreihe tragende Radialseptum von oben bis unten in zwei Lamellen sich spaltet, die, in parallelem Verlaufe zur Stützlamelle hinunterziehend, einen schmalen Zwischenraum zwischen sich lassen, in welchen jenes dorsale Gebilde sich fortsetzt. Zwischen dem Ursprunge der beiden Lamellen zeigt sich uns nun aber der überraschende Befund, daß die Stützlamelle auf eine kurze Strecke hin durchbrochen ist, so daß demnach der von den Lamellen begrenzte Zwischenraum oder Kanal in direkter Kommunikation mit dem Centralkanal des Stammes steht, woraus hinwiederum folgt, daß die jenen Kanal auskleidenden, von der dorsalen Zellreihe ableitbaren Zellen an dieser Stelle in direktem Zusammenhang stehen mit dem den Centralkanal auskleidenden Entoderm. Und in der That erweist schon ein flüchtiger Vergleich der Entodermzellen mit denen des dorsalen Zellenstranges zur Evidenz ihre morphologische Gleichwertigkeit. Das von KOROTNEFF und SCHNEIDER beschriebene Centralnervensystem ist demnach nichts anderes als eine Fortsetzung des Entoderms des Centralkanals. Am Siphosom erfolgt der Durchbruch dieser Entodermkanäle, wie oben angedeutet, an der Grenze zwischen zwei benachbarten Gliedern, am ungegliederten Nectosom dagegen am oberen und unteren Ende, dem Vegetationspunkte der Nectophoren und demjenigen der poly-poiden Anhänge gegenüber. KOROTNEFF hat diese Entodermkanäle zwar richtig erkannt und beschrieben, aber ihren Zusammenhang mit dem „Centralnervensystem“ übersehen. Ich citiere hier diesen Autor um des besseren Verständnisses meiner eigenen Darstellungen willen: „Wenn wir einen Längsschnitt durch den Stamm parallel zur Längsachse und der Ventralfäche machen, so bekommen wir ein Bild der inneren Struktur; wir erblicken nämlich Querschnitte besonderer Kanäle, welche quere Abzweigungen des Hauptkanals des Stammes sind, sich nach der dorsalen Anschwellung wenden und hier blind endigen. Diese wahrscheinlich als Nährkanäle anzusehenden Bildungen lassen sich nach dem Volumen in große und kleine unterscheiden und verteilen sich ganz regelmäßig. Auf einen großen Kanal

folgen 7 oder 8 kleine. Diese Anordnung verursacht eine vollständige Segmentierung des Stammes.“ Es ist hieraus ersichtlich, daß die von mir oben beschriebenen an den Internodien liegenden Kanäle nur diesen großen Querkanälen KOROTNEFF's entsprechen, die die Segmentierung des Stammes bedingen. Die kleinen Querkanäle KOROTNEFF's habe ich ebenfalls beobachtet; es sind dies nichts anderes als enge, kurze und spitz zulaufende Aussackungen des Centralkanals in seiner dorsalen Mittellinie. Da nach unserer Beschreibung der entodermale Zellenstrang basal und lateral durch das gabelig geteilte Radialseptum von der Umgebung abgegrenzt ist, während er nach oben hin unmittelbar an das ektodermale Epithel stößt, so geht daraus hervor, daß an dieser Stelle Entoderm und Ektoderm ohne Vermittelung einer Stützlamelle aneinander grenzen. Diese Thatsache verdient um so mehr unsere Beachtung, als ein analoges Verhalten bei den übrigen Cnidariern meines Wissens nirgends beobachtet wurde, bei den Siphonophoren aber, wie ich vorwegnehmend bemerken will, noch an anderen Stellen des Stammes, an den Schwimmglocken, Deckstücken und Nesselknöpfen zu konstatieren ist.

Nachdem wir die morphologische Bedeutung des dorsalen Zellstranges klargelegt haben, tritt die Frage nach dem funktionellen Werte desselben an uns heran; da wir indessen auch am Stämme der meisten übrigen Siphonophoren gleiche oder ähnliche Gebilde vorfinden, so wollen wir die Beantwortung dieser Frage auf den Schluß dieses Kapitels versparen.

Es erübrigt uns noch, auf die Zellen der interstitiellen Schichte einzugehen. KOROTNEFF und SCHNEIDER lassen dieselben unerwähnt. Sowohl auf Querschnitten als auch nach Abpinselung des Epithels an Macerationspräparaten beobachtet man zahlreiche in wechselnder Höhe zwischen den Radialsepten der Stützlamelle liegende kleine Zellen, die in ihrer Gesamtheit die interstitielle Schichte des Stammektoderms repräsentieren. Fast der ganze Leib dieser Zellen wird von dem in der Richtung der Radialsepten abgeplatteten Kerne eingenommen, nur an den näher dem Epithel gelegenen ist ein deutlicher Plasmaleib zu finden. Stets sind die Zellen durch einen feinen basalen Fortsatz mit der Stützlamelle oder der Basis der Radialsepten verbunden, der um so länger und um so deutlicher entwickelt ist, je näher die Zellen dem Ektodermepithel liegen. Obwohl es mir bei *Forskalia* infolge der geringen Größe aller Elemente nicht mög-

lich gewesen ist, eine Entwicklung der interstitiellen Zellen zu denen des Ektodermepithels näher zu begründen, so lassen die weiter unten angegebenen Verhältnisse am Stämme von Physophora nicht den geringsten Zweifel darüber aufkommen, daß die interstitielle Schicht die embryonalen Stadien der Ektodermzellen repräsentiert. Da nun im Ektoderm des Stammes Nesselzellen völlig fehlen, so ergiebt sich daraus, daß die interstitiellen Zellen lediglich embryonale Epithelmuskelzellen sind — ein Nachschub von Ganglienzellen ist wohl ausgeschlossen — und wir haben demnach die Frage zu lösen, ob das Ektoderm infolge des fortwährenden Nachschubes neuer Epithelmuskelzellen unbegrenztes numerisches Wachstum aufweist, oder ob die interstitiellen Zellen nur zum Ersatze abgestoßener oder rückgebildeter Epithelmuskelzellen verwandt werden. Um mit der letzteren Eventualität zu beginnen, so habe ich bei keiner Siphonophore weder am Stämme noch irgendwo während des Lebens eine Loslösung von Epithelmuskelzellen beobachtet, wohl aber begegnet man überall im Ektoderm und, wie ich vorwegnehmend bemerken will, auch im Entoderm bald zwischen den Zellen, bald in den Zellen eingeschlossenen kleinen und größeren, sich mit sämtlichen Kernfärbungsmitteln intensiv tingierenden Kernchen und Kugelchen, die ganz entschieden auf einen Zerfall von Kernen resp. Zellen hindeuten. Wir werden später anlässlich der Beschreibung der Exumbrella der Nectophoren den Nachweis erbringen, daß die Kerne der entladenen Cnidoblasten einem Resorptionsprozeß unterliegen, woraus sich aber ergiebt, daß eine Rückbildung epithelialer Elemente bei den Siphonophoren eine allgemein zu beobachtende Thatsache ist. Eine analoge Erscheinung ist uns übrigens durch KOROTNEFF von Hydra her bekannt, deren Ektodermzellen nach Angabe dieses Autors im Frühjahr einer fettigen Entartung anheimfallen und durch die Abkömmlinge der interstitiellen Schichten ersetzt werden. Da nur eine Rückbildung der Zellen, nicht aber eine solche der zugehörigen Muskelfasern statthat, so müßte man erwarten, daß diese letzteren völlig ohne Verbindung mit Epithelzellen bleiben würden. Dies ist indessen nicht der Fall, da, wie wir später bei Beschreibung des Stammes von Physophora sehen werden, die basalen Fortsätze nicht nur mit einer, sondern unzweifelhaft mit mehreren Muskelfasern in Verbindung stehen.

Sind wir nun einerseits durch die angeführten Thatsachen

wohl berechtigt, einen Ersatz rückgebildeter Epithelmuskelzellen durch die interstitielle Schicht anzunehmen, so wage ich andererseits nicht zu entscheiden, ob nicht außer der bloßen Substitution auch ein Zuwachs des Ektoderms durch die interstitiellen Zellen bedingt ist, ob mit anderen Worten ein unbegrenztes numerisches Wachstum des Ektoderms statthat. Die außerordentlich wechselnde Größe der geschlechtsreifen Tiere einerseits — ich habe im Hafen von Messina geschlechtsreife unverletzte *Forskaliae Edwardsii* von $1'-2\frac{1}{2}$ m Länge im ausgestreckten Zustande gefunden — andererseits der Umstand, daß diese Größenunterschiede, soviel ich beurteilen kann, lediglich auf numerischem und nicht auf hypertrophischem Wachstum der Zellen der betreffenden Individuen beruhen, läßt uns die Eventualität eines unbegrenzten Wachstumes nicht unwahrscheinlich erscheinen. Wir werden übrigens im Verlaufe unserer Abhandlung noch mehrfach Thatsachen begegnen, die in hohem Grade für ein unbegrenztes Wachstum sprechen. Mehr noch als den Physophoriden scheint den Diphyiden ein unbegrenztes Wachstum (Längenwachstum) beschieden zu sein, doch müssen wir auch hier diese Frage durchaus offen lassen. Ihre Lösung wird schwierig sein, da sie nur durch die umfangreichsten biologischen Untersuchungen ermöglicht wird.

Wir haben bei unserer bisherigen Beschreibung des Ektoderms im Anschluß an die Angaben von SCHNEIDER und KOROTNEFF lediglich die Seitenteile und den Rücken des Stammes im Auge gehabt. Die zwischen den Ansatzlinien der Glockenträger liegende Ventralseite des Nectosoms zeigt nun aber wesentlich andere Verhältnisse. Die nach dem Ursprung der Glockenträger zu immer niedriger werdenden Radialsepten der Stützlamelle sind auf der Ventralseite völlig verschwunden, und ebenso fehlt hier die Muskulatur. Das Ektoderm ist niedrig und besteht aus kleinen, dichtgedrängten, unregelmäßig umgrenzten Zellen, an denen weder peripherie noch basale Ausläufer differenziert sind, wie wir sie oben als typische Merkmale der Epithelmuskelzellen der Rücken- und Seitenfläche des Stammes kennen gelernt haben. Zwischen diesen „indifferenten“ Zellen sind nun zahlreiche mit reich verzweigten, zarten und regelmäßigen Ausläufern versehene Zellelemente eingestreut, die sich außer durch diese ihre Gestalt durch ihre dunklere Färbung und Bräunung an Osmiumpräparaten und ihren großen, bläschenförmigen Nucleolus auszeichnen. Aus

denselben Gründen, aus welchen wir die „ganglienähnlichen“ Zellen der Rückenseite des Nectosoms als nervöse Elemente angesprochen haben, halten wir auch die vorliegenden Gebilde für Ganglienzellen. Da die „indifferenten“ Zellen der Fortsätze entbehren, so lassen sich die Ausläufer dieser bald bi-, bald tripolaren Ganglienzellen mit großer Deutlichkeit über weite Strecken hin verfolgen, und es gelingt unschwer, sowohl ihrer Zusammenhang untereinander als auch mit den gleich zu beschreibenden Ganglien auf der Ventralseite der Glockenträger nachzuweisen.

Nesselzellen fehlen auch auf der Ventralseite völlig. Schon unter Lupenvergrößerung bemerkt man nun in regelmäßigen Abständen genau in der ventralen Medianlinie auftretende kleine, rundliche Knötchen, die stets in der Mitte zwischen zwei aufeinander folgenden Glockenträgern liegen. Viel deutlicher als bei *Forskalia* sind diese Knötchen bei *Halistemma* und vor allem bei *Physophora* zu beobachten (vergl. Textfig. 3). Von der Fläche gesehen, erscheinen diese Knötchen als dichte Anhäufungen kleiner, indifferenter Epithelzellen, auf Querschnitten aber bemerken wir die auffallende Thatsache, daß die Stützlamelle unter der Kuppe des Knötchens durchbrochen ist, so daß Entoderm und Ektoderm einander direkt berühren.

Die morphologische Bedeutung dieser Knötchen wird uns sofort klar, wenn wir die Ventralfäche des Siphosoms ins Auge fassen. Wir haben oben gesehen, daß die Anhänge des Siphosoms derart angeordnet sind, daß die Bracteen zu zwei Reihen formiert, die Polypen, Palponen und Gonaden zwischen sich fassen. Wie die Schwimmglocken, so sind auch die Bracteen entsprechend ihrer morphologischen Bedeutung als rückgebildete Schwimmglocken¹⁾ durch den Glockenträgern homologe Bracteenträger dem Stämme angefügt, die in ihrem histologischen Bau völlig mit den Glockenträgern übereinstimmen. Bei einer Vergleichung des Siphosoms mit dem Nectosom ergibt sich demnach, daß die zwischen den beiden Glockenträgerreihen liegenden Knötchen ihrer Lage nach den zwischen den beiden Bracteenträgerreihen sprossenden polypoiden Anhängen entsprechen, und es drängt sich uns sogleich die Frage auf, ob nicht am Ende eine Homologie zwischen den

1) Ueber die Auffassung *CAMILLO SCHNEIDER*'s, daß die Bracteen modifizierte Polypen sind, s. die treffenden Bemerkungen von *CHUN* S. 74.

Knötchen und den polypoiden Stammanhängen besteht. Die Bejahung dieser Frage ergiebt sich aus der Untersuchung über die Knospung dieser letzteren. ALBERT LANG hat in seinen Untersuchungen: „Ueber die Knospung bei Hydra und einigen Hydropolyphen“ (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 54, S. 365), die wertvolle Entdeckung gemacht, daß die Bildung der Knospe bei den Hydroïden nicht in einer einfachen Ausstülpung der gesamten Seitenwand des Muttertieres beruht, wie man bisher allgemein angenommen hatte, sondern vielmehr durch eine Wucherung des Ektoderms allein zustande kommt, in deren Folge eine Auflösung der Stützlamelle, eine Auswanderung von Ektodermzellen und eine Konstituierung dieser letzteren zum Entoderm der Knospe beobachtet wird. Die Angaben LANG's sind von BRÄM („Ueber die Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroïden“, Biol. Centralbl., Bd. 14, S. 140) bestritten, von CHUN dagegen für die Knospung bei Medusen (Zoolog. Anz., Bd. 16) bestätigt worden. Bezüglich der Siphonophoren bin ich in der Lage, die Befunde LANG's in ihrem vollen Umfange zu bestätigen und werde an anderem Orte hierüber Näheres berichten. Was uns an dieser Stelle interessiert, ist die auffallende Uebereinstimmung, welche die jugendlichen Knospen des Siphosoms mit jenen oben beschriebenen Knötchen des Nectosoms zeigen: Beide charakterisieren sich als eine ektodermale Wucherung, in deren Bereiche die Stützlamelle fehlt. Wir sind demnach wohl berechtigt, die betreffenden Knötchen morphologisch als in ihrer Entwicklung stehen gebliebene Knospen aufzufassen, und da, wie wir an dieser Stelle erwähnen wollen, dem mit polypoiden Anhängen (Palponen) versehenen Nectosom von *Apolemia uvaria* diese Knötchen völlig fehlen, während sie ausnahmslos allen übrigen von mir untersuchten Physophoriden zukommen, so liegt auf der Hand, daß die Knötchen nicht etwa als Knospen von Nectophoren, sondern als Knospen polypoider Anhänge zu betrachten sind.

Ueber die physiologische Bedeutung der Knötchen werden wir uns weiter unten verbreiten (S. 519). Das Ektoderm der Glockenträger schließt sich in seinem Habitus eng an dasjenige der Ventralseite des Stammes an. Dementsprechend besteht es aus einer flachen Epithellage, deren Zellen von unregelmäßiger, länglicher Form sind und keine peripheren Fortsätze aufweisen. Die Zellen sind noch flacher als diejenigen

der Ventralseite des Stammes erscheinen dafür, von der Fläche gesehen, um so größer und ihre Kerne weiter auseinandergerückt. Während aber dort eine Muskulatur fehlt, kommt den Glockenträgern eine solche zu, freilich nicht eine Längsmuskulatur, wie den Seiten und dem Rücken des Stammes, sondern vielmehr eine zur Stamm-Muskulatur senkrecht verlaufende, vom axialen zum abaxialen Rande der Glockenträger ziehende Muskelfaserung, deren Kontraktion demnach eine Annäherung der Schwimmglocken an den Stamm zur Folge hat. Entsprechend diesem Faserverlauf sind auch die Epithelzellen mit ihrer Längsachse quer zur Stammachse gestellt. Nessel- und Sinneszellen fehlen wie anderwärts am Stämme, wohl aber ist das Epithel der Glockenträger reich an Ganglienzellen, die infolge der flächenhaften Ausbreitung der Epithelzellen schon an Situpräparaten überaus deutlich von den übrigen Elementen sich abheben. Ihre nervöse Natur ergiebt sich unmittelbar aus ihrem Zusammenhang mit den von uns als Ganglienzellen beschriebenen Zellen des Stammes: Der auf der Dorsalseite der Glockenträger ausgebreitete Ganglienplexus steht nämlich in Verbindung mit den Ganglien der Rücken- und Seitenfläche des Stammes, der auf der Ventralseite der Glockenträger liegende Plexus dagegen mit dem oben beschriebenen auf der ventralen Mittellinie des Stammes vorhandenen Gangliengeflecht. Wie die Glocken am Nectosom vermittelst der Glockenträger haften, so sind auch die Bracteen oder Deckblätter durch ähnliche Muskellamellen, die Bracteenträger, mit dem Siphosom verbunden. Der histologische Bau dieser Bracteenträger ist völlig gleich demjenigen der Glockenträger mit Ausnahme des Verlaufes des Mediangefäßes, das in den Bracteen an den unteren Rand derselben gerückt erscheint. Ich kann daher auf die Beschreibung der Glockenträger verweisen und hebe nur dies hervor, daß überall sowohl bei den Physophoriden als auch bei den Diphyiden die Bracteenträger im Ektoderm stets deutlich ausgeprägte Ganglienzellen aufweisen.

Die Stützlamelle des Stammes von *Forskalia* ist in ihrem anatomischen Verhalten bereits von KOROTNEFF, CLAUS, SCHNEIDER und von mir selbst (s. o.) beschrieben worden; bezüglich ihres feineren Baues verweise ich auf die Befunde an *Physophora*.

Das aus ein- bis zweikernigen Zellen bestehende Ektoderm kleidet nicht nur den Centralkanal des Stammes aus, sondern

setzt sich ventral auch in die Glockenträger fort. Jeder Glockenträger ist nämlich von einem Gefäß durchzogen, welches in der Mitte der Ansatzlinie des Glockenträgers aus dem Centralkanal entspringt, gerade nach der Peripherie hinzieht und daselbst in ein Gefäß, welches zum Teil von dem peripheren Saume des Glockenträgers, zum Teil von dem Scheitel der an diesem letzteren befestigten Schwimmglocke gebildet wird (vergl. Textfig. 4). Beim Abreißen der Glocken verbleibt die eine Hälfte des Lumens dieses Gefäßes an der Peripherie des Glockenträgers, die andere an der Exumbrella der Schwimmglocke haften und bildet daselbst die von den früheren Autoren beschriebenen Mantelgefäße. Am intakten Tiere erscheint das Stielgefäß der Schwimmglocken als unmittelbare Fortsetzung des medianen Gefäßes der Glockenträger, insofern ihre Einmündungsstellen in das periphera Glockenträgergefäß (Mantelgefäß der Autoren) einander unmittelbar gegenüber liegen.

Ganz dieselben histologischen Verhältnisse wie Forskalia zeigt der Stamm der Anthemodinen (*Halistema* und *Agal-mopsis*), dagegen treffen wir bei *Physophora* teils Abweichungen, teils Erweiterung der bisherigen Befunde. Schon makroskopisch fällt der Mangel einer besonderen Pigmentierung der dorsalen Mittellinie auf, wie wir dieselbe bei allen Forskaliden und Anthemodinen vorgefunden und als Fortsetzung des Entoderms unter das dorsale Ektodermepithel erkannt haben. Längs- und Querschnitte lehren uns, daß weder Querkanäle noch dorsales Entoderm vorhanden sind, und daß demnach KOROTNEFF recht hat, wenn er schreibt: „Von einem Centralnervensystem ist keine Spur vorhanden, und die ganze Peripherie des Stammes ist einförmig gebaut.“ Das Ektoderm ist im übrigen völlig analog gebaut demjenigen der Forskaliden und Anthemodinen, neben den charakteristischen Epithelmuskelzellen findet man spärliche Ganglienzenlen. Die basalen Fortsätze sind vielfach zerschlitzt und lassen sich an gut macerierten Präparaten stellenweise im Zusammenhange mit den Muskelfasern darstellen. Es zeigt sich dabei, daß eine Epithelzelle mittelst ihrer basalen Fortsätze nicht nur mit einer, sondern mehreren Muskelfibrillen in Zusammenhang steht. Es kann demnach eine einzige Zelle mehreren Muskelfasern motorische Impulse erteilen, und umgekehrt eine Muskelfaser von verschiedenen Zellen her motorische Impulse erhalten. Sinneszellen konnte ich im Gegensatz zu KOROTNEFF außer an der blasenförmigen Stammerweiterung

nirgends am Stämme vorfinden. Die Zellen der interstitiellen Schicht sind äußerst zahlreich und daher auch schon von früheren Autoren (CLAUS und KOROTNEFF) gesehen worden; letzterer beschreibt sie irrtümlicherweise als Mesoderm: „Die in der Tiefe des Ektoderms liegenden Zellen sind den gleichen von Rhizophysa zu identifizieren und als wahre Mesoderm-elemente anzusehen.“ Die unmittelbar über der Stützlamelle, aber ganz in der Tiefe zwischen dem Radialseptum liegenden interstitiellen Zellen zeigen zahlreiche Stadien amitotischer Kernteilung, durch welche der fortwährende Nachschub von Epithelzellen gesichert ist. Anfänglich sind diese Zellen sehr klein, erst allmählich vergrößert sich ihr protoplasmatischer Teil, indem zuerst die Anlage der Muskelfibrillen, sodann der basale Fortsatz auftritt, der um so länger wird, je weiter sich die Zelle von der Stützlamelle entfernt und nach der Peripherie wandert (vergl. die von den Palponen entnommenen Figuren 49 und 50), erst zuletzt treten dann die peripheren Fortsätze auf.

Die Radialsepten der Stützlamelle sind im Vergleich zu denjenigen der übrigen Physophoriden sehr zart und sind nur selten einfach, sondern fast immer unweit von ihrem Ursprunge ab baumförmig verästelt. Gegen die Zartheit der Septen kontrastiert die außerordentliche Mächtigkeit des centralen Teiles der Stützlamelle, wie dies in gleichem Maße bei den übrigen Physophoriden nirgends zu beobachten ist. Es ist klar, daß infolge dieser vorwiegend centralen Anordnung seiner Stützelemente der Stamm von Physophora in höherem Grade auf Zugfestigkeit eingerichtet ist als derjenige der Forskaliden oder Anthemodinen etc. Die Zweckmäßigkeit dieser Anordnung ist einleuchtend, wenn wenn wir bedenken, daß die Masse des Siphosoms von Physophora relativ schwerer ist, also einen größeren Zug auf das Nectosom ausübt, als das Siphosom einer Agalmide, Forskalide oder Apolemide, welches infolge der zahlreichen Deckglocken ein relativ geringeres specifisches Gewicht besitzt.

Die Stützlamelle ist keineswegs ein homogenes Gebilde; schon CLAUS unterscheidet darin „aus verdichteter Substanz der hyalinen Stützlage gebildete Fibrillenzüge“ (Ueber Halistemma tergestin.). Auch CAMILLO SCHNEIDER tritt für eine fibrilläre Struktur der Stützlamelle ein: „In allen bis jetzt untersuchten Lamellen gelang es, oft mit überraschender Deutlichkeit (Pneumatophore von Apolemia, Kamm der Vellolascheide), Fasersysteme nachzuweisen; wir werden deshalb wohl nicht fehlgehen, wenn

wir sie ganz allgemein voraussetzen. Und für diese Voraussetzung liefert uns sofort der Befund an den Aufsätzen der Carmarina die Lösung der Frage nach der Abstammung der Fasern in der Lamelle. Meiner Ansicht nach ergiebt sich unzweifelhaft, daß jene vom Protoplasma der Zellen sich herleiten, daß sie Linen sind.“ In der Stützlamelle der Luftflasche von Apolemia beobachtete SCHNEIDER zwei Fasersysteme, eine äußere Längs- und innere Ringfaserschicht; im Stamm der Apolemia kommt nach demselben Autor noch ein System radialer, in den Septen verlaufender Fasern vor. Außer den Faserzügen konstatiert SCHNEIDER ferner das Vorhandensein einer die Fasern verkittenden homogenen Bindemasse. Ich bin in der Lage, alle diese Befunde SCHNEIDER's zu bestätigen und außerdem zu ergänzen¹⁾.

Mit SCHNEIDER unterscheiden wir am Physophorastamme drei Fasersysteme: Ring-, Längs- und Radialfasern. Das Verhalten der einzelnen Systeme ist folgendes: Die Ringfasern finden sich durch die ganze Dicke der Stützlamelle vor, in vorwiegendem Maße aber nach innen — dem Centralkanal — zu; die Längsfasern treten gleichfalls auf dem ganzen Querschnitte der Lamelle auf, zeigen aber ihre vorwiegende Entwicklung in der Peripherie. Dadurch, daß zu äußerst fast nur Längsfasern, zu innerst fast nur Ringfasern sich vorfinden, erklärt es sich, daß hierdurch an Macerationspräparaten — SCHNEIDER hat nur solche untersucht — eine äußere Längsfaserschicht von einer inneren Ringfaserschicht streng sich zu sondern scheint. Die Radialfasern bauen — wie SCHNEIDER angibt — zum Teil die Septen auf, zum Teil treten sie aber auch zwischen dem Ursprunge der Septen auf. Die erstenen zeigen ein verschiedenes Verhalten, wir beobachten nämlich 1) Fasern, die nach längerem oder kürzerem Verlaufe umbiegen und als Cirkularfasern im inneren oder peripheren Teile der Stützlamelle weiterlaufen, 2) Fasern, die, in tangentialer Richtung umbiegend, zu Längsfasern der Außen- und Innenschicht der Lamelle werden, und 3) Fasern, welche die ganze Dicke der Lamelle durchsetzen und so eine direkte Verbindung zwischen Entoderm- und Ektodermzellen her-

1) Außer an Macerationspräparaten sind die Fasersysteme mit außerordentlicher Deutlichkeit an Schnittpräparaten zu studieren, die mit Sublimat-Eisessig fixiert und mit Fuchsin oder EHRLICH-BONDI-HEIDENHAIN-Mischung gefärbt worden sind.

stellen. Analog diesen letzteren verhalten sich die Radialfasern, die zwischen dem Ursprunge der Septen auftreten. Schon E. HAECKEL hat in seiner Monographie der Geryoniden die Vermutung ausgesprochen, daß die ektodermalen und entodermalen Zellen durch die Stützlamelle hindurch miteinander in direkter Verbindung stehen, eine Vermutung, die seither nur noch von JICKELI unterstützt worden ist. Mit wünschenswerter Deutlichkeit ist dieser direkte Konnex von Entoderm und Ektoderm nicht nur am Stämme, sondern auch an den Palponen von *Physophora* zu beobachten.

Im Entoderm des Stammes treffen wir außer den ein- bis zweikernigen Epithelmuskelzellen auch Ganglienzellen an, die sich von den ektodermalen Ganglienzellen durch ihre plumpere Form und ihre relativ zarteren Fortsätze unterscheiden. Wir werden bei Besprechung des Entoderms der Palponen ausführlicher auf den Habitus der entodermalen Ganglienzellen zu sprechen kommen.

Sowohl die Glockenträger als auch die blasenförmige Erweiterung des Stammes von *Physophora* erheischen eine besondere Besprechung. Die Radialsepten der Stützlamelle, die über dem Dorsum des Stammes ihre höchste Höhe erreichen, werden gegen die Ventraleite zu immer niedriger und verschwinden zuletzt vollständig an der Ursprungsstelle der Glockenträger, um hier einem anderen Systeme von Septen Platz zu machen, welche quer zur Stammachse von der proximalen zur distalen Peripherie der Glockenträger verlaufen. Im Gegensatz zu den schmalen und hohen Stammsepten sind die Quersepten der Glockenträger breit und niedrig, also leistenförmig, ganz so wie diejenigen der Pneumatophore (s. u.). Mit dem Auftreten querer Septen geht die Ausbildung querer Muskelfasern Hand in Hand. Die Quermuskulatur steht zum Teil in direktem Zusammenhang mit der Längsmuskulatur des Stammes, indem an der Ursprungsstelle der Glockenträger ein Teil der Stammfasern, in rechtem Winkel umbiegend, in die Quermuskulatur der Glockenträger ausstrahlt; zum Teil aber gehen die Quermuskelfasern ihrerseits in ursprünglicher Richtung noch eine Strecke weit auf den Stamm über, wobei sie unter den Stammfasern hindurchziehen. Besonders stark ist die Quermuskulatur über dem oberen und unteren, etwas ausgezogenen Ende der Glockenträger entwickelt, während sie dagegen über der Mitte etwas zurücktritt. An Präparaten, an denen der Scheitel der Schwimmglocken im

Zusammenhänge mit den Glockenträgern belassen wird, kann man sich dann überzeugen, daß die Quermuskulatur an der Exumbrella sich anheftet. Hieraus ist ersichtlich, daß ihre Kontraktion nicht nur die Glockenträger, sondern auch die Schwimmglocken direkt beeinflußt: erstens verkürzen sich hierbei die Glockenträger wodurch die Schwimmglocken dem Stämme genähert werden, welche Wirkung noch unterstützt wird durch den direkten Ansatz der Fasern an die Exumbrella der Glocken, zweitens kann aus ihrer Aktion auch eine Stellungsänderung der Schwimmglocken resultieren, je nachdem sich nur die Muskulatur der Ventralseite oder Dorsalseite, oder des oberen oder unteren Zipfels der Glockenträger kontrahirt, wodurch die Schwimmsacköffnung nach links oder rechts, nach unten oder oben gewendet wird.

Das Ektoderm der Glockenträger ist über den mittleren Partien flach; gegen die Ränder nimmt es an Höhe zu und zeigt an der distalen Peripherie auf der Ventralseite der Glockenträger dicht unterhalb des medianen Gefäßes eine eigentümliche Anschwellung, die nach der Exumbrella der Schwimmglocken zu bogenförmig ausgeschnitten ist. In diesen bogenförmigen Ausschnitt legt sich das „spindelförmige Organ“ des Scheitels der Glocken, das wir bei Besprechung der Schwimmglocken des näheren kennen lernen werden und das, wie ich hier vorwegnehmend bemerken will, aus einer spindelförmigen Anhäufung von Epithel- und Ganglienzellen besteht. Epithel- und Ganglienzellen sind die einzigen Bestandteile des Ektoderms der Glockenträger; wie am Stämme, so fehlen auch hier sowohl Nessel- als Sinneszellen. Die überaus zahlreichen Ganglienzellen der Glockenträger sind bald bi-, bald tripolar, und nicht selten finden sich noch solche en T (RANVIER). Ihre Fortsätze sind an Osmiumpräparaten außerordentlich leicht zu verfolgen, und ich habe meine besondere Aufmerksamkeit darauf gerichtet, ob an der Stelle, wo das „spindelförmige Organ“ der Glocken an den oben beschriebenen Epithelwulst der Glockenträger stößt, ein direkter Zusammenhang von Ganglienzellen der Glocken und Glockenträger vorhanden sei; ich muß nach meinen Befunden diese Frage verneinen und bin der Ansicht, daß lediglich ein Kontakt zwischen den nervösen Elementen der Glocken und denen des Stammes resp. der Glockenträger besteht.

Auch auf der Rückseite der Glockenträger findet sich an der distalen Peripherie ein kleiner Epithelwulst vor, der im

Gegensatze zu demjenigen der Ventralseite oberhalb des Eintrittes des medianen Gefäßes in das Randgefäß liegt. Auf Querschnitten durch Präparate, an denen Schwimmglocken und Glockenträger im Zusammenhange miteinander sind, zeigt sich, daß an dieser Stelle das Randgefäß etwas erweitert und leicht gegen den Stamm hin ausgebuchtet ist und daß die Stützlamelle über dieser Erweiterung von einer spaltförmigen Lücke durchbrochen ist. Indem die von den Rändern dieser Lücke sich erhebenden Epithelzellen sich gegeneinander neigen und miteinander verkleben, bilden sie eine Art Pfropf, durch welchen das Lumen des Randgefäßes von der Außenwelt abgeschlossen wird. Auf die physiologische Bedeutung dieser eigentümlichen Einrichtung werden wir weiter unten zu sprechen kommen (S. 519).

Die Entodermzellen der Glockenträgerkanäle senden parallele Bündel von Fasern in die Stützlamelle aus, die in weiterer oder kürzerer Entfernung sich mit den Fasern der Septen verbinden, indem sie distalwärts und axialwärts in dieselben umbiegen. Wie im Centralkanal, so ist auch in den Glockenträgerkanälen eine entodermale Muskulatur vorhanden, deren Aktion man ganz deutlich am lebenden Tiere beobachten kann, und in Uebereinstimmung mit diesem Befunde konnte ich auch an Macerationspräparaten das Vorhandensein von Ganglienzenellen innerhalb der Kanäle konstatieren, die in ihrem Habitus in Nichts von denen des Centralkanales abweichen.

Die histologischen Details der Stammblase sind von KOROTNEFF ausführlicher beschrieben worden, wir betrachten zuerst ihre Oberseite. KOROTNEFF giebt an, daß Muskelfibrillen auf der Oberseite vollständig fehlen. Dies ist nicht richtig. Eine Muskulatur ist auch hier vorhanden, aber ihre Elemente sind sehr zart, so daß ich sie nur an meinen Glycerinpräparaten mit voller Sicherheit nachweisen kann. Nach dem Ansätze der Palponen dienenden Rähmchen (der Ausdruck stammt von CLAUS) hin nimmt die Zartheit der Fibrillen zu, während nach der Eintrittsstelle des Stammes in die Blase zu die Fasern derber und deutlicher erkennbar werden und auf diese Weise einen allmählichen Uebergang zur Stamm-Muskulatur bilden. Wahrscheinlich hat KOROTNEFF gerade die den Rähmchen benachbarten Stellen der Stammblase untersucht, wo allerdings die Muskelfibrillen so fein sind, daß sie nur an solchen Präparaten deutlich zu erkennen sind, an denen das Epithel von der Stützlamelle abgelöst wurde. Der Verlauf der Muskelfasern ist ein radiärer, vom Stammein-

tritt in die Blase nach der Peripherie dieser letzteren tendierend. Diese radiäre Anordnung ist bedingt durch das Verhalten der Stützlamelle resp. ihrer Septen. Die Radialsepten des Stammes laufen nämlich bei ihrem Uebergang auf die Blase nach allen Seiten radienförmig auseinander, wobei sie rasch an Höhe abnehmen und wie an der Pneumatophore (siehe unten) flache breite Leisten bilden, um endlich gegen die Rähmchen der Blase zu ganz zu verstreichen.

Das Verhalten der Stützlamelle ist maßgebend für die Gestalt und Anordnung der Epithelzellen. Je niedriger die Septen werden, um so mehr treten die basalen Fortsätze der Epithelzellen zurück, die peripheren Fortsätze verschwinden nach dem Eintritt des Stammes in die Blase sofort, die Zellen werden niedriger oder breiter und erhalten polygonale Gestalt (siehe Fig. 42), ihr Protoplasma zeigt eigentlich netzförmigen Bau. Nur ganz in der Nähe der Rähmchen werden die Zellen wieder höher und schmäler, wodurch ihre Kerne dichter gedrängt erscheinen. Während am Stamme Nesselzellen fehlen, treten solche auf der Blasenoberseite in großer Anzahl auf. Es fällt sofort auf, daß sie stets in Reihen angeordnet sind und daß die Richtung dieser Reihen derjenigen der Radialsepten entspricht (siehe oben). Da, wo diese Reihen auftreten, sind stets in der Tiefe zwischen den Septenleisten einige interstitielle Zellen zu treffen, die also hier an der Blase nicht nur Epithelzellen, sondern vor allem auch Nesselzellen zu ersetzen haben. Außer diesen kleinen, in Fig. 42 abgebildeten Cnidoblasten finden sich noch große, mächtige Nesselzellen von der Form und Größe, wie sie an den Nesselknöpfen vorkommen, an der Peripherie der Blase vor.

Unsere besondere Aufmerksamkeit verdienen nun aber die nervösen Elemente der Stammblasenoberseite. „Als ich die Blase von Physophora zu untersuchen begann“, bemerkt KOROTNEFF, „erstaunte ich über den außerordentlichen Reichtum an Nerven. Man konnte wohl denken, man habe es mit einem Gehirn zu thun. Die Ganglienzellen und Nerven bilden ein dichtes Geflecht, das in der Tiefe des Ektoderms ausgespannt ist.“ Die Ganglien sind meist bi- und tripolar, seltener quadripolar; mehr als 4 Achsenfortsätze konnte ich nirgends auffinden. Ueber das feinere histologische Verhalten der Zellen und Fasern berichtet KOROTNEFF folgendes (S. 244): „Jede Nervenfaser besteht aus einem ganzen Bündel außerordentlich zarter Fibrillen, die von

körnigem Plasma umgeben sind. Möglicherweise lassen sich diese Fibrillenbündel als Achsenzylinder und das Plasma als Markscheide auffassen. Die Plasmascheide ist nicht gleichmäßig verteilt, sondern an einigen Stellen spindelförmig angehäuft. Die Nervenfasern können sich verzweigen, und an solchen Stellen sieht man am besten die Beziehung der Plasmascheide zum Nervenbündel. Dieses teilt sich in 2 oder 3 primitive Bündel, und an der Teilungsstelle ist das Plasma angehäuft und hat eine körnige Beschaffenheit. Bei dem Abgehen der Nervenfasern von der Zelle ist die Faser plasmareich, aber an der Endverzweigung scheint die Plasmascheide ganz zu verschwinden.“ So weit stimmen meine Befunde mit denen KOROTNEFF's überein. Fig. 56 stellt eine Ganglienzelle von der Oberseite der Stammblase dar; die feinkörnige Plasmascheide überzieht als dünne Schicht die Zelle und ihre Fasern. Bezuglich des Verhaltens der Fibrillen zu den Zellen bin ich zu anderen Resultaten gekommen als KOROTNEFF. Dieser Autor schreibt: „Die Zelle dient nicht als Unterbrechungsort für die Fibrillen, diese ziehen sich längs der Zelle hin, aber in einer etwas anderen Weise, als es bei den höheren Tierformen vorkommt. Bei diesen lösen sich, wenn die Fasern eine Zelle erreichen, die sie konstituierenden Fibrillen auf, setzen ihren Verlauf auf der Peripherie der Nervenzelle fort und vereinigen sich am entgegengesetzten Pole wiederum, um eine der ersteren ganz gleiche Nervenfaser zusammenzusetzen (?) ; bei den Siphonophoren dagegen zersetzen sich die Nervenfibrillen in der Zelle nicht, sondern behalten die gemeinsame Bündelform bei und legen sich gewöhnlich einer Seite der Zelle so an, daß diese einen Anhang der Faser selbst bildet.“ Auf Grund seiner Darstellung vergleicht KOROTNEFF diese Zellen den SCHWANN-schen Zellen. Da der Zelleib der Ganglien fast ganz zurücktritt gegenüber dem Kern und den Zellausläufern, so müssen wir fürs erste von einem Verhalten der Fibrillen zu den Kernen — statt zu den Zellen — sprechen. Dieses Verhalten ist nun ein ganz verschiedenes, und wir können folgende Fälle beobachten: 1) Der Kern ist derart in die Kontinuität zweier oder mehrerer Fasern eingeschaltet, daß er eine Unterbrechung der Fasern bildet (vergl. Fig. 56). 2) Nur ein Teil der Fasern findet eine Unterbrechung, der andere Teil geht ununterbrochen an der Peripherie des Kernes vorbei und zwar a) auf beiden Seiten des Kernes (Fig. 71) oder b) nur auf einer (Fig. 70). Dieser letztere Fall ist sehr häufig an der Stammbrale zu beobachten und ent-

spricht offenbar dem von KOROTNEFF oben beschriebenen. Ich bemerke aber ausdrücklich, daß niemals die Zelle (oder der Kern) nur einen seitlichen Anhang der Faser bildet, wie KOROTNEFF will, sondern stets finden eine Anzahl Fibrillen ihre Unterbrechung durch den Kern. Der Kern zeigt überall eine schöne Chromatinnetzstruktur; eine Faserung innerhalb des Kernes konnte ich nirgends nachweisen. Ein eigenartiges Verhalten zeigen die Fibrillen an den Teilungsstellen der Nervenfasern, wie dies in Fig. 56 dargestellt ist. Es findet nämlich hier eine allseitige Durchkreuzung der Fibrillen statt, jedoch überwiegt der Anteil der ungekreuzten denjenigen der gekreuzten Fibrillen.

Die Lage des Nervenplexus ist, wie oben angegeben, eine subepitheliale, indessen liegen die Ganglienzellen fast durchweg in der Tiefe zwischen den Epithelzellen, und auch die Nervenfasern verlaufen mit Vorliebe intercellulär, seltener subcellulär. Schon dieser Umstand bedingt es, daß die Elemente des Plexus selbst an Situpräparaten überhaupt deutlich zu erkennen sind, noch leichter aber wird uns die Untersuchung dieses Nervengeflechtes dadurch, daß sowohl die Zellen als auch die Nerven von einem schmalen hellen Saum umgeben sind, der nichts anderes ist als der Ausdruck eines pericellulären Lymphraumes, wie er uns von den Ganglienzellen der Wirbeltiere her bekannt ist. Wir werden später anlässlich der Beschreibung der Schwimmglöckchen des näheren auf diese Lymphräume zu sprechen kommen.

Die Unterseite der Stammblase ist von einer Schicht von Epithelmuskelzellen bedeckt, deren derbe Muskelfasern sofort in die Augen springen und bereits von KOROTNEFF erwähnt werden, der indessen über ihren Verlauf nichts aussagt. Im Gegensatz zu den radial verlaufenden Fasern der Oberseite ist die Muskulatur der Unterseite ringförmig angeordnet, d. h. die Fasern laufen parallel zur Peripherie der Blase, wobei sie die Ansatzstellen der Polypen und Fangfugen etc. von innen und außen bogenförmig umfassen. Die Epithelzellen sind wie auf der Unterseite niedrig, flach, polygonal. Nesselzellen fehlen völlig. Auch hier fällt der ganz außerordentliche Reichtum an Ganglienzellen und Nerven auf, und ich stimme der Angabe KOROTNEFF's bei, daß die Nerven hier mehr einen bestimmteren Verlauf zeigen und zu Bündeln von 2, 3 und mehr Fasern parallel nebeneinander herlaufen. Bezüglich des feineren Baues der Ganglien und des Verhaltens der Fibrillen zu den Zellen verweise ich auf die Darstellung der Ganglien der Oberseite

(vergl. auch Fig. 70 und 71). Eine Erscheinung, die wir später bei den Ganglien der Glocken ausführlich erwähnen werden, ist das Auftreten von kleinen Vakuolen in der Nähe des Kernes an der Eintrittsstelle der Nerven (Fig. 71). Auch hier ist der pericelluläre Lymphraum zu erkennen, wenn auch weniger deutlich als auf der Oberseite der Blase.

Die außerordentliche Deutlichkeit, mit welcher das Nervengeflecht auf beiden Seiten der Blase zu verfolgen ist, erlaubt uns nun auch hier zum erstenmal, den Zusammenhang der Nerven mit den Muskeln zu eruieren. KOROTNEFF berichtet darüber folgendes: „Hier (auf der Unterseite der Blase) giebt es wirklich eine unmittelbare Beziehung der Nervenfasern zu den Muskelfibrillen, und diese ist, was dabei das Wichtigste ist, ganz gleich der bei Halistemma, mit anderen Worten: die Nervenfaser endet mit einem Hügelchen auf der Muskelfibrille.“ Ich bin zu wesentlich anderen Befunden gekommen. Wie oben gezeigt und bereits von KOROTNEFF erwähnt wurde, sind die Ganglienzellen und -fasern von einer in der Mitte der Zellen breiteren, längs der Nerven dagegen schmäleren Protoplasmascheide umgeben. Man beobachtet nun im Verlaufe der Nerven von Zeit zu Zeit bald kleine, bald kegelförmige, bald flachere (Fig. 55 und 70) Protoplasmaanschwellungen, von deren Spitze überaus zarte Fäserchen in rechtem Winkel von den Nerven abgehen. Diese Protoplasma Hügelchen sind nicht zu verwechseln mit den Plasmaanschwellungen an den Teilungsstellen der Nervenfasern, die schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar sind und sich durch ihre grobkörnige Beschaffenheit auszeichnen. Verfolgt man nun die genannten Fäserchen unter starker Vergrößerung, so zeigt sich, daß dieselben nach kurzem Verlaufe am Basalteil der Epithelmuskelzellen endigen. Eine Endigung der Nerven an den Muskelfasern selbst kommt weder hier noch — wie ich vorwegnehmend bemerken will — anderswo bei den Siphonophoren vor. Ueber die Bedeutung dieser Befunde siehe die Schlußbemerkungen. Da diese charakteristische Endigung der Nervenfibrillen an den Epithelmuskelzellen noch schöner als an der Stammlblase an den Palponen dargestellt werden kann, so verweise ich hier auf die dortigen Ausführungen und die entsprechenden Figuren (Fig. 51 und 55).

Ober- und Unterseite der Blase stehen durch die zwischen

den Rähmchen verlaufenden Rinnen miteinander in Verbindung. Die radiale Muskulatur der Oberseite strömt in diese Rinnen hinein, um, auf der Unterseite angekommen, nach beiden Seiten umzubiegen und zur Ringmuskulatur zu werden (S. 515). Der Zusammenhang des Plexus der Ober- und Unterseite ist bereits von KOROTNEFF richtig erkannt worden: „Die Rähmchen der Blase sind voneinander vermittelst Rinnen geschieden, in deren Boden bereits CLAUS Zellen gesehen hat, die in zarten Fasern auslaufen, eine unverkennbare Ähnlichkeit mit Ganglienzellen haben und sehr an die multipolaren Zellen der Subumbrella der Acalephen erinnern. Diese von CLAUS ausgesprochene Vermutung kann ich völlig bestätigen.“

Das Ektoderm der zwischen den Rähmchen ausgespannten Blasenwand besteht aus großen, flachen, sich wenig tingierenden Zellen, deren zugehörige Muskulatur quer d. h. von einer Längsseite des Rähmchens zur anderen verläuft. Weder Nessel- noch Ganglienzellen konnte ich hier auffinden.

Das Entoderm der Blase unterscheidet sich histologisch nicht von demjenigen des Centralkanals (siehe S. 510). Erwähnung verdient nur das Verhalten der Muskulatur. Diese ist bekanntlich am Stämme ringförmig angeordnet; beim Uebergang auf die Blase aber geht sie in radiale Richtung über und behält diesen Verlauf bei, sowohl auf der Innenseite der Rähmchen als auch auf der Unterseite der Blase. In den Rähmchen verläuft sie demnach von oben nach unten, auf der Unterseite der Blase von der Peripherie zum Centrum.

Unter den Calycocephoriden habe ich den Stamm von *Praya maxima* untersucht. Er zeigt so große Uebereinstimmung mit demjenigen von *Apolemia uvaria*, daß ich den Stamm beider zugleich besprechen will. Schon bei Lupenvergrößerung zeigt der Stamm dieser Formen eine dorsale und ventrale Rinne. Die erstere ist von KOROTNEFF als „Nervenrinne“ bezeichnet und mit dem „Centralnervensystem“ der Anthemodinen homologisiert worden. Wir sahen nun oben, daß dies vermeintliche Nervensystem nicht anderes als eine Fortsetzung des Entoderms auf die Dorsalseite des Stammes ist, die an den Internodien des

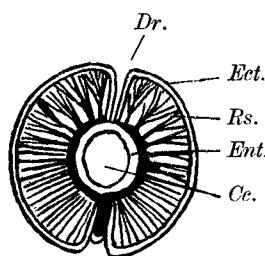


Fig. 8. Querschnitt durch den Stamm von *Praya maxima*. *Ect.* Ektoderm. *Rs.* Radialsepten der Stützlamelle. *Ent.* Entoderm. *Cc.* Centralkanal. *Dr.* Dorsalrinne.

Siphosoms und am oberen und unteren Ende des Nectosoms durch eine Unterbrechung der Stützlamelle zustande kommt. Diesem Befunde entsprechend, ist auch die sogen. „Nervenrinne“ von Apolemia und Praya keineswegs ein Nervensystem, sondern sie ist eine Einrichtung von gleicher physiologischer Bedeutung, wie der dorsale Entodermkanal der Anthomedinen: Diese dorsale Rinne kommt dadurch zustande, daß diese Radialsepten in der dorsalen Mittellinie einen bis auf die Stützlamelle gehenden, breiteren Zwischenraum oder Kanal zwischen sich lassen, welcher von ektodermalem Epithel ausgekleidet ist. Es fällt nun sofort auf, daß die den Boden der Rinne bildende Stützlamelle an dieser Stelle besonders dünn ist, während sie sonst überall die Dicke der Septen bedeutend übertrifft und an den Internodien, d. h. den Knospungsstellen des Stammes, ist sie auf eine kurze Strecke hin durchbrochen, so daß daselbst Ektoderm und Entoderm einander direkt berühren.

Es ist nun hier der Ort, auf die mutmaßliche physiologische Bedeutung dieser Einrichtung einzugehen — ich sage die mutmaßliche, denn direkte Beobachtung und Experimente können uns hierüber keinen Aufschluß geben; wir müssen uns vielmehr mit der einfachen Ueberlegung behelfen. Eine ruhig im Wasser ausgebreitete Siphonophore (z. B. *Forskalia*) vollführt, wie dies meines Wissens v. KÖLLIKER zuerst erwähnt hat, fortwährend mit ihren Freßpolypen saugende oder pumpende Bewegungen aus, die, wie genannter Autor sicherlich mit Recht betont, nicht auf das Nahrungsbedürfnis, sondern auf das Atembedürfnis des Tieres (oder der Kolonie) zurückzuführen sind¹⁾. Durch diese Bewegungen wird nämlich fortwährend frisches Wasser in den Centralkanal und von hier in die einzelnen Organe (Personen) der Kolonie gepumpt. Da nun aber selbstverständlich nur ein gewisses Quantum Wasser in der Gesamtheit der Gastrovaskulärräume Platz hat, so muß auch für den nötigen Abfluß des Wassers gesorgt sein. Dieser Abfluß wird nun am Siphosom ermöglicht durch die oben beschriebenen Lücken in der Stützlamelle des Stammes an Stelle der Internodien, am Nectosom

1) Die Entodermalatmung (Darmatmung) steht jedenfalls bei den Cnidarien nicht hinter der Hautatmung zurück; auch bei den Medusen und Hydropolyphen habe ich häufig dergleichen rhythmische, pumpende Bewegungen beobachtet.

aber 1) durch die auf S. 504 beschriebenen Knötchen, in deren Grund die Stützlamelle durchbrochen ist, und 2) durch jene Öffnungen des Randgefäßes der Glockenträger, die auf S. 512 erwähnt werden. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß durch die Pumpbewegungen einerseits und das Abfließen des Wassers andererseits eine Cirkulation des letzteren zustande kommt, wodurch eben eine Atmung ermöglicht wird. Wahrscheinlich haben aber alle die genannten Abflußöffnungen noch einen anderen Zweck. Bekanntlich antworten die Siphonophoren auf Reize hin durch blitzschnelle Kontraktionen des Stammes und seiner Anhänge, die, wenn Reiz und Kontraktion einen gewissen Grad erreicht haben, zur Abstoßung vereinzelter Personen (oder Organe, Glocken, Polypen, Palponen etc.) führen. Die Ursache dieser Selbstamputationen ist klar: wenn Ring- und Längsmuskulatur sich gleichzeitig kontrahieren, wird der Gastrovaskularraum verkleinert, und das in ihm befindliche Wasser wird infolge seiner Inkompressibilität an den locis minoris resistantiae d. h. den Ansatzstellen der Anhänge die Stützlamelle sprengen und so zur Abstoßung der Anhänge führen. Vielleicht spielen nun die genannten Abflußöffnungen die Rolle von Ventilen, und verhindern so bei schwächeren Kontraktionen durch Ermöglichung des Abfließens die für die Kolonie so verhängnisvollen Amputationen. Mit dieser Ueberlegung würde die Thatsache harmonieren, daß der dorsale Entodermkanal gerade den sensibelsten Formen — den Forskaliden und Anthemodinen — zukommt, während er den weniger empfindlichen Formen — Physophora, Apolemia und den Calyconecten — fehlt.

Bezüglich der histologischen Details des Stammes von Apolemia und Praya verweise ich auf die Beschreibung der Physophoriden: Die Epithelmuskelzellen haben überall die charakteristischen basalen und peripheren Fortsätze. Letztere sind hier besonders ausgebildet und fallen sofort dadurch auf, daß sich in ihnen glatte Muskelfasern gebildet haben — analog, wie sich in den basalen Fortsätzen die Längsmuskeln ausscheiden. Diese von den peripheren Fortsätzen ausgeschiedenen Muskelfasern haben cirkulären Verlauf und bilden so in ihrer Gesamtheit eine starke ektodermale Ringmuskulatur. Die Epithelzellen sind bei den Diphyiden (Praya) breiter und höher als bei den Physophoriden. Von der Fläche gesehen, erscheinen sie von netzförmigem oder unregelmäßig vakuolisiertem

Bau, so daß sie an Drüsenzellen erinnern. Möglich, daß sie die Fähigkeit haben, Schleim abzusondern. Nesselzellen finden sich zerstreut über den Stamm von Apolemia und denjenigen von Praya, vor allem aber interessiert uns auch hier das Vorkommen von Ganglienzellen, die man am besten *in situ* zur Darstellung bringen kann, wenn man mittelst einer feinen Augenschere möglichst dünne Tangentialschnitte durch den Stamm macht. Besonders eignen sich hierzu die Stellen, wo die Bracteenträger entspringen, man sieht dann an günstigen Präparaten deutlich den Zusammenhang der Ganglien des Stammes mit denjenigen über den Bracteenträgern.

Schwimmglocken.

Als Ausgangsobjekt mögen uns die Schwimmglocken von *Physophora hydrostatica* dienen. Das exumbrellare Epithel bildet über dem Schirmrande einen ringförmigen Wulst (Fig. 1), welcher seine größte Breite zu beiden Seiten der Schwimmsacköffnung besitzt und von hier aus auf der unteren Glockenseite allmählich gegen die Medianlinie zu abnimmt, während er dagegen auf der Oberseite zuerst plötzlich sich verschmälert, um sodann gegen die Mitte zu an Breite wieder zuzunehmen. Auf Querschnitten (vergl. Fig. 1) erscheint dieser Epithelwulst als hohes, nach dem Volum wie nach der Exumbrella zu allmählich abfallendes Zellpolster, welches seine größte Höhe über der Mitte der Ober- und Unterseite der Glocke erreicht. Von der Fläche betrachtet, zeigt der Epithelwulst oder — wie wir ihn von nun an nennen wollen — Randwulst einen eigentümlichen, netzartigen oder vakuolisierten Bau, der durch hohe, cylindrische oder prismatische Zellen zustande kommt, die neben einem großen Kerne und wenig wandständigem, körnigem Plasma eine große, helle, centrale Vakuole enthalten und ihrer Natur nach offenbar als Drüsenzellen aufzufassen sind (Fig. 2). Zwischen diesen Zellen, zumeist in den Ecken, in denen mehrere derselben zusammenstoßen, liegen oberflächlich teils Epithel-, teils kleine Nesselzellen (Fig. 2 *pt.*), in der Tiefe dagegen deren Jugendformen, mit anderen Worten die Zellen einer interstitiellen Schicht, und zwischen beiden Schichten die Elemente eines Nervengeflechtes (Fig. 3). Nach dem exumbrellaren Rande hin treten die Drüsenzellen allmählich zurück und verschwinden zuletzt vollständig

indem sie einen schmalen Saum übrig lassen, der lediglich von Epithel-, Nessel- und Ganglienzellen eingenommen wird (Fig. 5). Die Epithelzellen sind durch ihre basalen, meist einfachen, seltener geteilten Fortsätze charakterisiert, deren Länge selbstverständlich von der Lage der betreffenden Zellen im Randwulste abhängig ist: Die längsten Fortsätze besitzen die Zellen auf der größten Höhe des Wulstes, die kürzesten die am Rande gelegenen Zellen. Durch ihre basalen Fortsätze stehen die Epithelzellen außer mit der Stützlamelle mit einem System zarter Muskelfasern in Zusammenhang, die in der Längsrichtung der Glocke, also vom Scheitel gegen das Velum zu, verlaufen. Diese Muskelfaserung, welche nach der exumbrellaren Peripherie des Randwulstes hin immer zarter wird und über diesen hinaus nur noch als äußerst feine Streifung bis zum Scheitel der Glocke zu verfolgen ist, nimmt umgekehrt nach dem Velum zu an Stärke bedeutend zu und bildet in ihrer Fortsetzung auf die Unterseite (Außenseite) des Velums die bekannte Radalmuskulatur des letzteren. Genau so wie an den Polypen, Palponen und dem Stamm findet sich also auch über den Glocken eine ektodermale Längsmuskulatur. Entsprechend der stärkeren Entwicklung der Radalmuskulatur des Velums zu beiden Seiten der Schwimmsacköffnung ist auch ihre Fortsetzung auf die Exumbrella über den Seitenpartien des Randwulstes am deutlichsten ausgebildet, was wiederum zur Folge hat, daß an diesen Stellen die zugehörigen Epithelzellen am dichtesten gehäuft sind und ihr Charakter als Epithelmuskelzellen am schärfsten hervortritt (Fig. 4). Auch über dem Scheitel der Glocke, nach der Eintrittsstelle des medianen Glockenträgergefäßes hin zeigt die erwähnte, als feine subepitheliale Streifung imponierende Muskelfaserung eine stärkere Ausbildung und erscheint hier als unmittelbare Fortsetzung der ektodermalen Muskulatur der Glockenträger (vergl. S. 511). Schon CAMILLO SCHNEIDER (l. c. S. 410) hat jene subepitheliale Streifung an der Exumbrella erkannt und mit Recht hervorgehoben, daß dieselbe von der darunter liegenden Streifung der Stützlamelle auseinanderzuhalten ist, dagegen erwähnt er nicht ihren kontinuierlichen Zusammenhang mit der Radalmuskulatur des Velums einer- und der Muskulatur des Glockenträgers andererseits.

Sowohl im Bereiche des Randwulstes als auch über der Ansatzstelle und der exumbrellaren Peripherie des Velums liegt unter dem Epithel noch ein zweites Muskelfasersystem, dessen Fasern im

großen und ganzen circulären Verlauf innehalten und über der Radalmuskulatur gelegen sind. In den von den Drüsenzellen besetzten Partien des Randwulstes ist der cirkuläre Verlauf der Fasern mehr oder weniger verwischt (Fig. 3), um so deutlicher aber tritt er über dem Ansätze des Velums und an der exumbrellaren Peripherie hervor (Fig. 5, Taf. XXIII). Ueber der Mitte des Randwulstes ist die Ringmuskulatur am stärksten ausgebildet, während sie nach dem Velum und der Exumbrella zu abnimmt. Die topographische Lage der Cirkulärfasern zwischen Epithel und Radalmuskulatur bedingt es, daß sie nur selten einen gestreckten Verlauf zeigen, sondern meist in mehr oder weniger starken Windungen sich zwischen den Drüsen- und Epithelzellen resp. deren basalen Fortsätzen hindurchwinden. Dieser gewundene Verlauf, verbunden mit der Zartheit der Fasern, giebt ihnen auf den ersten Blick das Aussehen von Nervenfasern, und sicherlich wäre eine derartige Auffassung um so naheliegender, als einmal, wie bereits oben erwähnt und gleich ausführlicher behandelt werden soll, zahlreiche Ganglienzellen zwischen Epithel und Radalmuskulatur eingestreut sind, sodann aber die ringförmige Anordnung der Fasern und ihre Lage über dem Schirmrande an ein Homologon des äußeren Nervenringes der Medusen denken ließe. Indessen ist es bei genauerem Zusehen nicht schwierig zu zeigen, daß die besprochenen Fasern nicht nervöser, sondern muskulärer Natur sind. Dafür spricht einmal die That-sache, daß die Fasern keine seitlichen Verzweigungen abgeben, vor allem aber ihr eigentümliches Verhalten an der exumbrellaren Peripherie des Randwulstes. Fig. 5 stellt einen Abschnitt derselben auf der Unterseite der Schwimmglocke dar. Wir ersehen daraus, wie ein Teil der Cirkulärfasern, in radialem Richtung umbiegend, in die Radiärfaserung der Exumbrella ausstrahlt, wobei die Fasern zu Büscheln vereinigt erscheinen und häufig durch bogenförmige Anastomosen miteinander verbunden sind. Zugleich erfahren wir an dieser Stelle auch die Herkunft der Cirkulärfasern: Es zeigt sich nämlich, daß sie ebenso wie die radialen Muskelfasern integrierende Bestandteile (oder Ausscheidungen) der Epithelzellen sind. Nähern wir uns nun auf der Unterseite der Glocke, von den Seiten her kommend, der Mitte zu, so bemerken wir, wie die Zahl der auf die Exumbrella umbiegenden Cirkulärfasern zunimmt und wie dieselben in der Medianlinie einem mit breiter Basis aus dem Randwulst ent-springenden Muskelfaserstrang Ursprung geben, der in gerader

Richtung auf der Exumbrella zur Ansatzstelle der Glockenträger verläuft (vergl. Fig. 6) und auf seinem ganzen Wege von Ganglienzellen und Nervenfasern begleitet wird. Ein ähnliches Verhalten wie auf der Unterseite weisen die Cirkulärfasern auch auf der Oberseite der Schwimmglocken auf, indem sie auch hier einen medianen Muskelfaserstrang bilden, der aber viel mächtiger ist und schon nach kurzem Verlaufe in zwei nach oben ziehende divergierende Stränge sich spaltet. Von diesem Faserstrang abgesehen findet man auf der Oberseite sonst nirgends ein Ausstrahlen der Ringfasern auf die Exumbrella. Was schließlich die Seitenpartien des Randwulstes anbelangt, so hat zwar auch hier ein Umbiegen der Cirkulärfasern in die radiale Richtung statt, indessen laufen die Fasern nicht peripherwärts nach der Exumbrella, sondern vielmehr nach innen gegen das Velum zu und bilden auf diese Weise eine Verstärkung der Radialmuskulatur des Velums (vergl. Fig. 4).

Die Wirkungsweise der exumbrellaren Muskulatur erhellt aus ihrer Anordnung. Dadurch, daß die Radialfasern des Velums sich auf die Exumbrella fortsetzen, tritt bei ihrer Kontraktion d. i. bei der Diastole der Glocken eine Verkürzung der Exumbrella, und zwar vornehmlich ihres unteren Teiles ein, die in Folge der konischen Gestalt dieses Abschnittes einer Erweiterung der Ansatzstelle des Velums gleichkommt. Es wird demnach die bei der Diastole eintretende Erweiterung der Schwimmsacköffnung in doppelter Weise bewerkstelligt: Einmal durch die Verschmälerung des Velums und zweitens durch die Erweiterung des ihm zum Ansatz dienenden Ringes. Der Zweck dieser Einrichtung leuchtet ein. Es wird dadurch bei der Diastole eine promptere Füllung ermöglicht. Die beiden medianen Muskelfaserstränge haben offenbar die Aufgabe, die Stellung der Schwimmsacköffnung und damit die Ausflußrichtung des Wassers bei der Systole zu regulieren. Bei Kontraktion des oberen Stranges z. B. wird die Schwimmsacköffnung vertikal gestellt, wodurch ein mehr seitlicher Ausfluß des Wassers bedingt wird u. s. w. Die Ringmuskulatur endlich unterstützt selbstverständlich die Verengerung der Schwimmsacköffnung bei der Systole.

Unsere besondere Beachtung verdienen die nervösen Elemente der Exumbrella. Wir haben bereits oben erwähnt, daß in der Tiefe des Randwulstes ein Nervengeflecht ausgebreitet ist

(s. Fig. 3). Die Ganglienzellen dieses Plexus sind meist tri- und quadripolar, seltener bipolar und heben sich durch ihre Tinktion an Osmiumsäurepräparaten leicht ab von den sie umgebenden interstitiellen Zellen. Leicht kenntlich sind sie aber auch durch ihre deutlich zu verfolgenden Fortsätze, die außer durch ihre Ramifikation durch dunklere Färbung von den Ringmuskelfasern sich unterscheiden. Während es in den von den Drüsenzellen besetzten Partien des Randwulstes nur an jungen Objekten möglich ist, die Ganglienzellen *in situ* durch das Epithel hindurch zu erkennen, treten diese an den Rändern des Wulstes stets sehr deutlich hervor und erweisen sich hier im Zusammenhang stehend mit einem die Unterseite des Velums — also die Radialmuskulatur — versorgenden Nervengeflechte (Fig. 8) einerseits und einem das untere Drittel der Exumbrella einnehmenden Plexus andererseits (Fig. 3, 1, 2). In ihrer Gesamtheit bilden demnach alle diese Ganglien und Nerven einen einheitlichen, die Außenseite des Velums und die Exumbrella versorgenden Nervenplexus, der zwar im Randwulste am dichtesten ist, in der Anordnung seiner Elemente aber überall denselben Charakter zeigt: Nirgends kommt es zu einem gesetzmäßigen, parallelen Verlaufe der Fasern, nirgends daher zur Bildung eines exumbrellaren Nervenringes, wie wir ihn von den Medusen kennen.

In der Verbreitung dieses exumbrellaren Nervengeflechtes sowohl als auch im Bau des Epithels zeigen sich wesentliche Differenzen zwischen Ober- und Unterseite der Glocke. Bei Be trachtung dieser letzteren fällt uns zuvörderst jener oben erwähnte mediane Muskelfaserstrang (Fig. 9) in die Augen, der, aus dem Randwulste aufsteigend, nach dem Scheitel der Glocke verläuft und auf seinem ganzen Verlaufe von Ganglienzellen und Fasern begleitet wird. Der Strang besteht durchweg aus gestreckt und parallel verlaufenden Muskelfasern ausgenommen an der Basis des Stranges, wo die Fasern in cirkulärer Richtung umbiegen (vergl. Fig. 6), und am Scheitel der Glocke, wo einzelne Fasern zuweilen bogenförmig nach außen sich wenden, um bald einfach, bald besenreisartig in feinste Fibrillen gespalten, nach kurzem Verlaufe zu endigen. In die verbreiterte Basis des Stranges (Fig. 6) treten sehr zahlreiche Muskelfasern ein, in seinem weiteren Verlaufe aber ist ihre Zahl eine sehr geringe

(3—4). Die Kerne der Faserzellen sind bedeutend kleiner als diejenigen des exumbrellaren Epithels und ähneln durch ihre Spindelform und ihre dunklere Färbung in hohem Grade bipolaren Ganglienzellen, von denen sie sich daher nur durch ihre helleren, derberen und unverzweigten (oder nur terminal gespaltenen) Fasern unterscheiden. Freilich kann auch vielerorts dieses Kriterium im Stich lassen, falls die Fasern und ihre zugehörigen Kerne sehr zusammengedrängt sind, und es nicht gelingt, durch leichten Druck oder durch Klopfen auf das Deckgläschen die einzelnen Elemente des Stranges zu isolieren. Wo diese Isolierung gelingt, kann man sich mit Leichtigkeit davon überzeugen, daß außer tri- und multipolaren Ganglienzellen, die ja ohne weiteres durch ihre Form von den Muskelfaserzellen abstechen, auch bipolare Ganglienzellen im Verlaufe des Muskelstranges vorkommen, die mit den tri- und multipolaren in Verbindung stehen. Ganglien- und Faserzellen zeichnen sich nun auf den ersten Blick durch ihre eigentümliche Anordnung aus, indem sie nämlich in weiten, ziemlich gleichen Abständen, zu kleineren Zellhäufchen oder Gruppen vereint, in der Kontinuität des Stranges liegen (vergl. Fig. 9). Infolge dieses typischen Verhaltens erinnert das ganze Gebilde an eine durch lange Internodien ausgezeichnete Ganglienkette eines Articulaten. Auf dem Scheitel der Glocken endigt der Faserstrang in Form einer spindelförmigen Anschwellung, die durch ein aus dicht gedrängten Zellen formiertes Polster gebildet wird, in welchem Epithel- und Ganglienzellen erst nach ihrer Isolierung als solche zu erkennen sind. Wir haben bereits oben auf S. 511 dieses „spindelförmige Organ“, wie wir das Gebilde nennen wollen, erwähnt und gesehen, daß dasselbe in einen entsprechenden Ausschnitt am Rande der ventralen Seite des Glockenträgers zu liegen kommt (vergl. Textfig. 4). Da dieser Ausschnitt sowohl an den rechts- wie linksseitigen Glockenträgern ventral und unterhalb des Mediangefäßes sich befindet, so folgt daraus, daß an den rechtsseitigen Glocken das spindelförmige Organ links, an den linksseitigen rechts vom Eintrittsorte des medianen Glockenträgergefäßes in das sog. Stielgefäß (d. i. das vom Scheitel nach dem Schwimmsack ziehende Gefäß) der Glocken liegen muß. Wie gleich erörtert werden soll, ist das spindelförmige Organ die einzige Stelle am Glockenscheitel, die Ganglienzellen enthält, und es ist hieraus ersichtlich, daß genanntes Organ den

Zusammenhang des Nervensystems des Stammes mit demjenigen der Glocken vermittelt.

Die Ganglienzellen des Faserstranges stehen nun, wie Fig. 9 zeigt, nach beiden Seiten hin mit denjenigen des exumbrellaren Nervengeflechtes in Verbindung. Dieses letztere erstreckt sich indessen nicht bis zum Scheitel, sondern nur über die untere Hälfte der Unterseite der Glocken. Ein Vergleich der Fig. 9 und 8 welche diesen Plexus in seinen medialen und lateralnen Partien darstellen, lehrt uns, daß sowohl der Charakter des Epithels, als auch der Verlauf der Nervenfasern beiderorts ein verschiedener ist. Median fehlen Nesselzellen vollständig, und die Fasern haben einen auffallend gestreckten Verlauf, lateral dagegen sind zahlreiche Cnidoblasten in das Epithel eingestreut, die nach den Seiten der Glocke zu immer zahlreicher werden, und die Ganglienfasern verlaufen ganz unregelmäßig und in vielfachen Windungen. Das Epithel ist ein flaches Plattenepithel, dessen Zellgrenzen an ausgewachsenen Glocken völlig unsichtbar sind. Es ist mir auch nicht gelungen, dieselben durch Silberimprägnation sichtbar zu machen¹⁾. Die Ganglienzellen liegen überall vorwiegend in der Tiefe zwischen den Epithelizellen, während ihre Fortsätze dagegen ebenso regelmäßig subcellular verlaufen.

Die außerordentliche Flachheit und Durchsichtigkeit des Epithels ermöglicht uns nun hier, die nervösen Elemente einer genaueren histologischen Analyse zu unterziehen. Die Ganglienzellen der Exumbrella sind noch ärmer an Protoplasma als diejenigen am Stamme und an den Palponen, der Kern nimmt sozusagen die ganze Zelle ein, die Fortsätze sind außerordentlich zart, viel zarter als beispielsweise diejenigen der Tastpolypen. Eine eigentümliche und fast konstante Erscheinung ist nun das Auftreten von Vakuolen im Innern der Ganglienzellen. Wie die Figg. 59 u. 60 deutlich zeigen, entstehen diese

1) Durch einen eigentümlichen Zufall konnte ich dagegen an ausgewachsenen Glocken von *Forskalia* und *Halistema* den Verlauf der Zellgrenzen dieses Epithels erkennen, indem an einigen Exemplaren eine eigentümliche *Micrococcus*-Art in den Zwischenzellräumen des Glockenepithels schmarotzte, wodurch die Zellgrenzen leicht sichtbar gemacht wurden und wie Imprägnationspräparate aussahen. Wie sich an diesen Präparaten zeigte, sind die Zellgrenzen nicht gerade, sondern mehr oder weniger stark geschlängelt, wie dies an den Oberzellen eines Blattes zu sehen ist.

Vakuolen im Innern des Kernes, zumeist in der Einzahl, seltener zu zwei oder mehreren. Anfänglich sind diese Vakuolen sehr klein, später nehmen sie an Größe zu und gelangen unter die Oberfläche des Kernes. Schließlich wachsen sie derart, daß der Kern völlig auf eine Seite gedrückt wird und der Vakuole in ähnlicher Weise aufsitzt, wie die Kerne der Cnidoblasten den Nesselkapseln (Fig. 62 u. 67). Man beachte aber, daß bis anhier die Vakuole immer noch innerhalb des Kernes gelegen ist, wie aus den beiden Figuren deutlich zu ersehen ist: Die Vakuole ist von der Kernmembran und einer dünnen Schicht von Kernsubstanz umgeben, die eine weitmaschige Netzstruktur aufweist. Man trifft nun aber zuweilen Ganglien an (Fig. 63 u. 64), aus deren Form zu ersehen ist, daß sie unzweifelhaft eine Vakuole besessen haben, die aber durch Platzen in den pericellulären Lymphraum sich ergossen hat. Dieser pericelluläre Lymphraum, der uns schon von der Stammblase her bekannt ist, läßt sich hier an den Schwimmglocken mit besonderer Deutlichkeit sowohl längs der Zellen als der Nerven verfolgen. Am schärfsten tritt er da hervor, wo zufällig eine Faser unter einem Epithelkern durchläuft (vergl. Fig. 69). Die Anfangsstadien der Vakuolen erinnern ganz an die von SACK beschriebenen intranukleären Vakuolen der Fettzellen (Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 46), hier handelt es sich indessen mit Bestimmtheit um Flüssigkeitsvakuolen und nicht um Fettropfen. Ich kenne in der Litteratur kein anderes Beispiel von Vakuolen in entwickelten Ganglienzellen, wohl aber sind Vakuolen beschrieben worden in sich entwickelnden Ganglien, den Neuroblasten der Wirbeltiere, und zwar durch VIGNAL (Archiv. de physiol. normale et patholog., 1884) und R. BURCKHARDT (Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 34). Beide Autoren behandeln die Entwicklung der Neuroblasten und geben an, daß für dieselben eigentümliche Vakuolen charakteristisch seien. Während VIGNAL dieselben dem Plasma zurechnet, spricht sich BURCKHARDT dafür aus, daß sie dem Kerne angehören: Sie liegen immer dem Kern an und greifen in denselben ein; das Kernnetz erstreckt sich über die Vakuolen (vergl. hierzu meine Fig. 62 u. 67). Gewöhnlich enthält der Kern nur eine Vakuole, seltener deren zwei. „Was die rätselhaften Bläschen zu bedeuten haben“, sagt BURCKHARDT, „ist möglicherweise zu verstehen, wenn einmal die außerordentlich komplizierten Formveränderungen denen der Kern der Neuroblasten unterliegt, im Zusammenhang untersucht würden.“

Durch meine Untersuchungen ist wenigstens so viel festgestellt, daß die Vakuolen zum pericellulären Lymphraume Beziehungen haben, indem sie sich in denselben ergießen. Die Vermutung liegt daher nahe, daß diese Lymphräume gerade durch diesen Ausscheidungsprozeß entstehen, wissen wir doch, daß die flüssigen Intercellularsubstanzen oder Zwischenflüssigkeiten (Blut, Lymph etc.) überhaupt in ihrer Entstehung auf Zellen dieser oder jener Art zurück geführt werden müssen.

Eine zweite auffallende Erscheinung im Nervengeflechte der Exumbrella ist das Vorkommen amitotischer Teilung von Ganglienzellen. Die Figg. 65—68, die ich aus der großen Zahl alle Stufen der Teilung darstellender Bilder herausgegriffen habe, illustrieren deutlich diesen Vorgang. Am häufigsten findet die Teilung in der Weise statt, daß der Kern sich sanduhrförmig einschnürt und die Einschnürungsstelle immer länger und dünner wird (Figg. 65 u. 66), bis die beiden Tochterkerne sich getrennt haben. Einen selteneren Teilungsmodus zeigt Fig. 67: die Tochterkerne rücken bei der Teilung nicht auseinander; auch nach vollkommener Teilung können dieselben nebeneinander liegen, wie dies in Fig. 68 dargestellt ist. Dieser Teilungsprozeß hat nun keineswegs etwa nur an den jüngsten Glocken oder nur an jugendlichen Individuen statt, sondern ebenso häufig an den ältesten Nectophoren völlig ausgewachsener Tiere. Es handelt sich also — ich betone dies ausdrücklich — nicht um einen ontogenetischen Prozeß, sondern um einen Vorgang, der sich auch im Leben des ausgewachsenen geschlechtsreifen Tieres abspielt. Da ich nun nirgends Andeutungen einer Rückbildung von Ganglienzellen angetroffen, so erhellt daraus, daß die Bedeutung dieser Teilungen nicht etwa in einem Ersatz zu Grunde gegangener Elemente liegen kann — es deutet vielmehr auch diese Thatsache darauf hin, daß den Siphonophoren ein unbegrenztes Wachstum zukommt (vergl. S. 503¹). Meines Wissens sind Teilungen von Ganglienzellen bisher nirgends beobachtet worden; nur APOLANT beschreibt eine amitotische Kernteilung in den sympathischen Ganglien der Katze, die jedoch nicht zur Teilung der Ganglienzellen, sondern nur zur Mehrkernigkeit derselben führt (Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 37).

1) Ich bin mir wohl bewußt, daß es hierbei unlogisch ist, von „ausgewachsenen“ Tieren zu reden; aus praktischen Gründen behalte ich jedoch diesen Ausdruck bei.

Die Ausläufer der Ganglienzellen der Exumbrella sind außerordentlich zart im Vergleich zu denjenigen an der Stammblase und den Palponen. Sie sind aber — auch ihre feinsten Verzweigungen — stets deutlich zu verfolgen, dank des sie begleitenden Lymphraumes, der indessen, wie ich hier nachholen will, an den Ganglienzellen in der Regel etwas erweitert ist. Auch hier ist über den Fasern eine protoplasmatische Scheide bemerkbar (vergl. S. 514), jedoch ist dieselbe so außerordentlich dünn, daß sie nur mit Sicherheit in der Nähe der Ganglienzellen und an den Teilungsstellen der Fasern zu erkennen ist. An den letzteren bildet sie freilich manchmal sogar auffallend mächtige Anschwellungen (vergl. Fig. 69), die zum Teil auf längere Strecken die Ausläufer begleiten können (in derselben Figur links). Wie Macerationspräparate zeigen, zerfallen die Nerven in zahlreiche feinste Fibrillen (Fig. 8), die infolge der Einwirkung der Essigsäure starke Schlängelungen und Quellungen aufweisen, an mit FLEMMING'scher Lösung konservierten Präparaten dagegen erscheinen die Fasern homogen. Ganz wie an der Stammblase finden wir auch hier von Zeit zu Zeit feinste Fäserchen von den Nerven abgehen (von einem Plasmahügelchen entspringend) und nach kurzem Verlaufe endigen. Diese Endigung hat auch hier mit Bestimmtheit nicht etwa an den als feine Streifen eben noch erkennbaren Muskelfibrillen der Exumbrella statt. Bei stärkster Vergrößerung bekommt man vielmehr den Eindruck, daß die Fäserchen in einem äußerst zarten Netzwerk aufgehen, das den Epithelzellen angehört. Wir werden bei den Palponen sehen, daß diese Auffassung zweifellos richtig ist (vergl. Fig. 72). Bezüglich des Verhaltens der Nervenfibrillen zu den Ganglienzellen verweise ich auf die Ausführungen auf S. 514 und die Figg. 64 u. 67, aus denen ohne weiteres ersichtlich ist, daß häufig nur ein Teil der Fasern durch den Kern unterbrochen wird.

Wenden wir uns nunmehr zur Oberseite der Exumbrella. In erster Linie beanspruchen auch hier jene oben erwähnten, mit gemeinsamer Basis aus dem Randwulst entspringenden Muskelfaserstränge (S. 523) unser Interesse. Die Elemente dieser Stränge gleichen völlig denjenigen des auf der Unterseite gelegenen Faserstranges, nur sieht man hier die Fasern häufiger seitwärts umbiegen und besenreisartig sich verzweilen. Ein wesentlicher Unterschied liegt aber in der Anordnung der Faserzellen und der diese begleitenden Ganglienzellen,

indem beide nämlich völlig unregelmäßig und dicht gedrängt in der Kontinuität des Stranges liegen, ohne Internodien zu bilden, wie am Muskelfaserstrang der Unterseite (vergl. Fig. 10 u. 12). Im großen und ganzen erscheinen die Faserzellen der Oberseite etwas derber, und sie sind schon aus diesem Grunde leichter von den Ganglien mit ihren zarten Fortsätzen zu unterscheiden. Um zu zeigen, daß die Faserzellen, die ja, wie oben erwähnt, auf den ersten Blick an bipolare Ganglienzellen erinnern, in der That Muskelzellen sind, bilde ich in Fig. 43 einen ganz ähnlich gebauten Strang ab, der auf der Außenseite der Nesselknöpfe liegt, und dessen Fasern so breit und derb sind, daß sie ohne weiteres als Muskelbildungen erkannt werden. Während nun im Verlaufe des Muskelstranges der Oberseite und in unmittelbarer Nähe desselben Ganglienzellen in reicher Anzahl vorkommen, konnte ich in einiger Entfernung von demselben keine solchen mit Sicherheit auffinden. Wir haben bereits oben erwähnt, daß auf der Unterseite der Glocken lateralwärts die Nesselzellen immer häufiger werden, und haben hier nur hinzuzufügen, daß in dieser Beziehung ein allmäßlicher Übergang im histologischen Bau der Unterseite zu demjenigen der Oberseite statthat. Auch in den Verlauf des Faserstranges sind zahlreiche Cnidoblasten eingestreut. Der Umstand, daß gerade die Oberseite so reich an Nesselzellen ist, leuchtet ein, wenn wir die Glocken *in situ* am Stämme betrachten. Die Differenzierung des Ektoderms in einfache Epithelzellen und Nesselzellen, die schon in den frühesten Stadien beginnt, wird naturgemäß an denjenigen Stellen in den Hintergrund treten, die den Einflüssen der Außenwelt weniger ausgesetzt sind. Dies ist nun an der obersten, zuletzt ausgebildeten Glocke auf ihrer Unterseite der Fall, welche von Anfang an der Oberseite der nächst unteren dicht aufliegt, während ihre Oberseite lange Zeit in ihrer weitaus größten Ausdehnung frei bleibt. Zudem ist die Anordnung der Glocken am Stämme derart, daß auch die Oberseite der älteren Schwimmglocken stets nur zur Hälfte von der Unterseite der nächst oberen bedeckt ist, während die Unterseite stets völlig den Einflüssen der Außenwelt entzogen ist. Sehr deutlich ist auf der Oberseite — wie ich beiläufig bemerken will — das Schicksal der verbrauchten (explodierten) Cnidoblasten zu eruieren. Man sieht alle Stadien regressiver Metamorphose an diesen Zellen, die sich vor allem durch Karyolyse einleitet. Die Epithelzellen der Oberseite sind nicht wie diejenigen der Unterseite indifferenten

Charakters, sondern zeigen einen unregelmäßig vakuolisierten Bau und gehen, wie dies nach ihrer Tinktion zu ersehen, offenbar schleimige Metamorphose ein. Dem fortwährenden Verbrauche von Nessel- und Schleimzellen entsprechend, findet man zahlreiche amitotische Teilungen, die für den nötigen Nachschub sorgen.

Betrachten wir nunmehr die histologischen Verhältnisse auf der Subumbrella. An der Ansatzstelle des Velums, dem Randwulst gegenüber und innen vom Ringkanal verläuft unter dem Epithel ein schmäler, aber deutlich ausgeprägter Nervenring (Fig. 11). Im Gegensatz zum subumbrellaren Nervenringe der Medusen, welche aus überaus zahlreichen, teils groben, teils zartesten Fasern zusammengesetzt ist, besteht derjenige von Physophora — und der Siphonophoren überhaupt — nur aus wenigen fast parallel nebeneinander verlaufenden, ziemlich derben Fasern, in deren Kontinuität teils bipolare, seltener tripolare und quadripolare Ganglienzellen eingeschaltet sind. Die einzelnen Nerven stehen miteinander in Verbindung, teils direkt durch Anastomosen, die von einer Faser zur andern ziehen, teils indirekt durch Fasern, die von einer Ganglienzelle zu einem benachbarten Nerven laufen. Die Stelle, welcher der Nervenring aufliegt, ist frei von Muskulatur, indem die velare und subumbrellare Muskulatur daselbst einen schmalen freien Zwischenraum zwischen sich lassen. Der Nervenring liegt demgemäß direkt der Stützlamelle auf. Diese letztere ist an dieser Stelle von außerordentlicher Zartheit und läßt nach Abpinselung der beiderseitigen Epithelien nirgends Lücken oder größere Poren erkennen, welche etwa dazu bestimmt wären, den Nervenring mit dem exumbrellaren Nervengeflecht verbindenden Fasern den Durchtritt zu gestatten. Dennoch möchte ich keineswegs, wie dies C. SCHNEIDER für die Medusen gethan, die Existenz solcher Kommunikationsfasern in Abrede stellen, da es durch die Zartheit der vorliegenden Objekte leicht erklärllich ist, daß auch bei schonendster Maceration zarteste Fibrillen weggerissen werden können, oder daß feinste Poren übersehen werden. Ich bin im Gegenteil nach Durchsicht von Präparaten, bei denen nur das subumbrellare Epithel entfernt worden war, während der exumbrellare Randwulst *in situ* belassen wurde, zu der Ansicht geneigt, daß in der That ein Zusammenhang zwischen Nervenring und exumbrellarem Plexus vorhanden ist, indem ich nämlich hier und da vereinzelte — niemals aber, wie dies die Gebrüder

HERTWIG bei den Medusen sahen, zu Bündeln vereinigte — Nervenfasern durch die Stützlamelle hindurch verfolgen zu können glaubte.

Sowohl nach dem Velum als auch nach der Subumbrella hin giebt der Nervenring Fasern ab, die sich bald verzweigen und infolge ihrer Zartheit und der relativen Undurchsichtigkeit des subumbrellaren Epithels nur auf kurze Strecken hin zu verfolgen sind. Als ich an die Untersuchung der Subumbrella herantrat, erwartete ich ohne weiteres über dem mächtigen, quergestreiften Muskelstratum einen entsprechend deutlich entwickelten Nervenplexus zu finden. Meine Erwartung hat sich nicht erfüllt; ich habe Dutzende von Subumbrellen von Physophora auf das genaueste nach Ganglienzellen durchmustert und habe niemals solche aufgefunden, und um Wiederholungen zu vermeiden, will ich gleich hier bemerken, daß sowohl die übrigen Physophoriden als auch die Calycocephoriden denselben Mangel nervöser Elemente in der Subumbrella aufweisen. Schon CHUN hatte bei Diphyes vergeblich nach Ganglienzellen in der Subumbrella gesucht und bemerkte hierüber (Zoolog. Anzeiger, 1882, No. 117): „Dagegen ist es mir auf keine Weise gelungen, Ganglienzellen über der quergestreiften Muskulatur der Schwimmglocken von Diphyes aufzufinden, einer Stelle also, wo man sie zuerst vermuten möchte.“ Diese auffallende Thatsache, daß die Subumbrella der Siphonophoren, von dem subumbrellaren Nervenring abgesehen, weder Ganglien noch Nerven enthält, scheint mir bezüglich der Rolle, die das Nervensystem bei seinem ersten Auftreten in der Tierreihe spielt, einen bedeutsamen Fingerzeig abzugeben, und ich werde daher in den Schlußbemerkungen des näheren hierauf eintreten.

Die Epithelmuskelzellen der Subumbrella verdienen unsere besondere Beachtung. In ihrer Gesamtheit bilden sie ein flaches Plattenepithel, das durch eine verhältnismäßig dünne Stützlamelle von der Gefäß- oder Cathamalplatte geschieden ist (Fig. 46). Die Zellen sind unregelmäßig polygonal, ihre Ecken häufig in kurze oder lange Spitzen ausgezogen, die mit den ausgezogenen Ecken benachbarter Zellen sich treffen. Von der Fläche gesehen, zeigen sie ein körniges Endoplasma und einen schmalen Randsaum hyalinen Exoplasmas. Schon hierdurch lassen sich die Zellgrenzen außerordentlich leicht verfolgen, noch ein zweiter Umstand aber unterstützt diese leichte Abgrenzung: Wie ein Blick

auf Fig. 47 lehrt, die eine durch Maceration isolierte Zelle von der Seite darstellt, zeigen die Zellen auf ihrer Oberfläche eine Verdichtung des Protoplasma, eine Art Cuticula, die ich aus sogleich zu erörternden Gründen Deckplatte nennen will. Unter dieser Deckplatte erscheint das Exoplasma in längere und kürzere zarte Fortsätze ausgezogen, durch die zweifelsohne eine direkte Kommunikation zwischen benachbarten Zellen vermittelt wird. Beobachtet man nun das Epithel unter starker Vergrößerung zunächst bei hoher Einstellung, so sieht man deutlich die Grenzlinien der Deckplatten, bei tiefer Einstellung dagegen verschwinden diese Konturen, und an ihrer Stelle erscheinen mehr oder weniger breite helle Säume, die nichts anderes sind als Intercellulärlücken oder intercelluläre Lymphräume. Das ganze Bild erinnert so sehr an die von KOLOSSOW gegebene Beschreibung der Struktur des Pleuroperitonealepithels (Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. 42), daß ich zur besseren Illustration dieser Verhältnisse diesen Autor citieren will: „Bei der Untersuchung der Präparate des Pleuroperitonealendothels, das mit Osmiumsäure nach dieser Methode behandelt wurde, ist es leicht, sich davon zu überzeugen, daß jede Zelle aus zwei verschiedenen Teilen aufgebaut ist: einem oberflächlichen, der das Aussehen eines sehr dünnen, homogenen Blättchens hat, und einem tieferen, welcher aus einem anscheinend schwach körnigen Plasma gebildet wird, in welchem der Zellkern mit einem oder zwei Kernkörperchen excentrisch liegt. Diese beiden übereinander geschichteten Teile sind aufs innigste miteinander verbunden und bilden zusammen ein unzertrennliches Ganze, ein Zellindividuum. Sie unterscheiden sich scharf durch ihre Färbung voneinander: der erste Teil, welchen ich Deckplatte nenne, nimmt bei der Desoxydation der Osmiumsäure eine blaßgraue Farbe an, der zweite protoplasmatische Teil färbt sich dagegen mehr oder minder intensiv schwarz Der tiefere Teil jeder Zelle, welcher das Protoplasma im strengen Sinne ist, verbindet sich mit dem entsprechenden protoplasmatischen Teile der benachbarten Elemente durch zahlreiche kurze feine Fortsätze, während der oberflächliche Teil, die Deckplatte, welche als metamorphosiertes Protoplasma, als eine Zugabe der Zelle, anzusehen ist, nicht mit eben solchen Deckplatten der benachbarten Zellen verbunden ist, sondern dieselben mit seinen Rändern auf der Oberfläche nur dicht berührt. Auf solche Weise erscheinen die Strukturelemente des Epithels an der freien Ober-

fläche voneinander abgesondert, tiefer abwärts aber anastomosiere sie mittelst zahlreicher protoplasmatischer Fortsätze, an welche Stellen die Substanz der einen Zelle in die der anderen ohne Unterbrechung sich fortsetzt.“ Dieser letzte Satz hat seine völlige Giltigkeit auch für das Epithel der Subumbrella.

Wie aus Fig. 46 und 47 ersichtlich ist, weisen die Epithelzellen sowohl von der Seite gesehen, als auch im Durchschnitt eine eigentümliche Streifung auf, die durch abwechselnd nebeneinander liegende hellere und dunklere Plasmaschichten formiert wird. Die dunklen Streifen gehen am Grunde der Zelle direkt in die Muskelfasersubstanz über, während die hellen zwischen den Muskeln hindurch zur Stützlamelle ziehen (Fig. 46). Da die dunkleren Streifen doppelt lichtbrechend sind und in ihrem Verlaufe völlig den Muskelfasern entsprechen, so werden wir nicht fehlgehen in der Annahme, daß diese dunklen Schichten Kontraktilität besitzen und die Aufgabe haben, während der Verkürzung der Muskelfasern auch den in der Richtung der Fasern verlaufenden Durchmesser der Zellen zu verkürzen.

Der Kern der Zellen ist von außerordentlich wechselnder Form, bald oval, bald vollkommen gelappt, derart, daß zwischen den einzelnen Lappen oft nur ganz dünne Brücken ausgespannt sind; ja, es kann sogar zu Zweiteilungen kommen, die aber niemals von einer Teilung des Zelleibes gefolgt sind.

Der Zusammenhang der Epithelmuskelzellen mit den Muskelfasern ist ein außerordentlich inniger, und man kann sich leicht davon überzeugen, daß die einzelne Zelle zu keiner von den unter ihr durchlaufenden Fasern in engerer Beziehung steht als zu den anderen. Es kann demnach ein und dieselbe Zelle mehrerer Muskelfasern motorische Impulse erteilen, und umgekehrt kann aber auch eine einzelne Muskelfaser von mehreren Zellen erregt werden, da sie unter mehreren Zellen hindurchläuft. Durch die oben erwähnten Anastomosen der Epithelzellen untereinander wird das Abhängigkeitsverhältnis von Faser und Zelle noch komplizierter. Wie die Untersuchung ganz jugendlicher Nectophoren lehrt (etwa von 2 mm Größe), ist dieses Verhältnis von Zellen und Fasern keineswegs ein ursprüngliches, sondern erst sekundär im Laufe der Entwicklung sich ausbildendes. Man kann nämlich in jenen Jugendstadien an Macerationspräparaten mit Leichtigkeit konstatieren, daß die Epithelzellen nur je mit einer Faser zusammenhängen. Die Zellen sind anfänglich rundlich und besitzen einen basalen Fort-

satz, der sich nach zwei direkt entgegengesetzten Richtungen immer mehr verlängert und an seinem Grunde die Muskelfaser zur Ausscheidung bringt. Ich will gleich hier vorwegnehmen, daß dieses ursprüngliche Verhältnis bei den Diphyiden bestehen bleibt. Außer den Epithelmuskelzellen findet sich nun in der Subumbrella noch eine andere Art von Zellen vor. Untersucht man nämlich die den Radialkanälen benachbarten Partien der Subumbrella, so stößt man von Zeit zu Zeit auf kleine, intensiv gefärbte, meist spindelförmige Zellen, die in der Tiefe zwischen den Epithelzellen liegen und 1—2 deutliche Ausläufer aufweisen. Infolge ihrer Gestalt täuschen diese Zellen auf den ersten Blick Ganglienzellen vor und ich hielt sie auch anfänglich für solche, bis mich weitere Untersuchungen anders belehrten. Man sieht nämlich bei mühevoller und geduldiger Durchmusterung zahlreicher Subumbrellen alle Uebergangsformen von diesen gangliformen Zellen zu Epithelmuskelzellen, so daß kein Zweifel obwalten kann, daß die fraglichen Elemente die Rolle von interstitiellen Zellen spielen, d. h. daß sie den Nachschub neuer Epithelien zu vermitteln haben — von einer interstitiellen Schicht, wie am Stämme, ist hier freilich nicht die Rede. Die Figg. 73—75 erläutern diesen Prozeß. Die interstitiellen Zellen teilen sich amitotisch, und die Tochterzellen rücken nach der Teilung auseinander, wobei sie jedoch durch eine stets deutlich ausgeprägte Plasmabrücke miteinander verbunden bleiben (Fig. 73). Während die eine der Tochterzellen als interstitielle Zelle fortexistiert, um sich später wieder von neuem zu teilen, entwickelt sich die andere allmählich zur Epithelmuskelzelle (Fig. 74), indem sie sich nach und nach mit einer immer mächtigeren Plasmahülle umgibt. Merkwürdigweise bleibt die interstitielle Zelle mit der sich entwickelnden Epithelmuskelzelle bis zu deren volliger Ausbildung durch die oben erwähnte Plasmabrücke in Verbindung, die sich natürlich dementsprechend bedeutend verlängert. Oft sieht man dann Bilder, wie in Fig. 75 dargestellt ist: Epithel- und interstitielle Zelle sind durch einen längeren Plasmastrang verbunden, der unter einer die beiden Zellen trennenden Epithelzelle hindurchläuft. Man kann sich das Zustandekommen solcher Bilder nur dann erklären, wenn man annimmt, daß entweder eine Wanderung der einen der beiden Zellen (wahrscheinlich der interstitiellen) stattthat oder daß die Epithelmuskelzellen selbst ihren Ort verändern können. Das letztere scheint mir ausgeschlossen zu sein, für nicht unwahrscheinlich halte ich dagegen das Vorkommen

einer amöboiden Bewegung der Epithelmuskelzellen derart, daß nicht Ortsveränderung, sondern bloße Formveränderung durch dieselbe vermittelt wird. Bekanntlich kommt eine derartige amöboide Bewegung an den Ektodermzellen der Polypen vor, wie dies schon ältere Autoren bei *Forskalia* gesehen und ich selbst auch bei *Halistemma* und *Agalmopsis* beobachtet habe. Die außerordentlich wechselnde Form der Epithelmuskelzellen und ihre oft zu längeren Fortsätzen ausgezogenen Ecken ließen diese Vermutung in mir aufkommen. Da ich nirgends Andeutungen einer regressiven Metamorphose der Epithelmuskelzellen fand, obwohl ich meine besondere Aufmerksamkeit hierauf richtete, so spricht das Vorhandensein von interstitiellen Zellen wiederum für ein unbegrenztes Wachstum der Siphonophoren.

Bezüglich der feineren histologischen Details der quer-gestreiften Muskelfasern verweise ich auf die Schilderung der Muskulatur von *Sublavia* (*Galeolaria*), da sie dort zur schönsten und stärksten Ausbildung gelangen. Nur über den Verlauf der Muskelfasern von *Physophora* will ich an dieser Stelle Bericht erstatten. Die in den Lehrbüchern verbreitete Angabe, daß die Muskulatur im Bereiche der Schwimmsackhöhle quer verlaufe, ist nicht völlig richtig; vielmehr findet etwa von der Mitte der Subumbrella an ein Umbiegen der von beiden Seiten nach der Mittellinie zu verlaufenden Muskelfasern nach dem Scheitel des Schwimmsackes hin statt, in der Weise, wie dies Fig. 58 schematisch wiedergibt. Ein Blick auf die Figur läßt sofort die physiologische Bedeutung dieses charakteristischen Faserverlaufes erkennen, in dem durch diesen letzteren eine allseitige und gleichmäßige Verengerung der Schwimmsackhöhle ermöglicht wird.

Es erübrigt uns noch, auf das Entoderm der Schwimmglocken einzutreten. Wie in den Gefäßen der Glocken- und Bracteenträgern (s. oben), so zeigt sich auch in denjenigen der Schwimmglocken eine deutlichere Ringfaserung ausgebildet, die eine Verengerung des Lumens der Glockenkanäle ermöglicht. Zwischen den Kanälen breitet sich das Entoderm bekanntlich flächenförmig zur Cathamمال- oder Gefäßplatte aus. Die Zellen dieser Platte fallen auf durch ihre eigentlich welligen Begrenzungslinien, die an die Oberhaut von Pflanzen erinnern. Auch hier sind die Zellen durch deutlich ausgebildete Inter-cellularräume voneinander geschieden, die wiederum von feinsten Plasmabrücken durchspannt werden. Ganglienzellen habe ich im Entoderm der Glocken von *Physophora* nirgends aufgefunden.

Es läßt sich von vornherein erwarten, daß der histologische Befund an den Schwimmglocken von Physophora auch im großen und ganzen für die übrigen Physophoriden Geltung hat und dies trifft auch in der That zu, wenn auch in Folge der Kleinheit und Subtilität des Materials nicht überall die histologischen Details mit derselben Deutlichkeit zu erkennen sind, wie es bei Physophora der Fall ist. Sowohl in der äußereren Gestalt der Schwimmglocken als auch in deren histologischem Bau schließt sich *Halistemma rubrum* am engsten an Physophora an. Der den Schirmrand einnehmende Epithelwulst erreicht im allgemeinen nur geringe Dimensionen; nur über dem Ursprung der Radialkanäle aus dem Ringkanal schwillt er zu größerer Höhe und Breite an und bildet lateral zwei keulenförmige Wülste, die von CLAUS (Ueber *Halistemma sergestinum*) Seitenzapfen genannt worden sind. (VOGT hat dieselben am lebenden Tiere irrtümlich für Reservoirs der Seitenkanäle gehalten; vergl. die Siphonophoren von Nizza, S. 65.) Die Drüsenzellen des Wulstes sind von außerordentlicher Größe und erscheinen als hohe prismatische Säulen. In den Seitenzapfen fallen vor allem die großen ovalen Cnidoblasten auf, wie wir sie im Nesselwulst der Polypen finden. Wie VOGT richtig angiebt, zeichnet sich die nach der Schwimmsacköffnung hin gelegene Peripherie der Seitenzapfen an jüngeren Schwimmglocken durch lebhafte Pigmentation aus, die an älteren Glocken wieder verschwindet. Das Pigment ist äußerst säure-empfindlich und wird, wie sich an mit Sublimat fixierten Objekten erkennen läßt, von den die großen Cnidoblasten umgebenden Zellen abgeschieden. Kleine Nesselzellen von der Form, wie wir sie von Physophora her kennen, fehlen im Randwulst selbst, bilden aber an seiner exumbrellaren Peripherie einen Kranz, von welchem an den Seiten und auf der Oberseite der Schwimmglocken 6 über den Kanten der Exumbrella verlaufende Nesselzellreihen abgehen. Die Radalmuskulatur der Exumbrella ist nur auf der Unterseite des Velums gut entwickelt, während sie schon unter dem Randwulst so außerordentlich zart wird, daß sie nur als feinste Streifung erkennbar ist. Die Ringmuskelfasern dagegen sind im Randwulste recht deutlich ausgeprägt. Ihre Fasern zeigen hier einen viel gestreckteren Verlauf als bei Physophora, sie sind aber verhältnismäßig spärlicher und liegen daher weiter auseinander. Ganglienzellen finden sich in reichlicher Anzahl im Randwulste, sie sind namentlich an den Rändern desselben schon *in situ* deutlich zu erkennen.

Wie bei Physophora biegen auch hier die Ringfasern in der Mitte der Ober- und Unterseite nach der Exumbrella um und treten daselbst zur Bildung je eines Muskelfaserstranges zusammen. Derjenige der Oberseite ist in Fig. 12 dargestellt. Die Zellen sind so dicht gedrängt, daß erst nach ihrer Abpinselung die unterliegenden zarten Fasern zu sehen sind. Der Strang ist von Ganglienzellen begleitet, die mit solchen außerhalb desselben auf der Exumbrella in Verbindung stehen. Interessant ist hier das Vorkommen von *Ganglien en T* (RANVIER) siehe Fig. 12 *G.enT.* d. h. unipolaren Ganglien, deren Fortsatz sich in 2 divergirende Aeste spaltet. Der Faserstrang der Unterseite ist wie bei Physophora charakterisiert durch die Bildung von Internodien. Es fällt sofort auf, daß zu beiden Seiten des Stranges nichts von einem exumbrellaren Ganglienplexus zu sehen ist, wie wir ihn bei Physophora fanden, demgemäß besteht der Strang lediglich aus bipolaren Zellen, und es ist daher die Frage hier viel schwieriger zu entscheiden, ob der ganze Strang nur aus Faserzellen gebildet werde oder ob er auch von bipolaren Ganglienzellen begleitet sei. Ich kann nach Durchsicht zahlreicher Präparate mit Sicherheit angeben, daß der letztere Fall zutrifft: Erstens ist an der Ursprungsstelle des Faserstranges die Beobachtung zu machen, daß von den Ganglien des Randwulstes Nervenfasern in den Strang eintreten (Fig. 6) und daselbst mit Zellen desselben in Verbindung stehen, und zweitens zeigt eine genaue Analyse der Zellhäufchen des Stranges, daß sie aus zweierlei Elementen bestehen. Die einen Zellen sind ziemlich lang, blaß, und ihre Fasern erscheinen heller und ganz zart gekörnt, die anderen, an Zahl zurücktretenden Zellen sind klein, stark tingirt, und ihre Fasern sind homogener und dunkler; erstere sind Faser-, letztere Ganglienzellen. Die Häufchen bestehen meistens aus 3 Zellen und man sieht dann gewöhnlich 2 Epithelzellen zu beiden Seiten einer Ganglienzelle gelagert. Das exumbrellare Epithel ist im ganzen viel einförmiger als dasjenige von Physophora und besteht aus flachen Plattenepithelzellen und spärlichen Cnidoblasten. Nur in Begleitung der Nesselzellreihen findet man anders geartete Elemente, die durch ihren Reichtum an Vacuolen sich sofort als Drüsenzellen kundgeben. Die histologischen Verhältnisse der Subumbrella, vor allem die Lage und Anordnung der subumbrellaren Nervenringe stimmen völlig mit denjenigen von Physophora überein und dies hat — wie ich, um Wiederholungen

zu vermeiden, an dieser Stelle bemerken will — auch für alle übrigen Physophoriden seine Geltung.

Unter diesen letzteren verdienen nur noch 2 Formen unser besonderes Interesse, *Forskalia Leuckarti* und *Forskalia Edwardsii* die beide durch ihre eigentümlichen Pigmentflecke unsere Aufmerksamkeit erregen. Derjenige von LEUCKARTI gehört dem Entoderm an. LEUCKART (Zur näheren Kenntnis d. Siphonoph. von Nizza) beschreibt ihn folgendermaßen: „Bevor das Stielgefäß an den Schwimmsack herantritt wird es von einem brennend roten Pigmentfleck umlagert der fast eine Linie im Durchmesser hat und eine rundliche Scheibe darstellt, die mit der Richtung der Höhenachse zusammenfällt“. Diese Scheibe kommt dadurch zustande, daß die sonst flachen Entodermzellen des Gefäßes an dieser Stelle plötzlich in dorsoventraler Richtung sich strecken. Das Pigment besteht aus kleinen runden Körnchen, die die Zellen der Scheibe vollständig erfüllen. Es ist äußerst leichtlöslich in Säuren und Alkohol; über seine chemische Natur konnte ich nichts eruieren. Der Pigmentfleck von *Forskalia Edwardsii* liegt ektodermal. Die äußere Form des Pigmentfleckes und seine Lage am Schwimmrande über der Eintrittsstelle des oberen Radialkanals in den Ringkanal erhellt aus den Figuren 14 u. 24. Erstere stellt ihn, von der Fläche gesehen, letztere im sagittalen Durchschnitt dar. In beiden Figuren fallen die den Pigmentablagerungen aufliegenden Kerne auf und man erkennt sogleich, daß jedes der einzelnen den Pigmentkörper zusammensetzen „birnförmigen Stücke“, wie sie KÖLLIKER (Die Schwimmpolypen von Messina) nannte, eine Zelle repräsentiert. Noch deutlicher zeigt sich dies an Macerationspräparaten (Figg. 15—18). Die Gestalt der einzelnen Pigmentzellen ist weniger birnförmig als unregelmäßig prismatisch. Die größte Höhe erreichen sie über der Mitte des Pigmentfleckes, während sie nach den Rändern zu niedriger werden. Wie Figur 15 u. 16 zeigt, ist die der Stützlamelle aufliegende Basis der Zellen durch kürzere oder längere Fortsätze ausgezeichnet. Fast der ganze Zellleib, mit Ausnahme der basalen Fortsätze, wird von der harten, brüchigen, chitinartigen Pigmentablagerung eingenommen. Der Kern liegt stets näher dem distalen Ende der Zelle, bald neben (Figg. 15 u. 18), bald über (Figg. 16 u. 17) der Pigmentablagerung, häufig in einer Nische desselben, wie dies Fig. 17 darstellt. Die der Peripherie des Pigmentkörpers angehörenden Zellen (Figg. 15 u. 18) fallen sofort dadurch auf, daß die Pig-

mentablagerung bedeutend zurücktritt und einen größeren Teil der Zelle freiläßt, der von einem körnigen Plasma erfüllt ist und durch das Auftreten größerer und kleinerer heller Vakuolen charakterisiert ist. Vergleicht man diese Zellen mit den ihnen unmittelbar benachbarten Drüsenzellen des Randwulstes, so springt sofort ihre Ähnlichkeit in die Augen, die um so frappanter wird, je jüngere Schwimmglöckchen wir untersuchen, und es läßt sich an letzteren mit Leichtigkeit konstatieren, daß die Pigmentzellen lediglich umgewandelte Drüsenzellen sind. Fig. 19 stellt eine Drüsenzelle aus der unmittelbaren Umgebung des Pigmentkörpers einer jüngeren Schwimmglöckchen dar, Fig. 20 eine Pigmentzelle aus der Peripherie des Pigmentkörpers, in deren basalem Teile bereits die Abscheidung des Pigmentes in Form unregelmäßiger rundlicher Ballen stattgefunden hat, während der distale Teil noch mit dem grobkörnigen vakuolireichen Plasma erfüllt ist, das den Drüsenzellen eigen ist (Figg. 20—22). Diese letzteren sind bei den Forskaliden von außerordentlicher Länge und ragen wie kurze Tentakel vom Schirmrand empor. Am lebenden Objekte kann man leicht die merkwürdige Thatsache beobachten, daß diese Drüsenzellen — vorab die zu Büscheln vereinigten Drüsenzellen von *Forskalia Leuckarti* (Fig. 23) langsame, aber deutliche Bewegungen, Nutationen, ausführen, so daß ihre Ähnlichkeit mit Tentakeln dadurch noch erhöht wird. Die Figuren 21 u. 22 stellen solche Drüsenzellen von *Forskalia Edwardsii* dar. Die basalen Fortsätze sind stets gut ausgebildet und verlaufen in radialer Richtung dem Verlaufe der Radialmuskulatur entsprechend. Neben dem körnigen, sich mit Osmiumsäure eigentlich bräunlich tingierenden Plasma fallen die großen hellen Vakuolen auf, die aus einer schleimigen Masse bestehen und, wie Figg. 14 u. 21 zeigen, zeitweise nach außen geworfen werden.

Welches ist nun die physiologische Bedeutung der beschriebenen Pigmentflecke? Was zunächst denjenigen von *Forskalia Edwardsii* anbetrifft, so liegt im Vergleich mit den Medusen der Gedanke nahe, daß es sich um ein Sinnesorgan handeln könnte, und ich habe auch meine besondere Aufmerksamkeit darauf gerichtet, ob ein Zusammenhang der Pigmentzellen mit den Ganglienzellen des Randwulstes zu beobachten sei. Ich kann mit Bestimmtheit versichern, daß von einem solchen

Zusammenhang nicht die Rede ist. Ein Sinnesepithel in der Umgebung des Pigmentfleckes fehlt gleichfalls vollständig, wir haben also entschieden kein Sinnesorgan vor uns. Vergleicht man nun die Pigmentflecken zahlreicher ausgewachsener Glocken miteinander, so fällt sofort der verschiedene Habitus derselben auf, der dadurch bedingt ist, daß eine überaus wechselnde Anzahl von Pigmentzellen den Fleck konstatieren: Oft sind nur wenige, 10—15 Zellen vorhanden, die dann durch ihre besondere Größe auffallen, oft dagegen mehr denn 50 kleinere und schlankere Zellen zum Pigmentfleck vereinigt. Es spricht dieser Umstand wohl am ehesten dafür, daß es sich um ein Ausscheidungsprodukt (Exkretionsprodukt) handelt, wie denn ja die chitinartigen Substanzen in der niederen Tierreihe (Anneliden, Arthropoden) häufig die Rolle von Exkretionsprodukten spielen. Noch ein anderer Umstand spricht für unsere Auffassung: Ganz ähnlich gebaute Pigmentflecke wie bei *Forskalia Edwardsii* findet man bei *Lilyopsis rosea* und zwar auf den einander zugekehrten Seiten der beiden Schwimmglocken, also von der Außenwelt abgewendet. Die Pigmentflecke (rot) sind hier gleichfalls aus (meist nur 2—3) modifizierten Drüsenzellen zusammengesetzt, die von einem Haufen indifferenter Epithelzellen umgeben sind, und es fällt sofort auf, daß hier auch die Zahl der Pigmentflecke eine wechselnde ist. Sinnesorgane dürften bei ein und derselben Tierart schwerlich in wechselnder Anzahl vorkommen! Der entodermale Pigmentfleck von *Forskalia Leuckartii* ist seiner physiologischen Bedeutung nach wohl auf gleiche Linie zu stellen mit dem entodermalen Pigmentfleck der Pneumasophore. Ich verweise daher auf den Abschnitt Pneumasophore.

Die Exumbrella der Forskaliden ist noch viel einfacher gebaut als diejenige von *Halistemma*, insofern der exumbrellare Ganglienplexus lediglich auf den Randwulst und die Unterseite des Velums beschränkt ist. Zu beiden Seiten der Glocke von *Forskalia Leuckarti* finden sich zwei schon unter Lupenvergrößerung leicht sichtbare ovale Warzen, die durch eine Anhäufung von Drüsenzellen zustande kommen, diese Drüsenzellen haben ganz das Aussehen derjenigen, die wir bei *Halistemma* im Verlaufe der Nesselzellreihen vrfanden. An der Exumbrella von *Forskalia Edwardsii* sind noch eigentümliche tentakelartige Ausstülpungen der Gallerte erwähnenswert, auf deren Spitze eine oder mehrere Nesselzellen sitzen.

Unter den Calycothoriden wenden wir uns zunächst

Hippopodius gleba zu. Wie aus den Textfiguren 9 und 10 ersichtlich und schon von LEUCKART angegeben wurde, fehlt dieser Siphonophore ein eigentliches Velum; doch wird ein solches dadurch vorgetäuscht, daß die Peripherie des subumbrellaren Ektoderms und der Cathamalplatte als freier Saum in die Schwimm-sackhöhle hineinragt (Fig. 10). Es zeigt sich demnach hier die auffallende Erscheinung, daß das Entoderm (die Cathamalplatte) direkt der Außenwelt zugewendet ist. Subumbrellares Ektoderm und Cathamalplatte sind im mitt-

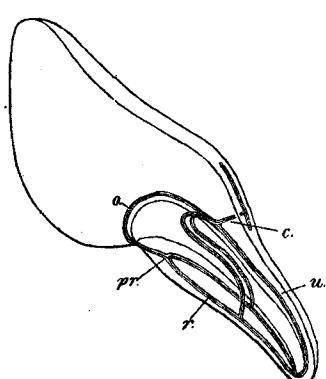


Fig. 9.

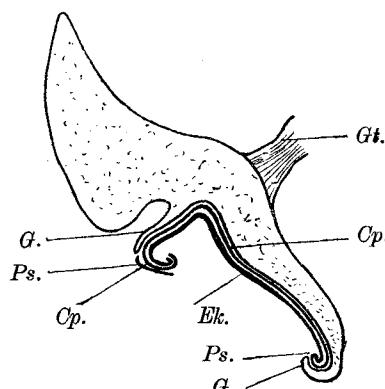


Fig. 10.

Fig. 9. Schematische Darstellung der Gefässe der Schwimmglocke von *Hippopodius gleba*. *C.* Centralgefäß (Stielgefäß). *r.* Ringkanal. *u.* unteres Radialgefäß. *o.* oberes Radialgefäß. *pr.* Pseudovelum.

Fig. 10. Durchschnitt durch die Glocke von *Hippopodius gleba*. *Gt.* Glockenträger. *Cp.* Cathamalplatte. *Ek.* subumbrellares Ektoderm. *Ps.* Pseudovelum. *G.* Gallertsauum.

leren Teil außerordentlich flach und nur durch eine dünne zarte Stützlamelle geschieden; eine Muskulatur fehlt bei beiden; ja nicht einmal eine Streifung als Andeutung einer solchen ist hier vorhanden. In der Peripherie dagegen, die durch einen in Fig. 10 dargestellten Gallertsauum teilweise überdacht ist und in dem als Pseudovelum frei hervorragende Teile ist in beiden Blättern eine kräftige Muskulatur entwickelt: Die ektodermale quergestreifte Muskulatur verläuft ringförmig und ist besonders stark ausgebildet gegen den freien Rand des Pseudovolums, während sie gegen den Glockenscheitel hin schwächer wird und aus dem ringförmigen Verlauf bogenförmig in radiale Richtung übergeht. Die Muskulatur der Cathamalplatte dagegen ist radial angeordnet und reicht etwas weiter nach dem Glockenscheitel als die ektodermale, wo

sie in Form von kegelförmigen Bündeln endigt. Aus Fig. 9 ist der Verlauf der Schwimmsackgefäß ersichtlich: Da das Velum fehlt, erscheint das Ringgefäß an den freien Rand der Subumbrella gerückt. Das untere Radialgefäß löst sich, wie zuerst LEUCKART angegeben, an den oberen, jüngeren Glocken in ein Capillarnetz auf und zwar erscheint dieses um so ausgedehnter, je jünger die Glocken sind. Wie schon CHUN (Sitz.-Berichte der Kgl. Preuß. Akademie der Wissenschaft., 31. Jahrg.) erwähnt, zeigen die Entodermzellen dieses Capillarnetzes alle Stadien amitotischer Kernteilung, die aber ohne Zellteilung verläuft und nur eine Brut von Kernen hervorbringt. Zwischen den Entodermzellen bemerkt man hie und da kleinere, mit kurzen Fortsätzen behaftete Zellen, die ich anfänglich ihrer Form halber für Ganglien ansprach, die aber, wie genaue Untersuchungen lehrten, nichts anderes als interstitielle Zellen sind, die einen Nachschub neuer Entodermelemente vermitteln. Wir werden dergleichen entodermalen interstitiellen Zellen, wie ich hier vorwegnehmend bemerken will, noch späterhin an den Palponen und Polypen begegnen. Das Ektoderm der Exumbrella ist neben flachen Plattenepithelzellen durch kleine, eigentlich geformte an Cnidoblasten erinnernde Zellen ausgezeichnet, die einen kleinen, dunkel tingierten Kern besitzen, der einer dünnen Kapsel aufsitzt. Der Inhalt der Kapsel ist indessen kein Cnidocil, sondern ein mucinähnliches, oft vakuolisiertes Plasma, das an zahlreichen Stellen teilweise aus der Kapsel herausgestoßen erscheint. Ich halte diese Elemente für modifizierte Cnidoblasten und vermute, daß sie die Träger der Phosphorescenz sind, die an Hippopodium gleba im Dunkeln so außerordentlich schön zu beobachten ist. Ein Randwulst, wie wir ihn bei den Physophoriden kennen gelernt, fehlt hier völlig und ebensowenig ist von radialen und cirkulären Muskelfasern über der Exumbrella etwas zu sehen. Mit dem Fehlen der cirkulären Fasern harmoniert der Mangel eines Muskelfaserstranges auf der Ober- und Unterseite. Was uns aber vor allem interessiert, ist die Thatssache, daß bei Hippopodium weder ein exumbrellarer Ganglienplexus noch ein subumbrellarer Nervenring vorkommt. Die Schwimmglocke dieser Siphonophore erlangte also vollständig eines Nervensystems.

Unter den Diphyiden habe ich die Glocken von *Praya* und *Lilyopsis* einerseits und *Ahyla* und *Galeolaria* andererseits untersucht. CHUN hat in seiner jüngst erschienenen Schrift

(Ueber den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren) die beiden erstgenannten Formen als opposite, die letztgenannten als superposite Diphyiden bezeichnet, welche Nomenklatur mir sehr glücklich gewählt zu sein scheint (vergl. die Schlüßbemerkungen). Sowohl opposite als superposite Diphyiden besitzen einen Randwulst, der indessen bei weitem nicht so hoch und so ausgedehnt ist, wie bei den Physophoriden. Ring- und Radalmuskelfasern sind unter dem Wulste überall deutlich zu sehen, während aber die Oppositen einen aus den Ringmuskelfasern aufsteigenden Faserstrang auf der Unterseite der Schwimmglocke besitzen, fehlt ein solcher den Superpositen. Es ist dies um so auffallender, als die letzteren eine viel mächtigere Ringfaserschicht besitzen als die Oppositen. Diese Ringfaserschicht hat bereits CHUN bei Ahyla gesehen und sie für einen exumbrellaren Nervenring angesprochen. Eine solche Auffassung liegt in der That sehr nahe, da die den Ringfasern angehörenden Zellen ganz wie an den Fasersträngen der Physophoriden spindelförmige Gestalt annehmen, und wir haben ja bereits oben gesehen, mit welchen Schwierigkeiten die Unterscheidung dieser Faserzellen von den bipolaren Ganglien verbunden ist. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß diese Ringfasern bei Ahyla muskulöser Natur sind und der Ringmuskelschicht der Physophoriden entsprechen. Sowohl bei Ahyla als auch bei Galeolaria konnte ich mit Sicherheit tripolare Ganglienzellen im Randwulste nachweisen, bei Praya und Lilyopsis ist mir dies dagegen trotz aller Mühe nicht gelungen. Doch zweifle ich nicht, daß auch diesen Formen ein exumbrellarer Randplexus zukommt, weil ich in ihrem oben erwähnten Faserstrang neben den Faserzellen auch hie und da eine Ganglienzelle erkennen zu können glaube. Von Randwulst und Faserstrang abgesehen, kommen auf der Exumbrella nirgends nervöse Elemente vor. Einen subumbrellaren Nervenring fand ich bei keiner der untersuchten Diphyiden vor, und da die histologischen Verhältnisse der Subumbrella sowohl bei Praya und Galeolaria als auch besonders bei Lilyopsis relativ leicht zu übersehen sind, so darf ich mit Sicherheit annehmen, daß den Diphyiden ein Nervenring fehlt. Bei letztgenannter Form müßte die Erkennung eines solchen leicht sein, da das Velum auf der Unterseite der Glocke fehlt und eine halbmondförmige Platte bildet, die ihre größte Breite in der Mitte der Oberseite hat. Die exumbrellaren Pigmentflecke dieser Siphonophore habe ich

bereits oben beschrieben und erwähne an dieser Stelle nur noch die eigentümlichen Drüsenzellen, die über dem Schirmrande von *Lilyopsis* zerstreut liegen. Es sind flaschenförmige, an ihrem Grunde blasig aufgetriebene Gebilde mit glasig durchsichtigem Inhalt, der an manchen Stellen aus der Oeffnung der Flasche heraustritt, wie wir dies bei *Forskalia Edwardsii* gesehen.

Es erübrigt nun noch auf die feineren histologischen Details der quergestreiften Muskulatur einzugehen. Da diese am schönsten bei den Diphyiden, den trefflichsten Schwimmern unter den Siphonophoren, entwickelt ist, haben wir ihre Besprechung bis dahin verschoben. Die stärkste Ausbildung zeigt diese Muskulatur bei *Galeolaria*, was bei der Größe der Schwimmglocken und der ganz erstaunlichen Schnelligkeit, mit der sie sich fortbewegt, nicht verwundern darf. Wir halten uns daher in unserer Beschreibung vorzüglich an diese Siphonophore. **CAMILLO SCHNEIDER** erblickt das Wesen der Querstreifung darin, daß in regelmäßigen Abständen dickere Stellen der Fasern mit dünneren abwechseln, so daß die ganze Faser die Gestalt einer Perlschnur besitzt. „Der Lichtkontrast, wie er sich aus der ungleichen Beleuchtung der verschiedenen Abschnitte ergiebt, läßt die Fasern und Bänder quergestreift erscheinen. Hebt man oder senkt man den Tubus, so sieht man die vorher dunklen Querlinien, die gleichmäßig über die ganze Muskulatur hinziehen, hell, und umgekehrt die erst helleren dunkel. Auch an der Breitseite der Bänder kommt die perlschnurartige Substanzverteilung zum Ausdruck, denn man sieht die Bänder entsprechend den Verdickungen deutlich ausgebuchtet.“ Ich bin bei meinen Untersuchungen zu völlig entgegengesetzten Resultaten gekommen als C. SCHNEIDER. Fig. 44 stellt eine Muskelfaser von *Galeolaria* bei stärkster Vergrößerung in der Seitenansicht dar, und man ersieht sofort, daß die Faser (oder das Band) sowohl im Bereiche der helleren als auch der dunkleren Streifen durchaus von derselben Dimension ist. Zweifellos ist die Angabe SCHNEIDER's richtig, daß mit veränderter Einstellung des Tubus eine Umkehrung des Lichtkontrastes des hellen und dunklen Streifens stattfindet, aber zugleich tritt auch eine Umkehrung des Dimensionsunterschiedes auf, d. h. ein und derselbe Streifen, der bei gewisser Einstellung dunkel und schmäler als die ihn begrenzenden Streifen erscheint, nimmt sich bei veränderter Einstellung heller und breiter als die umgebenden aus. Der Helligkeitsumschlag ist indessen, wie ich ausdrücklich betonen

muß, nur ein relativer, mit anderen Worten: Diejenigen Streifen, die bei einer Einstellung, die uns den Kontrast der Querbinden am schärfsten erkennen läßt, hell erscheinen, verändern bei veränderter Einstellung ihre Helligkeit nur wenig, erscheinen aber relativ dunkler den vorerst dunkel gewesenen Streifen gegenüber, die nunmehr hell lichtglänzend geworden sind. Diese Thatsache beweist evident, daß der Lichtkontrast der Streifen durch eine Verschiedenheit in der Substanz derselben bedingt ist. Der Helligkeitsumschlag erklärt sich leicht als einfache Beugungs-

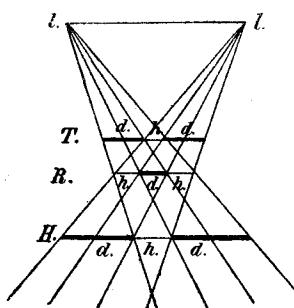


Fig. 11.

und Interferenzerscheinung, wie die nebenstehende Figur illustriert, in welcher *l* die leuchtende Fläche — den Spiegel — *h* die hellen, *d* die dunklen Stellen bezeichnen und *RH* und *T* die Verteilung von Helligkeit und Dunkelheit bei richtiger, hoher und tiefer Einstellung wiedergeben. In Uebereinstimmung mit dem Verhalten der quergestreiften Muskulatur bei höheren Tieren zeigen die dunkeln Streifen die Erscheinung

der doppelten Lichtbrechung. Wie aus Fig. 44 ersichtlich ist, weisen die Muskelbänder eine feine, aber stets deutlich erkennbare Längsstreifung auf, die uns ihre Zusammensetzung aus einzelnen Fibrillen kundgibt. Im Bereiche der Längsstreifen treten häufig Spalten auf, die zuweilen einen gebrochenen Verlauf zeigen, wie Figg. 44 u. 45 darstellen; es erklärt sich dies daraus, daß auch die anisotropen Stellen Prädilektionsorte für Brüche der Faser repräsentieren. Wie SCHNEIDER richtig angibt, fehlt den Enden der Muskelfasern die Querstreifung, sie bestehen aus isotroper Substanz.

Die quergestreiften Muskelfasern der Diphyiden, besonders von Galeolaria, fallen gegenüber denjenigen der Physophoriden durch ihre Kürze und Höhe auf. Auf Querschnitten zeigen sie am oberen Rande eine Rinne, in welcher der Kern liegt. Die Epithelzellen zeigen hier noch das ursprüngliche Verhalten, indem eine jede nur mit einer Muskelfaser in Verbindung steht. An Macerationspräparaten ergibt sich nun aber der interessante Befund, daß die basalen Teile der Epithelzellen durch feine und gröbere Anastomosen mit einander in Kommunikation stehen, so daß demnach auch hier, wenn auch nur indirekt, eine einzelne Zelle mehreren Fasern motorische Impulse zu geben vermag.

Figurenerklärung.

Tafel XXII.

Fig. 1. Querschnitt durch den Randwulst von Physophora.
Rw Randwulst, *Exe* exumbrellaes Epithel, *Sue* subumbrellaes Epithel, *G* Gallerie, *Rk* Ringkanal, *V* Velum, *Dr* Drüsen des Randwulstes, *Nr* Nervenring.

Fig. 2. Randwulst von Physophora von der Fläche gesehen bei hoher Einstellung. *Nz* Nesselzellen, *Dz* Drüsenzellen, *Cf* Cirkulärfasern.

Fig. 3. Randwulst von Physophora von der Fläche gesehen bei tiefer Einstellung. *Rf* Radialfasern, *Cf* Cirkulärfasern, *Iz* Interstitielle Zellen, *Gz* Ganglienzellen.

Fig. 4. Die Seitenpartien des Randwulstes von Physophora von der Fläche gesehen. *Rf* Radialfasern, *Cf* Cirkulärfasern.

Fig. 5. Exumbrella Peripherie des Randwulstes von Physophora. *Cf* Cirkulärfasern, *Gz* Ganglienzellen.

Fig. 6. Ursprungsstelle des Faserstranges der Unterseite von *Forskalia contorta*. *Cf* Cirkulärfasern, *Rf* Radialfasern, *Gz* Ganglienzellen, *Fst* Faserstrang, *Nr* Nervenring der Subumbrella.

Fig. 7. Exumbrellaes Epithel des Velums von Physophora von der subumbrellaen Seite her gesehen. *Exe* exumbrellaes Epithel, *Rf* Radialfasern des Velums, *Sue* subumbrellaes Epithel, zum Teil weggepinselt, *Gz* Ganglienzellen.

Fig. 8. Partie aus dem exumbrellaen Nervengeflecht. *Gz* Ganglienzellen, *Nz* Nesselzellen.

Tafel XXIII.

Fig. 9. Faserstrang der Unterseite der Schwimmglocken von Physophora. *Fst* Faserstrang, *Fz* Faserzellen, *Gz* Ganglienzellen.

Fig. 10. Faserstrang der Oberseite der Schwimmglocken von Physophora. *Fst* Faserstrang, *Gz* Ganglienzellen, *Fz* Faserzellen.

Fig. 11. Subumbrellarer Nervenring von *Physophora*. *Nr* Nervenring, *Sue* subumbrellaes Epithel.

Fig. 12. Faserstrang der Oberseite der Schwimmglocken von *Halistemma rubrum*. *Gz* Ganglienzellen, *S. en T* RANVIER'sche Ganglien, *Fst* Faserstrang.

Tafel XXIV.

Fig. 14. Pigmentfleck *Pfk* von *Forskalia Edwardsi* von der Fläche gesehen. *Dz* Drüsenzellen, *Fst* Faserstrang der Oberseite.

Fig. 15—18. Isolierte Pigmentzellen. *Pg* Pigment, *N* Nische für den Kern, *V* Vakuolen, *Bf* basale Fortsätze.

Fig. 19. Drüsenzelle aus der unmittelbaren Umgebung des Pigmentfleckes, *Bf* Basalfortsatz.

Fig. 20. Pigmentzelle aus der Peripherie des Pigmentfleckes einer jugendlichen Schwimmglocke. *Pg* Pigmentablagerung.

Fig. 21 und 22. Drüsenzellen in weiterer Entfernung vom Pigmentfleck. *V* Vakuolen, *Bf* basale Fortsätze.

Fig. 23. Querschnitt durch den Randwulst der Oberseite der Schwimmglocke von *Forskalia Leukarti*. *G* Gallerie, *Sue* subumbrellaes Epithel, *Rk* Ringkanal, *Exe* exumbrellaes Epithel, *V* Velum, *Dz* Drüsenzellen.

Fig. 24. Querschnitt durch den Pigmentkörper von *Forskalia Edwardti*. *V* Velum, *Rk* Ringkanal, *Exe* exumbrellaes Epithel, *Sue* subumbrellaes Epithel, *G* Gallerie, *Pfk* Pigmentkörper.

Fig. 25. Abschnitt aus der Genitalschwimmglocke von *Physophora*. *Rk* Radialkanal, *Gz* Ganglienzellen.

Fig. 26. Ganglienplexus des Ektoderms der Pneumatophore von *Physophora hydrostatica*. *Gz* Ganglienzellen.

Tafel XXV.

Fig. 27—29. Nesselzellen des Nesselwulstes der Polypen von *Physophora* im Längsschnitt.

Fig. 30. Entoderm der Palponen von *Physophora*. *Enz* Indifferente Entodermzellen, *Dz* entodermale Drüsenzellen, *Iz* Interstitielle Zellen, *Gz* Ganglienzellen, *Dz'* Gerüstzellen.

Fig. 31. Querschnitt durch das Ektoderm der Palponen von *Physophora*. *Gz* Ganglienzellen.

Fig. 32. Querschnitt durch das Entoderm der Palponen von *Physophora*. *St* Stützlamelle, *Rs* Radialsepten, *Iz* Interstitielle Zelle des Ektoderms, *Dz'* Gerüstzelle, *Gz* Ganglienzelle.

Fig. 33. Entoderm der Palponen von *Forskalia Edwardsii*, *Gz* Ganglienzelle.

Fig. 34 u. 35. Ektoderm der Palponen von *Forskalia Edwardsii*, *Gz* Ganglienzellen, *Nz* Nesselzellen, *Dz* Drüsenzellen.

Fig. 36. Entoderm der Palponen von *Halistemma rubrum*. *Dz* Drüsenzelle, *Dz'* Gerüstzelle.

Tafel XXVI.

Fig. 37. Ektoderm der Palponen von *Halistemma rubrum*. *Gz* Ganglienzelle.

Fig. 38. Entoderm der Spitze der Palponen von *Forskalia Edwardsii*. *L* Löcher in der Stützlamelle, *Fl* Flimmerorgane der Entodermzellen.

Fig. 39. Ektoderm der Spitze der Palponen von *Forskalia Edwardsii*. *L* Löcher in der Stützlamelle, *Pg* Pigmentschollen. Die Ektodermzellen sind fast alle weggepinselt.

Fig. 40. Ektoderm der Palponen von *Apolemia uvaria*. *Nz* Nesselzelle, *Gz* Ganglienzelle.

Fig. 41. Entoderm der Palponen von *Apolemia*. *Dz* Drüsenzellen, *Bgz* bindegewebige Entodermzellen.

Fig. 42. Ektoderm der Oberseite der Stammblase von *Physophora*. *Nz* Nesselzellen, *Nf* Nervenfasern.

Fig. 44. Quergestreifte Muskelfasern von *Diphyes quadricalcis*.

Fig. 45. Dasselbe in Verbindung mit den Epithelzellen, *Dk* Deckplatte der Epithelzellen, *Mf* Muskelfasern.

Tafel XXVII.

Fig. 43. Faserstrang *Fst* aus dem Ektoderm des Involucrums der Nesselknöpfe von *Physophora*. *Dz* Drüsenzellen, *Fz* Faserzellen.

Fig. 46. Querschnitt durch die Subumbrella von *Physophora*. *Cpl* Cathamalplatte, *St* Stützlamelle, *Sue* subumbrellares Epithel.

Fig. 47. Isolierte subumbrellare Epithelzelle von *Physophora*. *Dk* Deckplatte, *Expl* Exoplasma, *Endpl* Endoplasma, *Bf* Basalfortsätze.

Fig. 48. Glatte Muskelfasern *Mf* aus dem Palpon von *Physophora* von oben gesehen; ihr anliegend eine interstitielle Zelle *Iz*, *Pls* Plasmasaum.

Fig. 49. Glatte Muskelfaser *Mf* aus dem Palpon von *Physophora* von der Seite gesehen; ihr anliegend eine interstitielle Zelle *Iz*, *Mf'* Muskelfaser der interstitiellen Zelle.

Fig. 50. Interstitielle Zelle *Iz* in Zusammenhang mit ihrer Muskelfaser *Mf'*. Daneben ausgebildete Muskelfaser. Die Muskelfasern von oben gesehen.

Fig. 51. Endigungsweise der Nervenfasern am Basalfortsatz der Epithelzelle. Palpon der *Physophora*. *Bf* Basalfortsatz der Epithelmuskelzelle, *Mf* Muskelfaser, *Nf* Nervenfaser, *Ef* Endfaser, *Pls* Plasmasaum der Muskelfaser.

Fig. 52. Epithelmuskelzelle aus einem jungen Palpon von *Physophora*. *Mf* Muskelfaser, *Bf* Basalfortsätze, *V* Vakuole.

Fig. 53 u. 54. Epithelmuskelzellen mit netzförmigem Plasma-gerüst, ihrer Funktion nach Drüsenzellen. *Bf* Basalfortsätze.

Fig. 55 u. 56. Ganglienzellen aus dem Ektoderm der Palponen und dem Ektoderm der Stammblase (Oberseite) von *Physophora*. *Pls* Plasmasaum, *Ef* Endfaser.

Fig. 57. Entodermzelle aus der Spitze vom Palpon von *Forskalia Edwardsii*. *Fl* Flimmerorgane.

Fig. 58. Anlage der Muskulatur in der Schwimmglocke der Physophoriden.

T a f e l X X V I I I .

Fig. 59—69. Ganglienzellen aus dem exumbrellaren Nervengeflechte von Physophora.

Fig. 70 u. 71. Ganglienzellen aus dem Plexus der Unterseite der Stammblase. *Pls* Plasmasaum, *Ef* Endfaser.

Fig. 72. Partie aus dem ektodermalen Nervengeflechte der Basalplatte der Palponen von Physophora.

Fig. 73—75. Bildungsweise der subumbrellaren Epithelzellen aus den interstitiellen Zellen der Subumbrella.

Fig. 2.

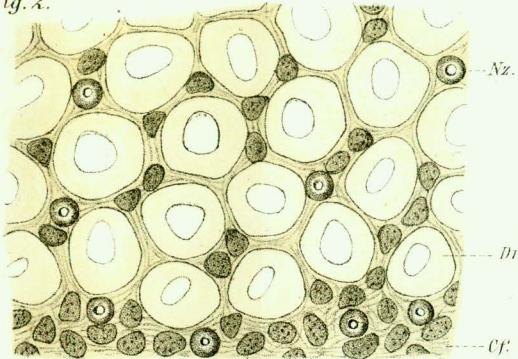


Fig. 4.

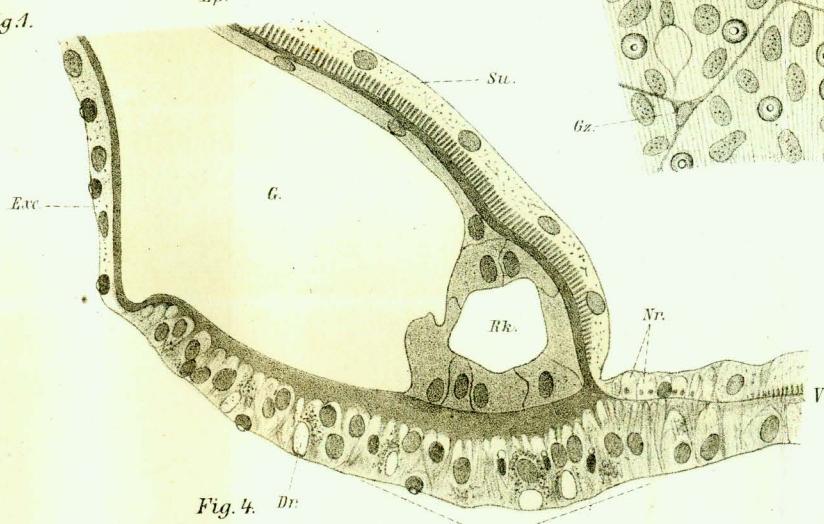


Fig. 4.

Dr.

Rw.

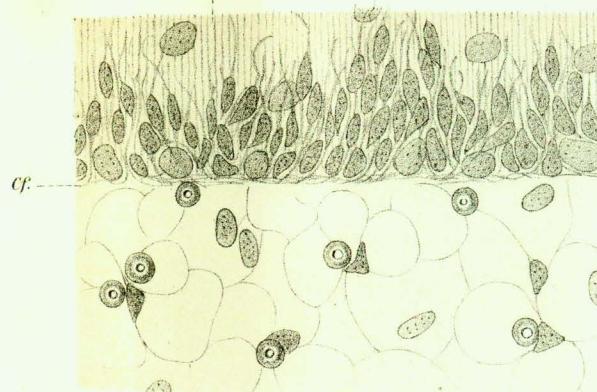


Fig. 7.

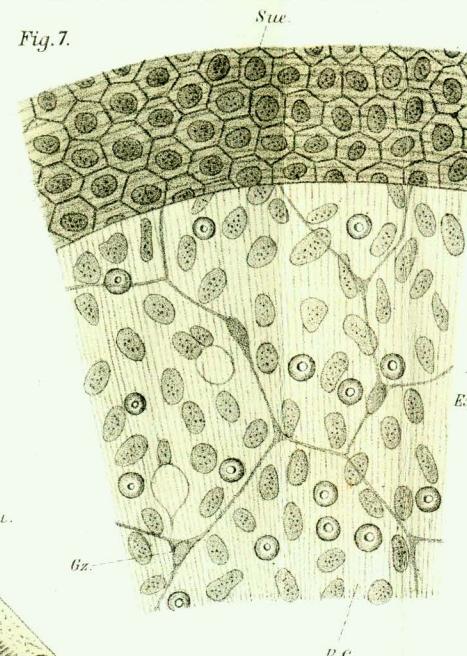


Fig. 3.

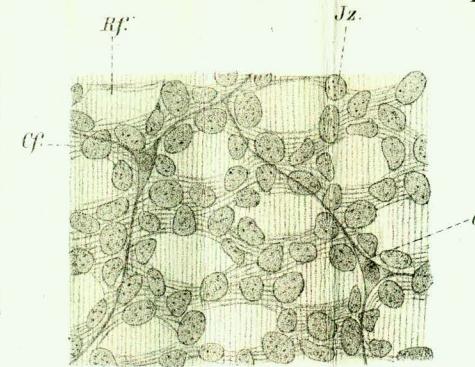


Fig. 5.

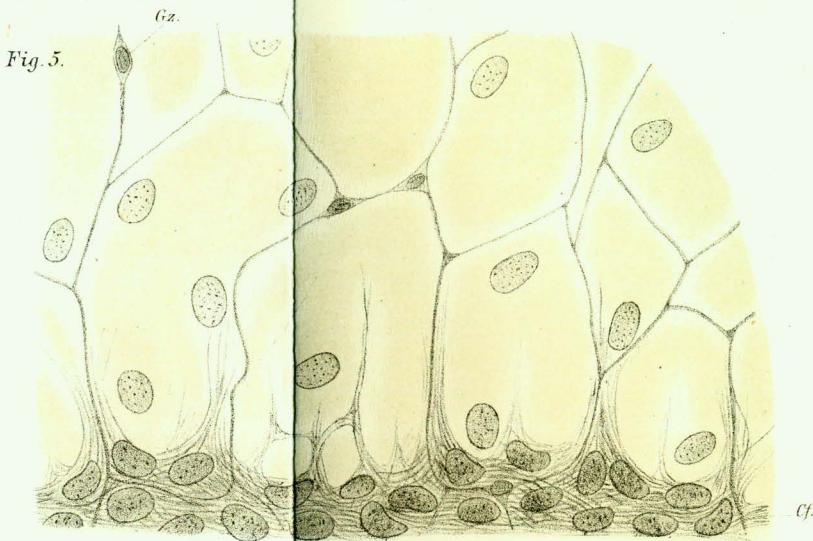


Fig. 6.

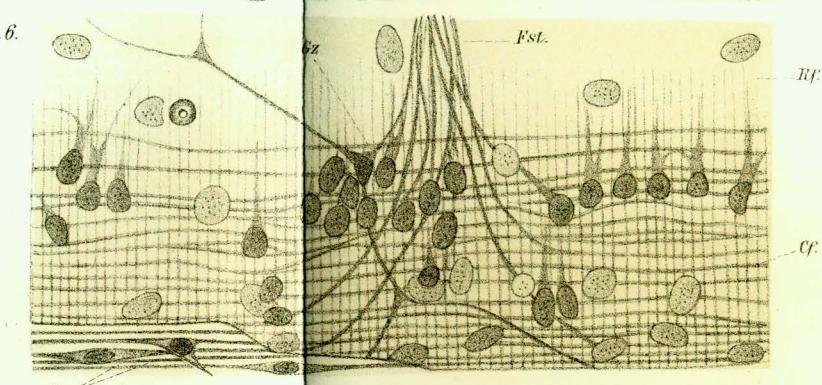


Fig. 8.

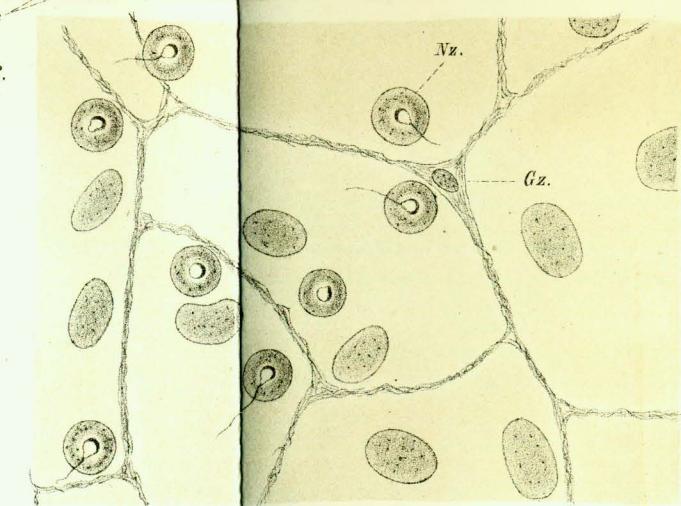
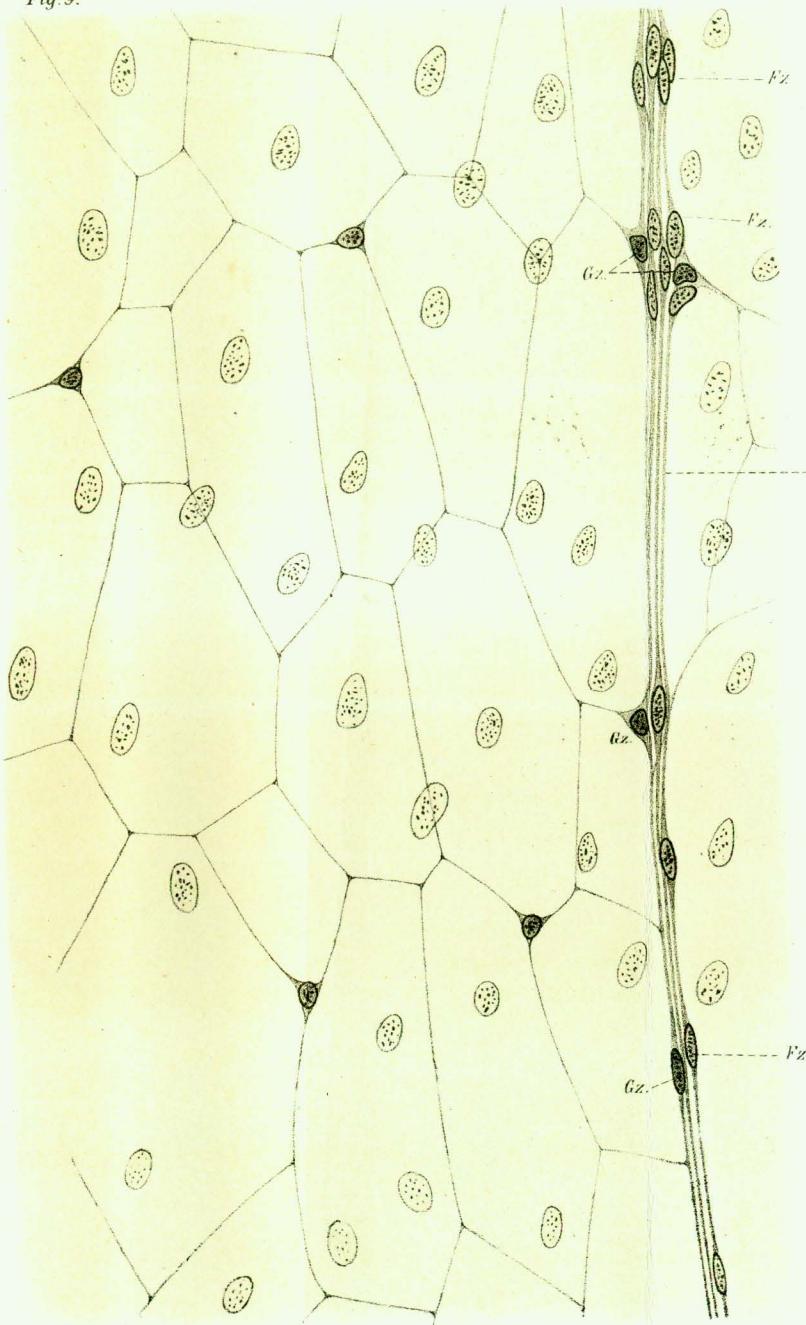


Fig. 9.



Sue.

Fig. 11. N.

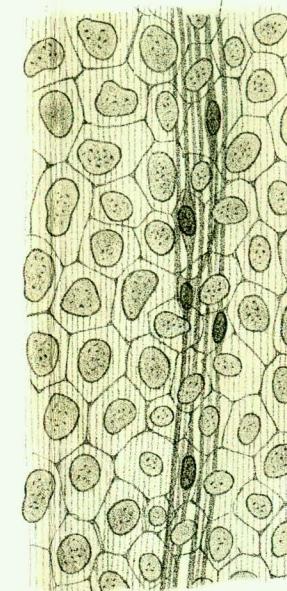


Fig. 10.

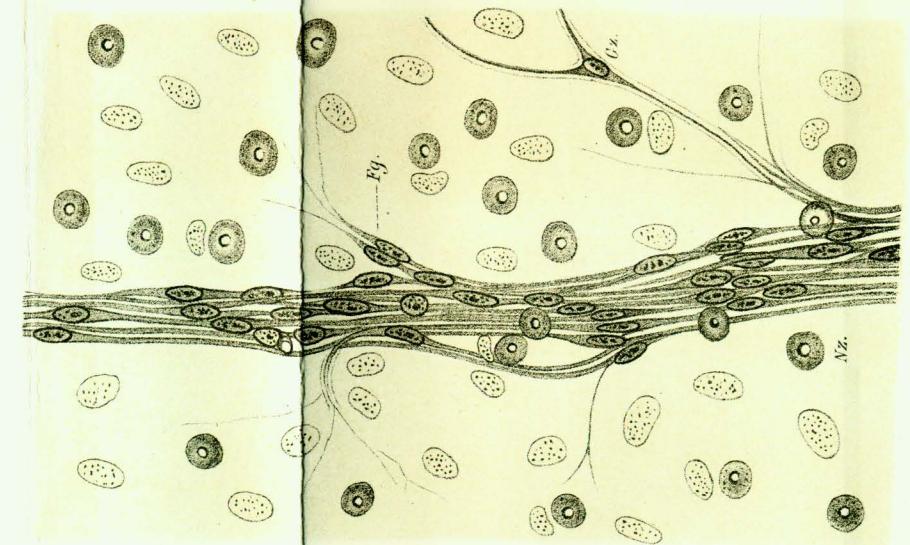
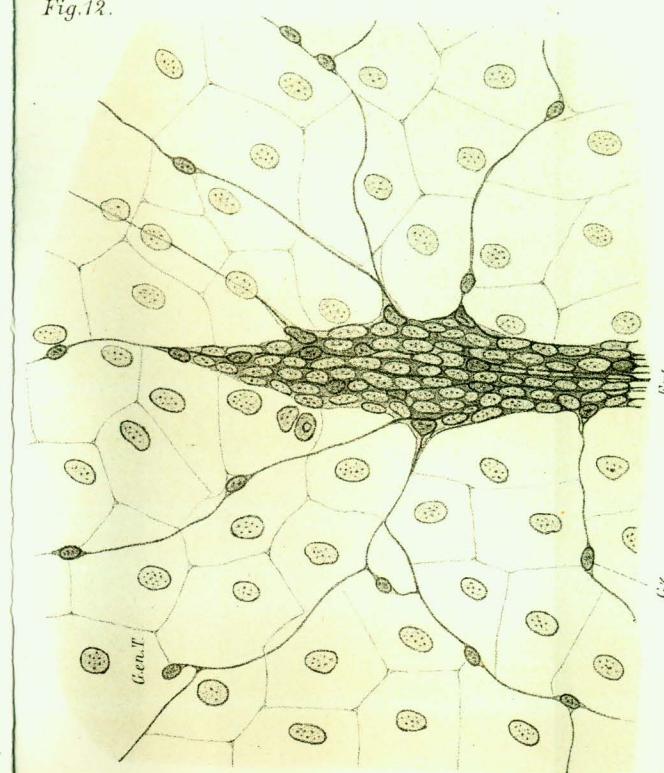


Fig. 12.



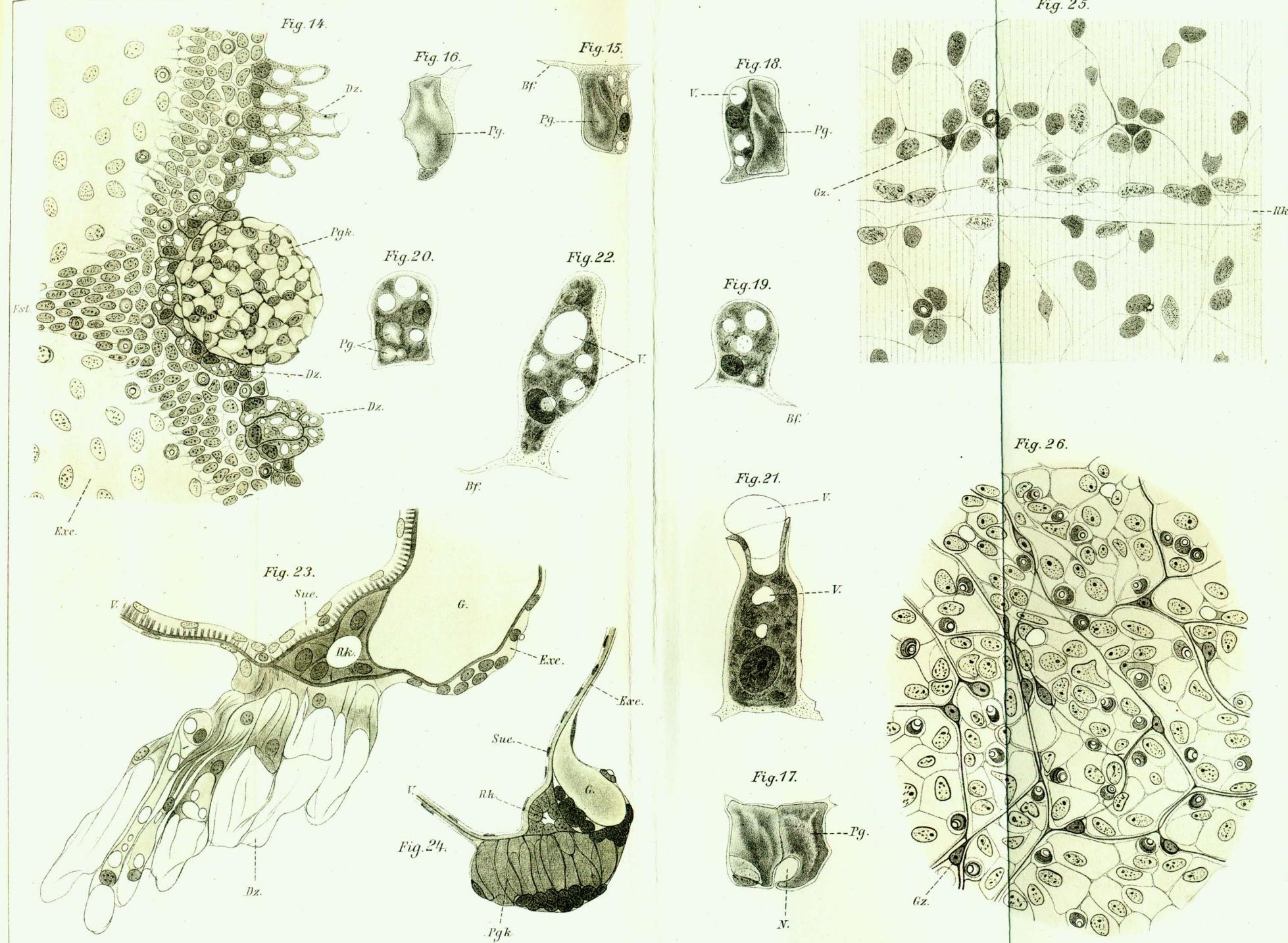


Fig. 27.



Fig. 28.

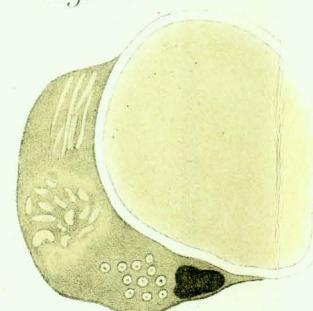


Fig. 29.

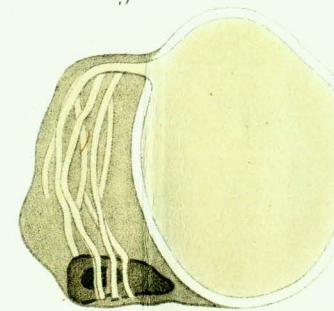


Fig. 32.

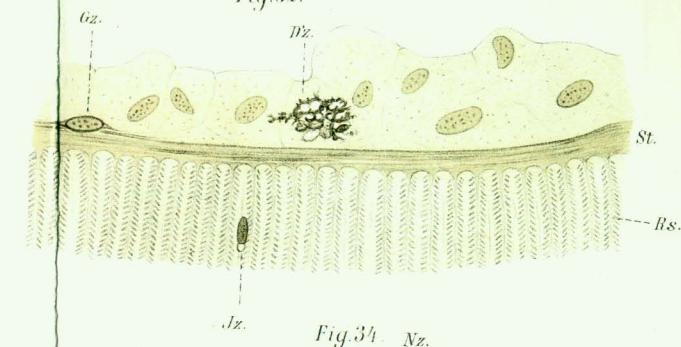


Fig. 30.

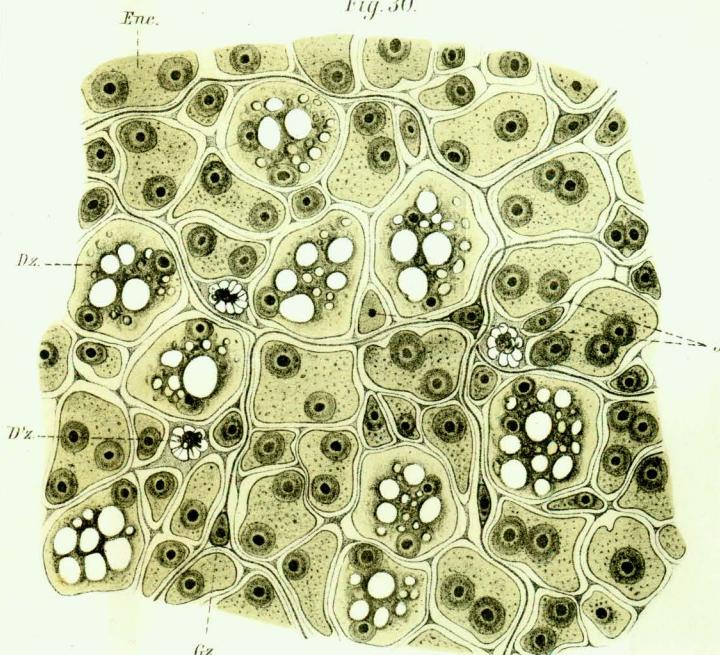


Fig. 33.

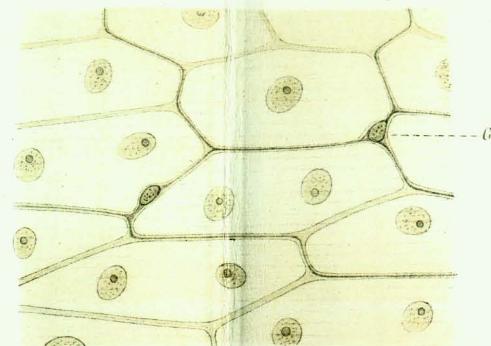


Fig. 34. Nz.

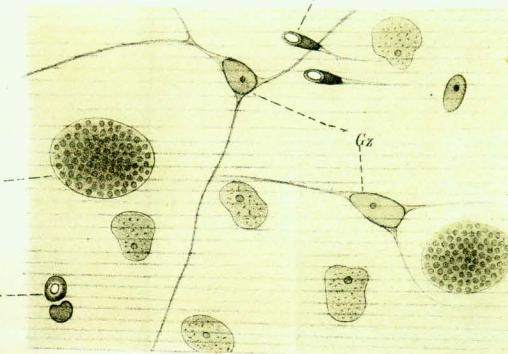


Fig. 31.

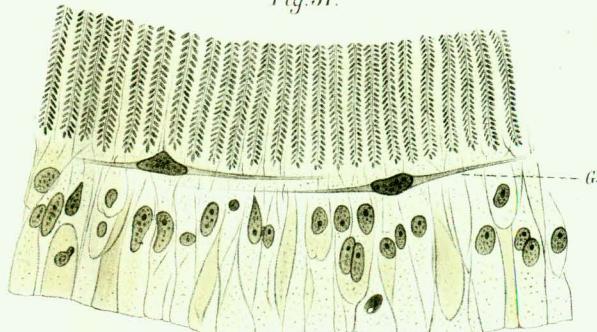


Fig. 35.

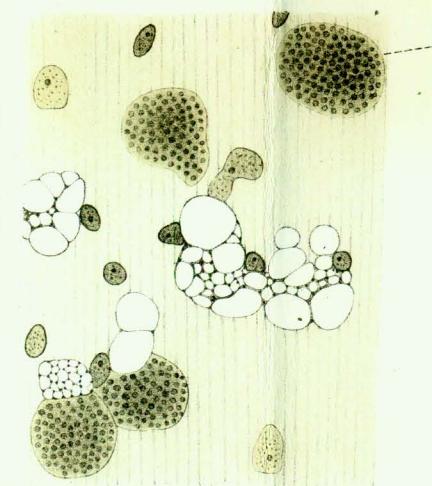
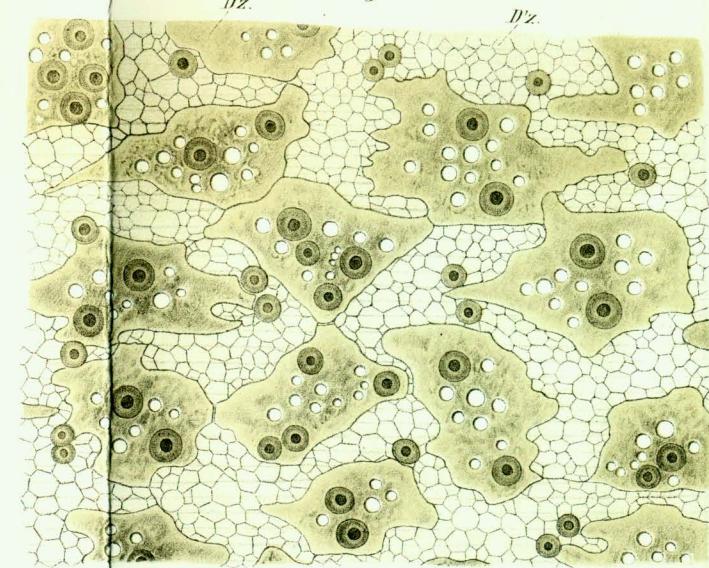


Fig. 36.



Nz. Fig. 40.

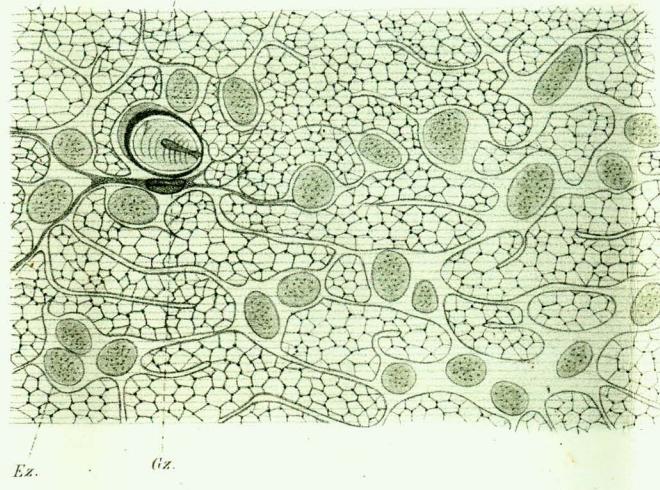
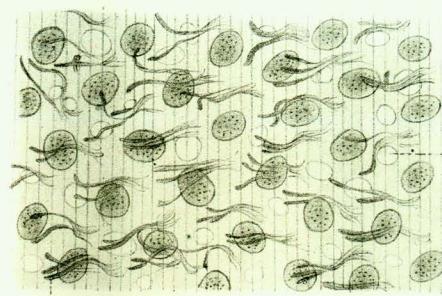


Fig. 38.



Fl.

Fig. 39. L.

Pg.

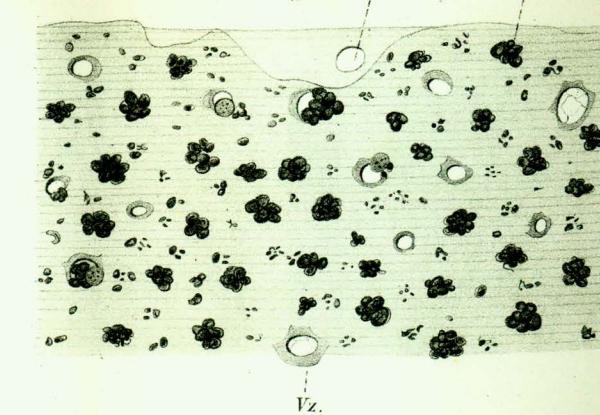


Fig. 44.



Fig. 45. ph.

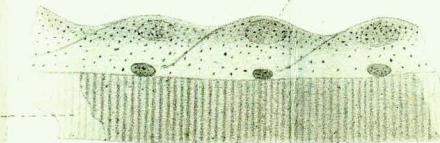
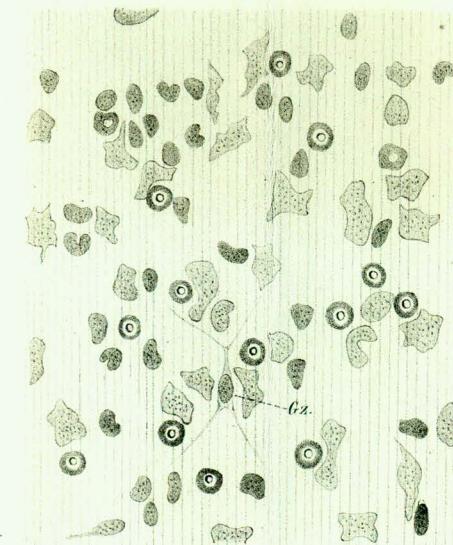


Fig. 37.



Bgz.

Fig. 41.

Dz.

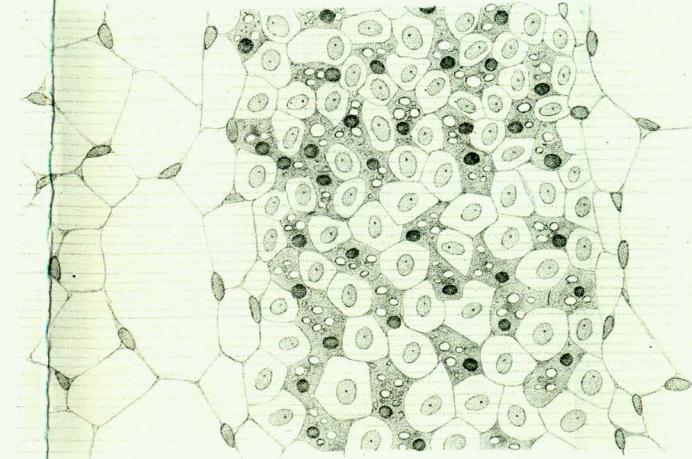
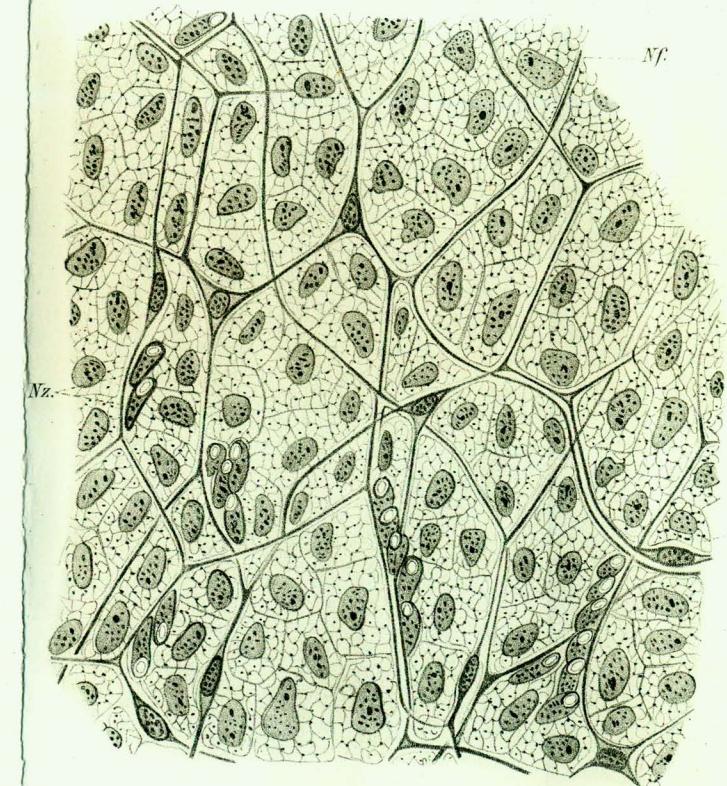


Fig. 42.



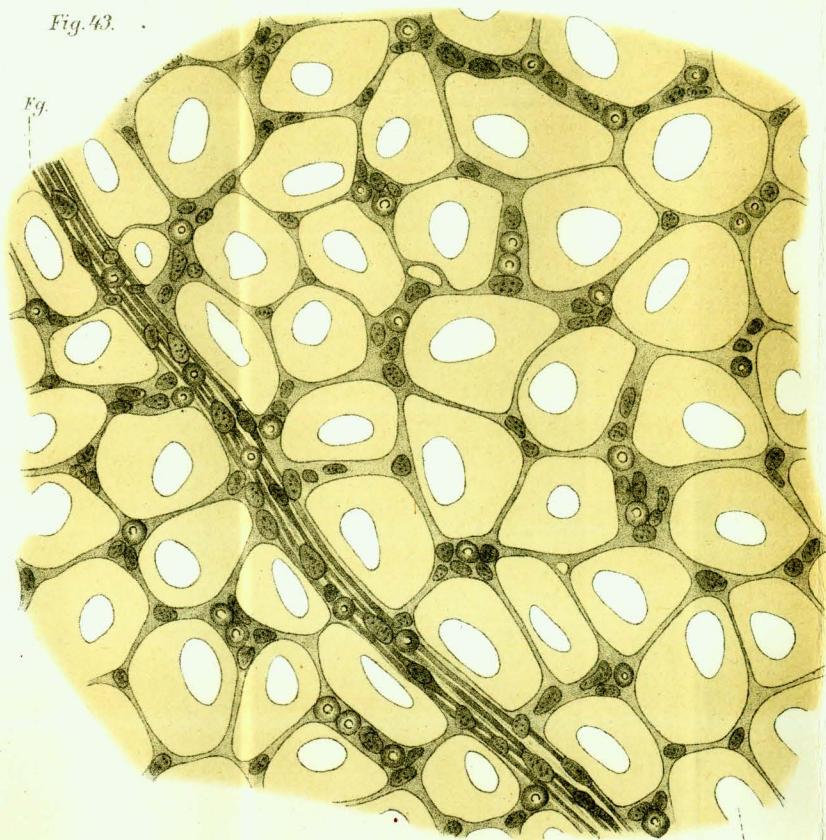


Fig. 43.

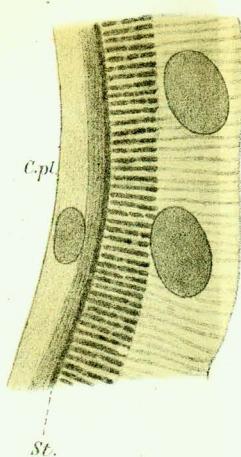


Fig. 49.

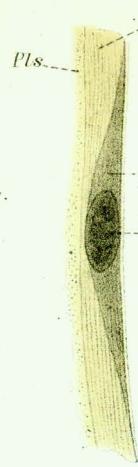


Fig. 50.

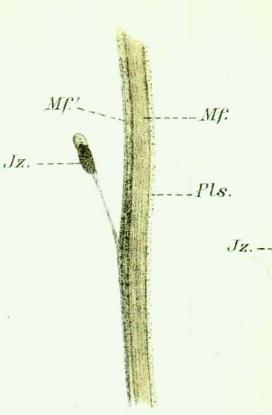


Fig. 48.



Fig. 58.

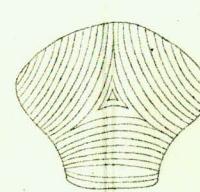


Fig. 52.

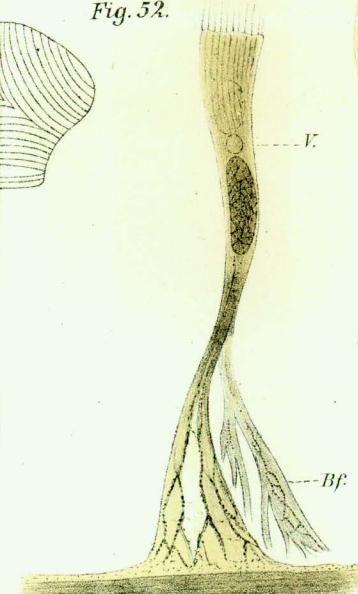


Fig. 57.

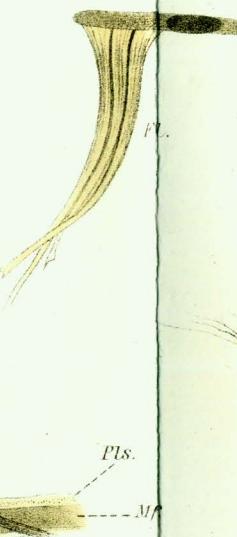


Fig. 54.

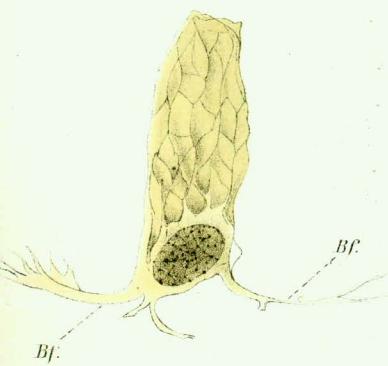


Fig. 55.

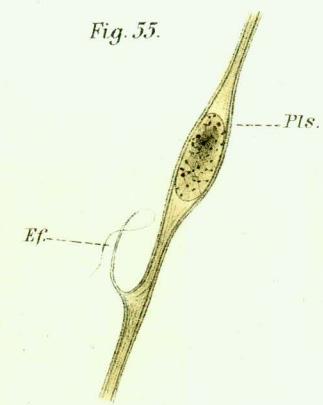


Fig. 56.

