

# Die Nesselzellen.

Von

**Dr. Albert Jacobsohn.**

Hierzu Tafel I und II und 3 Figuren im Text.

---

## Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Absicht begonnen, die Nesselzellen von *Microstomum lineare* einer näheren Untersuchung zu unterziehen. Da ich indessen in der Literatur der letzten Jahre die Ansicht ausgesprochen fand, daß die Nesselzellen der erwähnten *Turbellaria* von gefressenen Hydren stammen — eine Ansicht, die ich durch meine Untersuchung im vollen Umfange bestätigen konnte — andererseits unsere Kenntnisse über die Nesselzellen im allgemeinen noch nicht genügend geklärt erschienen, um die Einzelheiten dieser eigentümlichen Übertragung zu untersuchen, beschränkte ich mich zunächst auf einige allgemeine Fragen der Nesselzellularforschung, indem ich mich bemühte, einmal festzustellen, welche Probleme als gelöst zu betrachten sind, und welche noch neuerer Untersuchung bedürfen. Außerdem suchte ich die früheren Angaben durch einige Beiträge zu ergänzen.

Als Untersuchungsobjekte dienten mir *Hydra vulgaris* (grisea) und *oligaetis* (fusca); ebenso wurde auch *Microstomum lineare* zur Deutung einiger Fragen herangezogen. Da bereits 80 Jahre seit der Entdeckung der Nesselzellen verflossen sind, erschien es mir angezeigt, die Arbeit mit einer umfassenden historischen Darstellung der Nesselzellularforschung zu beginnen.

## Methode.

Um die Nesselzellen zu untersuchen, hat man sich von jeher im besonderen Maße der Mazerationsmethode bedient, die noch heute als bestes Mittel angesehen wird, in die Kenntnis des näheren Baues der Nesselorgane einzudringen. Ich habe vielfach versucht, mit Hilfe dieser Methode neue Resultate zu gewinnen, jedoch ohne den gewünschten Erfolg. Vor allem bot diese Art der Behandlung keine sicheren Resultate, da durch die Trennung der Zwischensubstanzen auch gewisse feine Strukturen der Nesselzellen selbst verändert wurden. Als Ersatz für diese Methode wandte ich folgendes Verfahren an, dem ich den größten Teil meiner Resultate verdanke. Ich brachte eine lebende *Hydra* auf einen Objektträger mit einem Tropfen Wasser und bedeckte sie mit einem Deckglase. Den Druck, den das Deckglas auf das Objekt ausübte, konnte ich dann durch Absaugen des Wassers nach Belieben ändern. Ich konnte soviel Wasser hinzufügen, daß dieses jeden Druck von dem Körper des Tieres fernhielt, ich konnte einen Teil des Wassers absaugen, so daß auf den Körper des Tieres ein Druck

ausgeübt wurde, während die Tentakeln frei beweglich blieben, und ich konnte schließlich den Druck des Deckglases soweit steigern, daß auch die Tentakeln in ihrer Lage festgeklemmt wurden, ohne daß eine Beschädigung der seitlichen Nesselzellstrukturen eintrat. Durch diese Behandlungsweise konnte ich die Tiere teils lebend beobachten, teils in einem Stadium fixieren, in dem einzelne Zellen sich bereits aus dem Verband gelöst hatten, während andere noch den Zusammenhang bewahrten. Dieses letztere trat nämlich ein, sobald der Druck des Deckglases auf das Objekt längere Zeit andauerte. Die Fixierung wurde in der Weise ausgeführt, daß ein Tropfen Osmiumsäure neben das Objektgläschen gebracht wurde, die schnell in das unter dem Deckglase befindliche Wasser hineindiffundierte. Nachträglich färbte ich das Objekt mit Methylenblau ebenfalls unter dem Deckglase, indem ich vermittelst Fliesspapier den Farbstoff durch die unter dem Deckglase befindliche Flüssigkeit hindurchsog und mit Wasser nachspülte. Vielfach wandte ich auch vor der Untersuchung Färbung des lebenden Tieres mit Methylenblau an. In allen Fällen fand die Untersuchung an frischen, nicht entwässerten Exemplaren statt. Neben dieser Methode mußte namentlich zur Feststellung der Lage der Nesselzellen im Verhältnis zu den anderen Elementen des Tierkörpers die Schnittmethode angewandt werden. In diesem Falle fixierte ich die Tiere nach einem Rezept, das Hadzi in seiner Arbeit über das Nervensystem von Hydra gibt, mit einem Gemenge von konzentrierter Sublimatlösung und 2% Essigsäure (100:7). Die entwässerten Schnitte färbte ich dann nach der modifizierten van Gieson-Färbung (Eosin etwa  $\frac{1}{2}$  St. Wasserblau — Pikrinsäure etwa 1 St.), die mir ausgezeichnete Resultate lieferte, besonders insofern, als die Nesselzellen in typischer Weise hervortraten. Auch Totalpräparate boten mir zum Studium der Lageverhältnisse gute Dienste. In diesem Fall färbte ich die mit Osmiumsäure fixierten Präparate teils mit Methylenblau, teils mit einer Mischung von Wasserblau und Orcein. Leider hatte die Silbermethode zur Darstellung der Zellgrenzen, die mir Herr Geh. Rat F. E. Schulze freundlichst empfahl, keinen Erfolg, da am Hydrakörper zuviel Rillen und Einsenkungen vorhanden sind, in die sich das Silber niederschlug.

Bevor ich zum eigentlichen Thema meiner Arbeit schreite, sei es mir vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Regierungsrat Professor Dr. F. E. Schulze für die Förderung meiner Arbeit durch die Mittel des Zoologischen Institutes, besonders aber für das liebenswürdige Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegenbrachte, sowie Herrn Professor Dr. P. Degener für die freundlichen Ratschläge und die Anregung zu dieser Arbeit meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

## I. Geschichte der Nesselzellforschung.

### 1. Die Nesselkapseln.

Die Nesselkapseln sind seit dem Jahre 1835 bekannt, und zwar stammen aus diesem Jahre bereits drei Arbeiten, in denen auf diese interessanten Gebilde hingewiesen wird. Zunächst machte Ehrenberg in einem Aufsatz über Hydra darauf aufmerksam, daß die Würzchen auf den Fangarmen der Hydren, die ja schon längere Zeit bekannt waren, kleine Fädchen enthielten, die hervorgeschnellt werden könnten und an ihrem Ende einen kleinen Knoten besäßen. Er deutete diese Fädchen schon richtig als Fangorgane und gibt im nächsten Jahre eine Zeichnung, aus der hervorgeht, wie er sich den Bau dieser Fangorgane dachte. Er hatte bereits erkannt, daß die Fädchen im Ruhezustande in kleine Bläschen eingeschlossen seien, die er Muskelscheiden nennt, gibt jedoch fälschlich an, daß sich am Ende dieser Fäden ebenfalls Bläschen befänden, und kurz vorher der Faden mit Stacheln besetzt sei. Wahrscheinlich haben Kapseln, die aus dem Zellverbände ausgestoßen waren, und ihr Fadenende dem Fangarme zugekehrt hatten, zu diesem Irrtum Veranlassung gegeben.

Nicht ganz so glücklich in seiner Deutung der neuentdeckten Gebilde war R. Wagner, der die kleinen Fädchen ebenfalls im Jahre 1835 bei A. tinien bemerkt hatte. Er hielt sie anfangs für Spermatozoen und beschrieb sie auch als solche in einem Aufsatz über Medusen.

Die dritte Arbeit über diesen Gegenstand aus dem Jahre 1835, in der die Nesselkapseln bereits näher beschrieben werden, stammt von August Joseph Corda. In seiner Anatomie der *Hydra fusca* gibt dieser Autor etwa folgende Beschreibung der Nesselorgane: In den Warzen, mit welchen die Tentakeln der Hydra besetzt sind, findet man Tastorgane. Diese bestehen aus zarten Säckchen, die den Warzen eingesenkt sind und enthalten in ihrem Innern ein anderes Säckchen mit dickeren Wänden, das wiederum eine Höhlung enthält. An der Spitze dieser Säckchen befindet sich ein Härchen. Ausser diesen Tastorganen findet Corda in der Mitte der Warzen ein größeres Säckchen, das er als Greiforgan deutet. Auch dieses Säckchen enthält nach seiner Beschreibung einen kleineren Beutel, auf dessen Grunde sich ein tellerförmiger Körper befindet. Dieser Körper ist mit einer Membran überspannt, auf der ein eiförmiges Gebilde ruht, das in einen Pfeil ausläuft und mit der Spitze aus dem ganzen Gebilde hervorragt. Wenn sich die Membran einsenkt, so sinkt auch die Spitze des Pfeils zurück; beim Anspannen der Membran wird der Pfeil wieder hervorgestoßen. Corda spricht die Vermutung aus, daß das Bläschen wahrscheinlich Gift enthielte und

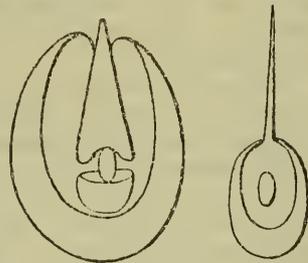


Fig. 1.

so nicht nur zum Ergreifen, sondern auch zum Töten der Beute diene. (Fig. 1).

So hatte man die Nesselkapseln, was ihre Grundbedeutung anbelangt, gleich zu Anfang richtig erkannt, und auch Wagner bemerkte seinen Irrthum, als er im Jahre 1839 bei Medusen Gebilde fand, die denen, die er bei den Actinien als Samenfäden geschildert hatte, ziemlich glichen. Da er mittlerweile auch von der Entdeckung Ehrenbergs Kenntnis erhalten hatte, nahm er keinen Anstand, die bei Actinien, Medusen und Polypen entdeckten Organe als analoge Gebilde zu erklären und nannte sie Nesselkapseln, indem er ihnen das schon lange bekannte Nesseln der Medusen zuschrieb.

Die erste nähere Beschreibung dieser Nesselkapseln gab dann Erdl. Er untersuchte die Fangarme von *Veretillum cynomorium*, *Actinia mesembryanthemum* (*equina*), *Alcyonium* und *Hydra viridis*. Dabei fand er, daß es mehrere Arten von Nesselkapseln gibt. Bei den ersten drei Cnidarien beschreibt er besonders eine längliche und eine runde Form, die beide in einen langen Faden endigen, der im Ruhezustande korkzieherartig eingerollt ist. Bei *Hydra viridis* schildert er drei verschiedene Nesselkapseln; eine ovale Form mit einfachem Faden, eine rundliche Form, deren Faden an der Austrittsstelle aus dem Bläschen mit drei Stacheln besetzt sei, und drittens das bereits von Corda geschilderte Greiforgan.

In der folgenden Zeit wurden nun die Nesselkapseln auch bei den übrigen Cnidariern festgestellt. So fand sie Quatrefages bei seiner Untersuchung der Edwarsien. Ebenso beschreibt der genannte Forscher in seiner Arbeit über *Eleutheria* das von Corda erwähnte Greiforgan, an dem er sogar Muskeln festgestellt haben will.

Doyère war es, der im Jahre 1842 diesem phantastischen Greiforgan den Garaus machte, indem er nachwies, daß dasselbe nichts anderes als die von Ehrenberg geschilderte Nesselkapsel im Ruhezustande sei, die man sich nach Art eines Handschuhfingers eingestülpt denken müsse.

Dujardin widmete im Jahre 1845 den Nesselkapseln eine Besprechung in seinem Aufsatz „Développement des Méduses“, die besonders dadurch interessant ist, daß dieser Forscher die eigentliche physiologische Bedeutung dieser Organe nicht im Ergreifen der Beute sieht, sondern ihnen eine ähnliche Bedeutung wie den Haaren, Federn und Schuppen der höheren Tiere zuschreibt. Trotzdem schildert er die Nesselorgane ganz richtig als Kapseln mit eingestülptem und eingerolltem Faden, der wahrscheinlich, wenn die Kapseln reif geworden seien, infolge Endosmose der Flüssigkeit im Innern ausgestülpt werde. Übrigens wurde später im Jahre 1851 von Hollard ebenfalls betont, daß die Nesselorgane wahrscheinlich nur beiläufig Greiforgane seien und der Hauptsache nach drüsige Funktion besäßen.

Indessen wurde von der Mehrzahl der Forscher die Bedeutung der Nesselkapseln als Greif- und Giftorgane anerkannt, und in diesem Sinne wurden sie dann auch von Th. von Siebold in seiner vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere und von Frey in seiner

Abhandlung über die Bedeckungen der wirbellosen Tiere beschrieben. Siebold war der erste, der betonte, daß die Nesselkapseln nur einmal benutzt werden könnten; aus Frey's Abhandlung ist besonders hervorzuheben, daß er zum ersten Male auf die Entwicklung der Nesselkapsel eingeht. Er denkt sie sich aus einem Zellkern entstanden, dessen einer Pol sich eingestülpt hat. Am Grunde der Einstülpung solle sich dann der Nesselfaden als Fortsatz in spiralförmiger Form durch Verschmelzung von Elementarkörnchen entwickeln. Einige Jahre später (1853) beobachtete R. Leuckart die Bildung der Nesselkapseln. Er schreibt darüber: „Die ersten Rudimente derselben sind helle, aber gleich anfangs ziemlich scharf begrenzte Körner oder Stäbchen, die durch fortdauerndes Wachstum allmählich ihre spätere Größe und Bildung annehmen.“

In den folgenden 15 Jahren wurden dann die Nesselkapseln der einzelnen Tierarten näher beschrieben. So wurden die Nesselkapseln der Siphonophoren in den Jahren 1853 und 1854 von Kölliker, Gegenbaur, Vogt und Leuckart geschildert, denen später im Jahre 1860 eine Beschreibung der Nesselkapseln von *Algama minimum* von Gräffe folgte. Ebenso widmete Leydig im Jahre 1859 in seinem Aufsatz „Einige Bemerkungen über den Bau der Hydren“ den Nesselkapseln von „*Hydra aurantica*“ eine nähere Besprechung. Was die Nesselkapseln der Anthozoen anbelangt, so wurden diese im Jahre 1854 von Jules Haime bei *Cerianthus membranaceus* untersucht und im Jahre 1860 von Gosse bei anderen Anthozoen beschrieben.

Die erste zusammenhängende Darstellung über die Nesselkapseln im allgemeinen gibt dann Möbius im Jahre 1866, der als Untersuchungsobjekt besonders Mesenterialschnüre von *Caryophyllaea Smithii* verwandte. (Über den Bau, den Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln einiger Polypen und Quallen). Er unterscheidet an der Nesselkapsel Axenkörper und Kapseln. Der Axenkörper besteht aus drei ineinander stehenden Röhren. (Fig. 2). Die äußerste dieser Röhren setzt sich direkt an das eingestülpte Ende der Kapsel an, führt nach unten und geht nach abermaliger Einstülpung in die mittlere Röhre über; diese stülpt sich ihrerseits wiederum am oberen Ende ein und setzt sich in die innere Röhre fort, um dann in die gewundene Abteilung des Schlauches überzugehen. Die Kapsel wird von einer Kapselwand gebildet, die sich scharf von der Umgebung absondert; sie enthält eine wasserhelle Flüssigkeit und den Axenkörper. Der ausgestülpte Schlauch, der direkt die Fortsetzung der Kapselwand bildet, ist an seinem Anfangsteil etwas verengt, wird aber gleich darauf weiter und trägt lange, abstehende Haare, die in drei rechts gewundenen Spiralen den Faden umgeben; am oberen Ende stehen die Haarspiralen viel entfernter von einander; auch nehmen die Härchen allmählich an Größe ab. Ebenso ist bei der von ihm untersuchten *Hydra vulgaris* der sogenannte Axenkörper mit Spiral-

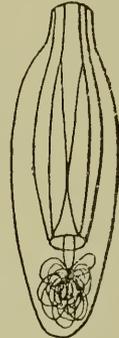


Fig. 2.

touren von Härchen besetzt, von denen allerdings nur die drei Haare, die am Beginn jeder Spiraltour stehen, eine stärkere Ausbildung erfahren. Nach Möbius sollen nun diese Härchen im Verein mit der verengenden Elastizität der Kapselwand den Schlauch ausstülpfen. Die Haare, die besonders an der mittleren der vorhin beschriebenen ineinander gestülpten Röhren ausgebildet sind, drücken infolge ihres Bestrebens, sich senkrecht zur Axe des Fadens zu stellen, gegen die Wand der äußeren Röhre. Infolgedessen sucht sich der ganze Körper innerhalb der Kapsel auszudehnen und übt einen Druck auf die Flüssigkeit im Innern aus. Ebenso wird durch die verengende Elastizität der Kapselwand ein Druck auf die Flüssigkeit ausgeübt. Das durch die beiden Faktoren bedingte Zusammenpressen der Flüssigkeit nimmt, da die Härchen wachsen, immer mehr zu, bis es schließlich einen so hohen Grad erreicht, daß ein geringer Anlaß genügt, um den Schlauch auszustülpfen. Diesen Anlaß sieht Möbius in der Kontraktion des umgebenden Gewebes gegeben, die somit die eigentliche Ursache der Ausstülpung ist.

Alsdann beschreibt Möbius die Entwicklung der Nesselkapseln. Er läßt sie aus kugeligen, eiförmigen Zellen mit körnigem Inhalt entstehen. Zuerst bildet sich in der Zelle eine Verdichtung in Form einer Krümmung parallel zur Oberfläche; hieraus wächst dann allmählich die Kapsel hervor, während der körnige Inhalt verbraucht wird. Etwas später legen sich Schlauch und Axenkörper im Innern der Kapsel an. Die Wirkung der Nesselkapseln besteht nach Möbius nicht in dem Eindringen des Schlauches in den Körper des Beutetieres; vielmehr wirkt nach ihm der Nesselschlauch durch seine Adhäsion, die durch die feinen Härchen begünstigt wird, und es so ermöglicht, das Beutetier festzuhalten. Das Nesseln wird durch die chemische Wirkung der Kapselflüssigkeit hervorgebracht, mit der nach seiner Meinung das Äußere des ausgestülpten Nesselschlauches benetzt ist, da im Innern der Kapsel auch die Höhlungen des Schlauches mit der Flüssigkeit angefüllt sind.

Weiter Fortschritte der Nesselkapselforschung brachte eine Arbeit von Allman, die im Jahre 1871 erschien. (A Monograph of Gymnoblasic Hydroids or Tubularien Hydroids). Interessant an dieser Arbeit ist die Tatsache, daß Allman bei *Coryne pusilla* zwei Arten von Nesselkapseln schildert, die beide aus einer äußeren vollkommenen Kapsel bestehen, an die sich im Innern eine feine Membran anlegt, eine Beobachtung, die später auch an anderen Nesselkapseln gemacht wurde. Auch über die Ausstülpung der Kapseln hat Allman Beobachtungen angestellt. Nach seiner Ansicht wird dieselbe, die in zwei Phasen vor sich geht, durch die innere Flüssigkeit bewirkt, die bei der Entladung Wasser in sich hineinsaugt.

**Die Nesselzellen.**

## a) Die Entdeckung der Cnidoblasten.

Im Jahre 1872 erschien die Arbeit über *Cordylophora lacustris* von F. E. Schulze, die einen Wendepunkt für die Nesselzellforschung bedeutet. Es ist das Verdienst dieses Forschers, die Frage über die Lage der Nesselkapseln zum umgebendem Ektoderm zum ersten Mal in Angriff genommen und dabei auf die Wichtigkeit der die Nesselkapsel umgebenden Zelle hingewiesen zu haben. Wie er ausführt, scheint es zunächst so, als wenn gewöhnlich mehrere Nesselkapseln in einer Ektodermzelle eingeschlossen sind. Wenn man indessen die einzelnen Nesselkapseln näher betrachtet, so findet man sie alle von einer Plasmanschicht umschlossen, die in eine feine Spitze ausläuft. Diese Spitze ragt bei den reifen Nesselkapseln aus dem Ektoderm hervor und scheint für die Nesselkapseln von nicht unwesentlicher Bedeutung zu sein. Obwohl frühere Autoren, wie Allman, Corda, Ehrenberg, Leydig, diese haarförmigen Spitzen erwähnen, so war F. E. Schulze doch der erste, der ihre große Bedeutung erkannte und sie daher einer näheren Untersuchung unterzog. Er kam dabei zu dem Resultat, daß die Plasmanschicht, die die Nesselkapsel umgibt, den eigentlichen Zelleib der Nesselzelle bildet und sich in die erwähnte Spitze fortsetzt. F. E. Schulze geht dann zur Funktion dieser haarförmigen Fortsetzungen über und setzt auseinander, daß man denselben beim Entladungsvorgang eine wichtige Rolle zuschreiben müsse.

Dujardin hatte ja die Entladung durch endosmotisches Aufquellen der in der Nesselkapsel enthaltenen Substanz durch von außen eingedrungenes Wasser erklärt, ebenso hatte Gosse die Ausdehnung dieser Substanz als Grund für die Entladung angegeben. Spätere Forscher wie Frey und Gegenbaur hatten einen von außen auf die Kapsel wirkenden Druck als die bewegende Ursache angenommen. Möbius wiederum hatte die centripetale Elastizität als Haupttriebkraft bezeichnet, zu welcher der von außen wirkende Druck nur unterstützend hinzutrete. Der erste Anstoß zur Entladung sollte allerdings von diesem äußeren Druck bei den Kontraktionen des ganzen Körperteiles ausgehen. Schließlich war Allman zu der schon vorher von Dujardin vertretenen Quellungstheorie zurückgekehrt. F. E. Schulze wies nun darauf hin, daß der eigentliche Anstoß zum Auswerfen des Nesselfadens von dem erwähnten Härchen ausgehen müsse. Allerdings läßt er es dahingestellt sein, ob dieses Härchen direkt als Sinnesorgan wirke, ein Gedanke, der nicht ganz von der Hand zu weisen sei, für den indessen ein strengerer Beweis fehle.

In derselben Arbeit nahm F. E. Schulze auch zu einer grundlegenden Frage über die Entwicklung der Nesselzellen Stellung. Schon vorher hatte Eimer behauptet, daß die Nesselzellen aus dem Zellkern entstehen. Kleinenberg ließ dieselben dagegen (in einer Arbeit über *Hydra* aus dem Jahre 1872) in Zellen des von ihm benannten interstitiellen Gewebes seitlich vom Kern entstehen. Später verschwindet

dann nach seinen Angaben der Kern der Bildungszelle. F. E. Schulze stellte im Gegensatz zu diesen Forschern fest, daß jede Nesselkapsel in einer Zelle liegt, deren Kern häufig unter oder neben der Kapsel dieser direkt eng anliegt. In seiner Arbeit über *Syncoryne Sarsii*, die kurze Zeit nach seiner Arbeit über *Cordylophora lacustris* erschien, hat F. E. Schulze dann die erwähnten Härchen, denen er den Namen Cnidocil beigelegt hatte, genauer beschrieben. Er gibt an, daß die Cnidocile nicht nur aus einer zur Spitze ausgezogenen protoplasmatischen Masse bestehen, sondern in ihrem Innern noch drei fadenförmige Gebilde tragen, die sich an der Nesselkapsel entlang nach unten ziehen. Von diesen sind die beiden seitlichen etwas kürzer als der mittlere, der direkt in die Spitze ausläuft.

Im Jahre 1872 stellte Eimer die Behauptung auf, daß bei gewissen Spongien Nesselkapseln teils unregelmäßig durch das Parenchym zerstreut, teils nur in gewissen das Schwammgewebe durchsetzenden Röhren vorkommen sollten. Kurz darauf teilte er mit, daß in den Schwämmen als integrierende Teile des Schwammkörpers hydroidpolypenähnliche Gebilde vorkommen, die er als „polypoide Ernährungs- und Fangtiere“ der Schwämme auffaßte. Bald darauf berichtete Carter von dem Vorkommen „parasitischer Polypen“ in einer verästelten röhrenförmigen Reniera; er war der Ansicht, daß Eimer durch diese oder ähnliche parasitäre Polypen getäuscht worden sei und sich dadurch zu seiner Behauptung von dem Vorkommen der Nesselkapseln in Spongien habe verleiten lassen. Einige Jahre später fand auch G. J. Allman zahlreiche Hydrozoen in der Substanz einiger Hornschwammkrusten eingebettet.

F. E. Schulze unterzog diese Verhältnisse einer eingehenden Untersuchung und stellte fest, daß Nesselkapseln als integrierende Bestandteile des Schwammkörpers in Schwämmen nicht vorkommen. Hinsichtlich der Frage über das Vorkommen polypenähnlicher Bildungen in Schwämmen beschrieb er ein in Spongien wohnendes Hydrozoon, dem er den Namen *Spongiicola fisturalis* beilegte, und gab der Meinung Ausdruck, daß dieses Tier, mit den von Eimer und Carter beschriebenen Individuen identisch sein könne; bei Allman habe dies allerdings weniger Wahrscheinlichkeit für sich, da dessen Beschreibung von seinem Befunde abweiche.

#### b) Der Stiel der Nesselzellen.

Das Interesse der Forscher wandte sich jetzt immer mehr den Bildungszellen zu. Daß die umgebende Zelle für die Nesselkapsel von besonderer Bedeutung sei, hatte ja F. E. Schulze schon hervorgehoben. Ebenso hatte dieser Forscher zuerst in einer schönen Abbildung dargestellt, daß die Bildungszelle in einen dünnen, mehr oder minder langen Strang ausläuft. Über diesen Stiel äußerten die Gebrüder Hertwig in ihrer Abhandlung über „Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen“ als erste eine bestimmte Ansicht. Sie erklärten nämlich diese Gebilde für Nervenläufer. Claus (*Halistemma terge-*

stintum 1878 Wien) hielt dieselben dagegen lediglich für Stützelemente, die die Anheftung der Nesselzellen an die Stützmembran vermittelten, eine Ansicht, die er später dahin umänderte, daß er den Stiel für muskulös erklärte. Ciamician beschreibt dann in seiner Arbeit „Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum“ den Stiel folgendermaßen: „Die Cnidoblasten stehen im Zusammenhang mit den Fasern der Muskelschicht. Die Cnidoblasten endigen nämlich durch feine protoplasmatische Ausläufer, die in einer den Muskelsträngen aufliegenden Faserschicht zusammenlaufen. Bei den jungen noch tiefliegenden Cnidoblasten sind diese Stiele ziemlich dick und kurz; sie verdünnen sich aber und verlängern sich in dem Maße, als die Nesselkapselmutterzellen reifer werden und gegen die Oberfläche rücken.“ Er stimmt mit Claus darin überein, daß die Fortsätze muskulöser Natur sind, „da unsere fadenförmigen Ausläufer im selben Verhältnisse zu den ektodermalen Cnidoblasten stehen, wie die Muskelfasern zu ihren ektodermalen Bildungszellen.“ Auch Chun hielt den Ausläufer der Cnidoblasten für muskulös. Bei Apolemia will er das Herantreten des Stieles an eine kontraktile Faser gesehen haben, und bei Physalia hat er sogar bemerkt, daß die Stiele deutlich quergestreift sind. Er behauptet, daß zwischen dem Stiel und den Muskeln eine direkte Verbindung besteht, und glaubt diese Tatsache für eine Erklärung der Entladung der Kapseln verwerten zu können, die von den Muskeln ausgehen soll.

Jedoch erkannten nicht alle Forscher die muskulöse Natur des Stieles an. So kehrte z. B. Hamann, der seine Untersuchungen an den Nesselzellen der Hydroiden anstellte, zu der alten Auffassung von Claus zurück und schrieb dem Stiel lediglich eine Funktion als Stützfaser zu. Jickeli dagegen, der ebenfalls Hydroiden als Untersuchungsobjekte benutzte, hielt den Stiel, der sich nach seiner Beschreibung in 2—7 Fasern zerspalte, wiederum für muskulös. Er hob indessen hervor, daß die Nesselkapsel Fasern nicht etwa in die Längsmuskelfasern übergehen, da beide verschiedene Struktur besitzen. Außerdem wies er darauf hin, daß die ganze Nesselzelle von einem Netz feiner Muskelfasern umgeben sei, wie ja auch Chun schon vor ihm erwähnte. Besondere Beachtung verdient auch, daß er außer dem Stiel noch andere feinere Ausläufer fand, die er als Verbindungen mit den Ganglienzellen deutete. Auch Korotneff schloß sich der Ansicht an, daß der Stiel der Cnidoblasten muskulöser Natur sei; dagegen stellte sich Lendenfeld auf die Seite Hamanns, indem er schrieb: „Der Hamann'sche Stiel ist eine Stütze und spielt während der Entladung keine aktive Rolle.“ Die Querstreifung des Stieles, die Chun entdeckt hatte, wurde von Bedot bestätigt (Untersuchungen an Velleliden). Außerdem beschreibt Bedot ein seltsames Gebilde am Ende des Stieles, das aus einer spindelförmigen Anschwellung besteht. Die Wände dieser Spindel sind durchsichtig und bestehen aus derselben Substanz wie der übrige Stiel. Das Innere füllt eine fein granulirte Substanz aus, die am oberen Ende einen kleinen leeren Raum freiläßt. Inmitten dieser Substanz bemerkt man einen Faden in regellosen Windungen;

er scheint durch den „leeren“ Raum in den Stiel hinaufzusteigen. Nach Bedots Meinung spielt dieser Apparat wahrscheinlich eine besondere Rolle bei der Kontraktion des Stieles. Bemerkenswert ist auch, daß Bedot eine Nesselkapselart beschreibt, die keinen Stiel besitzt.

Für die muskulöse Natur des Stieles trat auch K. C. Schneider ein (Histolog. v. *Hydra fusca*). Er bringt für diese Behauptung den Grund bei, daß die Wände des Stieles in ihrem optischen Verhalten mit den Muskelfasern der Epithelmuskelzellen übereinstimmen. Schneider schrieb dem Stiel eine besondere Rolle beim Auswerfen der Kapseln zu insofern, als dieser sich auf einen inneren oder äußeren Reiz hin verkürzen und so im Verein mit der Druckäußerung der Muskelhülle, die die Kapsel umgibt, den Faden und das Sekret nach außen befördern sollte. Hierzu könne vielleicht auch noch das den Kapselwandungen innewohnende Kontraktionsvermögen unterstützend hinzutreten.

An die von Chun entdeckte Querstreifung der Nesselzellen der Siphonophoren knüpft Murbach in seinen Bemerkungen über die Stiele der Nesselzellen an. Nach seinem Dafürhalten brauchen die Querstreifungen an den Stielen von Nesselorganen von *Physalia* und *Verella* nicht auf einer Querstreifung von Fasern zu beruhen, sondern sind auf Spiralgebilde zurückzuführen, die sich in den Stielen befinden. Murbach hält indessen an der Auffassung von der muskulösen Natur des Stieles fest.

### c) Das Cnidocil und seine Beziehung zur Entladung der Nesselkapseln.

Ein anderes Problem der Nesselzelloorschung, das in dieser Zeit die Forscher besonders beschäftigte, war die Gestaltung des Cnidocils. F. E. Schulze hatte ja schon darauf hingewiesen, daß das Cnidocil kein einfaches Härchen sei, sondern in seinem Innern drei fadenförmige Gebilde enthalte. Claus beschrieb dann in seiner bereits erwähnten Arbeit ein Cnidocil, das sich innerhalb eines festen Plasmaringes als längsgestreifter Zapfen erhebe und aus einer Anzahl starrer Cilien zusammengesetzt erscheine. Das Cnidocil steige hier außerhalb der Kapselumhüllung nach aufwärts. Bei den großen Nesselzellen von *Hydra grisea* trete das Cnidocil unten in die Kapselumhüllung hinein und verlaufe daselbst in einer geschlossenen Rinne, die es oben beim Austritt verlasse.

Auch Lendenfeld gab dann an, daß das Cnidocil aus mehreren parallelen Fäden zusammengesetzt sei; es steht nach ihm in einem Winkel von 45° zur Körperoberfläche. An seiner Basis befinden sich in allen großen Nesselzellen kleine kristallinische Sternchen, die nach Lendenfeld mit dem Entladungsvorgang im Zusammenhang stehen.

Seit F. E. Schulze hatte man ja dem Cnidocil eine besondere Rolle bei dem Entladungsvorgang zugeschrieben. So hatte Jickeli in seiner erwähnten Arbeit folgende Erklärung abgegeben: Das Cnidocil nimmt

den Reiz auf und gibt dadurch, daß es das umgebende Plasma zur Kontraktion anregt, die erste Veranlassung zur Sprengung der Kapseln. Während also F. E. Schulze die Frage, ob das Cnidocil durch Reizübertragung oder mechanisch wirke, offen gelassen hatte, entschied er sich für das erstere. Lendenfeld dagegen suchte die Entladung auf mechanische Weise zu erklären, indem er den Druck, der bei Berührung auf das Cnidocil ausgeübt wird, auf die erwähnten Sternchen übertragen ließ. Das Sternchen sollte dann mit einer oder mehreren seiner Spitzen gegen die dünne gespannte Haut der Nesselkapsel gepreßt werden, diese durchbohren und so eine Öffnung bilden, durch welche sich der Nesselfaden ausstülpt. Später änderte Lendenfeld indessen seine Ansicht und beschrieb den Entladungsvorgang auf folgende Weise: „Der Plasmamantel ist kontraktile und durch die Zusammenziehung desselben wird die oben offene Kapsel komprimiert und der Faden hervorgestülpt. Der Cnidoblast vermittelt die Entladung der Nesselkapsel in der Weise, daß irgend ein von außen auf die Spitze desselben wirkender Druck auf den Plasmamantel des Cnidoblasten übertragen wird und diesen zur Kontraktion veranlaßt. Es kann jedoch diese direkte Reflexaktion durch einen von dem Willen des Tieres abhängigen Nervenreiz verhindert werden in der Weise, daß, wenn dies das Tier will, auch dann keine Explosion der Nesselzelle erfolgt, wenn das Cnidocil berührt wird. Wir finden also hier schon dieselben Wechselbeziehungen zwischen Reflexaktion und Hemmung, welche bei höheren Tieren eine so wichtige Rolle spielen.“ Die Theorien, die Chun und Schneider zur Erklärung des Entladungsvorganges beibrachten, und die sich auf die Mitwirkung des Stieles bezogen, habe ich bereits erwähnt. Murbach schloss sich diesen Theorien an.

#### d) Die Entwicklung der Nesselzellen.

Es erübrigt sich nun noch, auf die Ansichten einzugehen, die in diesem Zeitabschnitt für die Entwicklung der Nesselzellen beigebracht wurden. Die früheren Beschreibungen hatten sich ja, wie bereits geschildert wurde, hauptsächlich darum gedreht, ob die Kapsel aus dem Kern der Bildungszelle oder aus dem Protoplasma entstehe. Nur Möbius hatte auch eine nähere Angabe über die Entwicklung des Schlauches und des Axenkörpers gemacht und angegeben, daß beide sich erst später im Innern der Kapsel anlegen. Dieser Ansicht trat nun Jickeli entgegen, indem er behauptete, daß sich der Faden zum Teil außerhalb der Kapsel anlege und nachträglich eingestülpt werde. Nussbaum (Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie, Hydra) schloß sich dieser Meinung an. Nach ihm sollte die nachträgliche Einstülpung des Schlauches in die Kapsel so zustande kommen, daß diese von dem darüberliegenden Gewebe gegen die Stützlamelle gedrückt wird. Bedot ließ dagegen (bei den Veelliden) den Nesselfaden wiederum intrakapsulär entstehen. Nach seiner Beschreibung wächst von einer beliebigen Stelle der Vakuole, die die erste Anlage der Nesselkapsel bildet, ein Protoplamazapfen (Nematoblast) in diese hinein. Der

Raum zwischen dem Zapfen und der Vakuole wird von einer hellen Masse erfüllt, aus der später die Kapsel durch Verdichtung entsteht, während sich der Schlauch im Innern des Nematoblasten anlegt. Auch nach der Beschreibung, die dann Schneider (Hydra 1890) von der Entwicklung der Nesselkapseln gab, entsteht der Faden innerhalb der Kapseln. Zwei Jahre später machte dieser Forscher jedoch erneute Untersuchungen über die Entwicklung der Nesselkapseln bei den Siphonophoren und kam dabei zu dem Resultat, daß die Anlage des Fadens doch extrakapsulär erfolgt. Wie er beobachtete, umgibt der Faden die Kapsel zuerst in unregelmäßigen Windungen; später wird er von der Kapsel abgestreift, und die Einstülpung geht in der Weise von statten, daß sich zuerst der dünnere Endteil des Fadens, später der Basalteil einstülpt. Schneider fand derartige Entwicklungsstadien hauptsächlich in Ektodermverdickungen am Grunde der Fangfäden und schloß daraus auf eine Wanderung der Nesselzellen von diesem „Entstehungsherde“ zu den Verbrauchsstätten.

Der Ansicht von der extrakapsulären Anlage des Fadens trat gleich darauf Chun entgegen, der als Untersuchungsobjekt ebenfalls Siphonophoren benutzte. Nach seiner Meinung entstehen die Nesselkapseln aus dem Protoplasmazapfen, dem Bedot den Namen Nematoblast beigelegt hatte. Jedoch soll nicht, wie Bedot es beschrieben hatte, aus dem den Nematoblasten umgebenden Plasma die Kapselwand entstehen, sondern beide, sowohl Kapselwand als auch Faden, nehmen ihren Ursprung aus dem Nematoblasten.

Während man, seitdem F. E. Schulze den Kern der Nesselzelle entdeckt hatte, angenommen hatte, daß sich die Nesselkapsel aus dem Plasma der Zelle bilde, behauptete dann Murbach in seiner Arbeit wieder die Bildung der Kapsel aus dem Kern. Die erste Anlage der Kapsel sollte sich im Kerne bilden, dann an die Peripherie desselben rücken und sich von ihm trennen. Dann sollte sich der Kapselkeim mit einem hellen Hof umgeben, der dadurch entstünde, daß das umgebende Plasma infolge des Wachstums des Kapselkeimes dünnflüssiger werde, und später daraus durch Verdichtung die äußere Kapselwand entstehen, während sich die innere Kapselwand aus dem Kapselkeim bilde. Die Anlage des Fadens erfolge extrakapsulär, und infolgedessen finde später eine Einstülpung des Fadens statt. Diese Einstülpung denkt sich Murbach dadurch hervorgerufen, daß im Innern der Kapsel ein „negativer Druck“ entsteht, indem dem Innern der Kapsel Flüssigkeit entzogen wird. Auch Murbach nimmt eine Wanderung der Nesselzellen von ihren Bildungs- zu ihren Verbrauchsstätten an. Er hat sogar eine aktive Wanderung der Nesselzellen beobachtet.

Den Abschluß dieses Zeitabschnittes bildet eine kleine Abhandlung von Grenacher, in der zwei Probleme der Nesselzelloorschung behandelt werden, die Frage, ob der Nesseladen in das Beutetier eindringe, und die Entladung der Nesselkapsel. Die erstere Frage beantwortet Grenacher dahin, daß er für das Eindringen des Fadens in das Beutetier eintritt. Besonders interessant aber ist seine Stellung zur Frage der Entladung der Nesselkapsel. Grenacher denkt sich die Nesselkapsel

von einer von dem Zelleib der Nesselzelle gebildeten Umhüllungs-  
membran umgeben, die in Falten gelegt ist und so dem Druck der  
Flüssigkeit im Innern entgegenwirkt. Ebenso findet sich über dem  
Deckel eine Membran, die dieselbe Gegenwirkung hervorbringt. Es  
kann daher, obwohl im Innern der Kapsel ein starker Druck herrscht,  
für gewöhnlich keine Entladung stattfinden. Diese erfolgt jedoch,  
sobald ein von dem Cnidocil aufgenommener Reiz eine Erschlaffung  
der Umhüllungsmembran herbeigeführt und der Deckel allein nicht  
mehr imstande ist, dem Druck Widerstand zu leisten.

## II. Die neueren Ergebnisse der Nesselzellforschung.

Von besonderer Bedeutung für die Nesselzell-Forschung ist die  
im Jahre 1896 erschienene Arbeit „Über den Bau, die Wirkungsweise  
und die Entwicklung der Nesselkapseln“ von N. Iwanzoff.

Iwanzoff unternimmt es zunächst, die Nesselzellen der einzelnen  
Cnidariengruppen zu besprechen, indem er auch auf die Ansichten  
seiner Vorgänger eingeht, und zieht dann daraus die theoretischen  
Schlüsse über die Natur der Nesselorgane. Zum Schluß faßt er die  
Resultate, die er auf diesem Wege gewonnen hat, etwa folgendermaßen  
zusammen. Die Nesselzellen sind eigentümlich veränderte Epithel-  
zellen, die in ihrem Innern die Nesselkapseln bilden. Diese letzteren  
bestehen aus zwei Wänden und dem Faden, der die Fortsetzung der  
äußeren Wand (nicht wie man bis dahin annahm der inneren) bildet.  
Auch enthält die Kapsel nicht, wie man bisher glaubte, eine Flüssigkeit,  
sondern eine gallertartige Masse, die im Wasser stark aufquillt. In  
dieser Aufquellung sieht Iwanzoff die Hauptursache für die Aus-  
stülpung des Fadens. Allerdings kann das Wasser nur hinzutreten,  
wenn der Deckel, der in den meisten Fällen als Differenzierung des  
umgebenden Plasmas die Kapsel bedeckt, abgeworfen und der Anfangs-  
teil des Fadens durch den Druck des umgebenden Gewebes ausgestülpt  
worden ist. Die Ansicht, daß die Entladung hauptsächlich durch den  
Druck einer inneren Flüssigkeit bedingt sei, glaubt er abweisen zu  
müssen, weil die Volumveränderung der Kapsel nach der Entladung  
zu unbedeutend sei. Ein Eindringen des Fadens in das Beutetier  
hält er für wahrscheinlich und schreibt den stachelförmigen Erhebungen,  
die den Faden in Spiralwindungen umgeben, eine wesentliche Rolle  
bei diesem Eindringen zu, da diese durch die schraubenartige Ab-  
wicklung des Fadens eine bohrende Wirkung ausüben können. Mus-  
kulöse Differenzierungen hat er weder in der umgebenden Zelle noch  
im Stiele bemerkt. Über die Entwicklung der Nesselkapseln kommt  
er zu folgendem Resultat. Die erste Anlage der Kapsel macht sich  
dadurch bemerkbar, daß im Kern eine kleine Vakuole entsteht, aus der  
sich die Kapsel bildet. Die Bildung des Fadens findet in der Weise  
statt, daß der Faden nach außen wächst, aber zugleich eine Einstülpung  
erfährt; später überwiegt das Wachstum den Einstülpungsprozeß,  
und man bemerkt, daß sich der Faden außerhalb der Kapsel in Spiral-  
windungen um diese legt. Nachdem das Wachstum des Fadens auf-

gehört hat, stülpt sich derselbe gänzlich nach innen in die Kapsel hinein. Eine Wanderung der Nesselzellen hält Iwanzoff für nicht erwiesen und wenig wahrscheinlich.

Der neuen Anschauung Iwanzoff's über den Zusammenhang von äußerer Kapselwandung und Schlauch, sowie seiner Ansicht über die Entwicklung der Nesselzellen trat im Jahre 1900 K. C. Schneider in seiner Arbeit über die Nesselzellen der Siphonophoren entgegen. Schneider faßt die Nesselzellen als Drüsenzellen auf. Er unterscheidet an der Nesselzelle (Cnidocyte) die Cnide von dem Cnidarium. Unter dem Cnidarium versteht er die innere Kapselwand, die sich in sich selbst einstülpt und sich in den Nesselfaden fortsetzt. Den Inhalt des Cnidariums hält er mit Iwanzoff für eine gelatinöse Masse, die durch Wasser stark aufquillt. Das Cnidarium ist von einer zweiten Wand der Sklera umgeben, die am Entladungspol eine ein wenig schräg gegen die Vorderseite geneigte Öffnung (Kapselmund) besitzt. Diese Öffnung wird von dem pyramidenartig gestalteten Deckel bedeckt, der an der einen Seite mit der Sklera verwachsen ist. Von der Spitze des Deckels geht ein zapfenartiger Fortsatz in das Innere der Kapsel (Verbindungsstrang), der den Deckel mit den Stiletten verbindet. Außerdem befindet sich unterhalb des Deckels ein leerer Raum (Vacuum), der oben von dem Deckel, seitlich von den Schlauchwänden und unten von einer „zarten geflügelten Ausbreitung des Verbindungsstranges“ begrenzt wird. Die Gesamtheit des soeben beschriebenen Gebildes (mit Schlauch und Nesselsekret) bezeichnet Schneider als Cnide. Die Cnide ist noch von einem Sarcmantel (Theka) umgeben, die mehrere Differenzierungen zeigt. Zunächst befindet sich oberhalb des Deckels die Entladungskappe, die von einer dünnen, längsgefalteten Membran begrenzt wird. Sie wird durch ein Septum in die enge Cnidocilröhre und das weitere Reservoir geteilt. Außerdem befinden sich am entgegengesetzten Ende Fortsätze der Theka (bei den früheren Autoren als Stiel bezeichnet), die nach Schneiders Meinung lediglich zur Befestigung der Cnidocyten dienen. Entladungskappe und Vacuum spielen bei der Entladung eine wichtige Rolle, die nach Schneider folgendermaßen vor sich gehen soll: Der Deckel wird gewöhnlich durch den negativen Druck des Vacuums in der Öffnung der Sklera festgehalten. Durch einen Reiz, den das Cnidocil aufnimmt, werden nun die Faltungen der Entladungskappe verstärkt und durch den umgebenden Druck wird der Deckel abgeworfen. Durch den negativen Druck unterhalb des Deckels wird dann Wasser mit großer Geschwindigkeit eingesogen, das durch die Propria dringt, das Sekret innerhalb derselben zum Quellen bringt und dadurch das Auswerfen des Fadens bewirkt.

Auf die Ansicht, die sich Schneider über die Entwicklung der Nesselzellen gebildet hat, werde ich später noch näher eingehen. Hier sei nur kurz erwähnt, daß dieser Forscher ebenfalls eine extrakapsuläre Anlage des Schlauches annimmt, indessen soll sich der Schlauch nicht, wie Iwanzoff es beschrieb, schon während des Wachstums einstülpen,

sondern erst der vollkommen ausgewachsene Schlauch erfährt eine Einstülpung.

Eine Wanderung der Nesselzellen nimmt Schneider wegen des Vorhandenseins von Verbrauchs- und Bildungsstätten als sicher an. Die Wanderung der Nesselzellen, die Schneider angenommen und bis dahin nur Murbach wirklich beobachtet hatte, wurde im Jahre 1909 von Hadzi näher untersucht. Dabei stellte dieser Autor die Wanderung bei einigen Hydroidpolypen zweifellos fest und kam zu folgenden allgemeinen Resultaten. Die Cniden der Hydroidpolypen werden ganz allgemein im Coenosarc gebildet und wandern im ausgebildeten Zustande zu den Verbrauchsstellen. Die Wanderung geht entweder vollkommen intraektodermal vor sich, oder die Cniden wandern im Coenosarc aktiv durch die Stützlamelle und das Entoderm in das Stiellumen und von dort passiv durch den Flüssigkeitsstrom in den Zentralmagen, wo sie wieder in das Gewebe des Hydranthen eintreten und durch aktive Bewegungen zur Verbrauchsstelle gelangen. Da die Cniden in größerer Zahl einwandern, wenn der Verbrauch ein größerer ist, glaubt Hadzi, daß die Wanderung durch einen bestimmten „Verbrauchsreiz“ bewirkt werde. Stiel, Cnidocil und andere accessorie Bestandteile der Zelle sollen erst am Verbrauchsort gebildet werden. Nach Hadzis Meinung sind die Wanderencniden explosionsfähig, gehen aber erst auf einen chemischen Reiz hin los, sie explodieren daher normalerweise während der Wanderung nicht. Die ganz isolierten Cniden (ohne Plasmahülle) sind explosionsfähig, daher müsse man annehmen, daß die sonst wasserdichte Sklera auf chemische Reize am Explosionspol für das Wasser durchlässig werde (daß sie direkt reizbar sei).

Die Iwanzoffsche Theorie, wonach die Explosion der Nesselkapsel durch die Aufquellung des „gallertartigen Sekretes“ verursacht wird, die auch von Schneider unterstützt worden war, wurde in den letzten Jahren von Will in Zweifel gezogen. Dieser Forscher beschreibt nämlich in den Cnidoblasten von Hydra, Syncoryne, Coryne und Physalia „kontraktile Elemente“, auf deren genauere Gestaltung ich im Folgenden noch näher einzugehen habe. Er schreibt diesen kontraktilen Elementen die Hauptwirkung bei der Entladung zu, die dadurch hervorgerufen werden soll, daß von dem Cnidocil ein aufgenommener Reiz auf die Muskelfasern übertragen wird. Diese bewirken durch ihre Kontraktion eine Kompression der elastischen Kapsel und dadurch eine Sprengung des Deckels, der die Entladungsöffnung bedeckt. Neben der Muskelkontraktion und Elastizität der Kapselmembran kommen nach Wills Meinung bei der Entladung noch andere Kräfte, wie Elastizität der Schlauchwand, Kapillarkraft, Quellungsdruck (nicht Quellung des gelatinösen Kapselinhaltes, sondern die Quellungserscheinungen, die durch gewisse Strukturelemente der Fadenwand selbst bedingt sind) und osmotischer Druck in Betracht. Bei Hydra schildert Will im Cnidoblasten außer den „kontraktilen Fasern“ ein breiteres Band, daß sich bei ausgestülpten Nesselkapseln an den Basalteil des Fadens anheftet und in eigentümlichen Win-

dungen nach unten in den Stiel verläuft. Will hält dieses Band, das er Lasso nennt, für elastisch und muskulös und schreibt ihm die Funktion zu, beim Fang nicht nur das Entrinnen der Beute zu verhindern, sondern das Beutetier auch an den Hydratentakel heranzuziehen.

Kurz darauf beschrieb Will in einem neuen Aufsatz die Funktion der Klebkapseln der Actinien. Hier zog er als besonders wirkendes Moment die von ihm gefundenen Klebleisten zur Erklärung des Explosionsvorganges heran. Diese umgeben nach seiner Schilderung in spiraliger Windung die innere Wandung des eingestülpten Fadens und bestehen aus einzelnen Klebkörnchen, die im Wasser stark verquellen. Durch diese Verquellung wird eine ausdehnende Elastizität der Fadenwand und dadurch eine Umkremplung des Fadens bewirkt. Natürlich muß auch hier, bevor das Wasser hinzutreten kann, der Kapseldeckel durch Muskeldruck abgesprengt worden sein.

Will's Schüler Toppe beschrieb dann „kontraktile Elemente“ auch bei den anderen Cnidarien. Nach ihm wird aber die Explosion „durch die Muskelkontraktionen eingeleitet und bis zu einem gewissen Grade auch durchgeführt, aber nach dem Eindringen des Wassers in das Innere der Kapsel und des Schlauches wird dieselbe durch Aufquellung des Sekretes im Sinne Iwanzoff's und Schneiders' vollendet.“

Auch betreffs der Entwicklung der Nesselzellen ist Will in neuerer Zeit der Ansicht Schneiders entgegengetreten, indem er zu der alten Ansicht Bedot's und Chun's von der intrakapsulären Entstehung des Schlauches zurückgekehrt ist. Ebenso beschreibt Moroff in einem Aufsatz, der ungefähr zu derselben Zeit erschien, die Entstehung der Nesselzellen von *Anoemnia* aus dem Kerr. Auf beide Ansichten werde ich im Folgenden noch näher eingehen.

### III. Die Nesselzellen von *Hydra*.

#### I. Die Entstehung.

Obwohl ich über die Entwicklung der Nesselzellen keine eigenen Untersuchungen angestellt habe, so möchte ich doch nicht verfehlen, die neueren Ansichten hierüber zusammenzustellen, um ein möglichst vollkommenes Bild von den Nesselorganen zu entwerfen. Es kommen über diese Frage die bereits erwähnten Arbeiten von Schneider, Will und Moroff in Betracht, deren wesentliche Resultate ich ja schon in der geschichtlichen Darstellung brachte. Die Gegenüberstellung der beiden Arbeiten Schneider's und Will's ist um so leichter möglich, als ihnen in einigen Hauptpunkten dieselben Beobachtungen zu Grunde liegen, die nur in verschiedener Weise gedeutet werden. Die Nesselzellen entstehen an bestimmten Bildungsstätten, die bei *Hydra* im ganzen Ektoderm des Mauerblattes verteilt liegen, und wandern von dort zu den Gebrauchsstätten, den Tentakeln, aus. Sie bilden sich aus Bildungszellen, die zu mehreren aus einer Mutterzelle entstehen, indem zunächst eine Kapselanlage gebildet wird, an der nach einiger

Zeit ein schlauchförmiger Anhang sichtbar wird. Später wird der schlauchförmige Anhang länger und legt sich in Windungen um die Kapselanlage. Auch innerhalb der Kapselanlage sieht man dann bald ein spiralförmiges Band auftreten, das später wieder verschwindet. Erst dann bildet sich die Stiletanlage, und zuletzt wird auch der Nesselschlauch innerhalb der Kapsel sichtbar. Während nun Schneider den Anhang für den definitiven Nesselschlauch hält, der sich später einstülpen soll, sieht ihn Will nur für eine Sekretbahn an, durch die das Sekret in die Kapselanlage eintritt. Schneider hat für seine Auffassung nur die geschilderte Beobachtung beizubringen, während Will für seine Ansicht folgende Gründe an gibt: Stadien, die denen der „Einstülpungsphase“ folgen, zeigen keine Spur von dem angeblich eingestülpten Schlauch mehr, vielmehr findet man in diesen Stadien Kapseln, die einen Inhalt von vollkommen homogener Beschaffenheit haben. Erst später tritt die Stiletanlage auf, und auch die Neulanage des Nesselschlauches wird erst später beobachtet. Bei Syncoryne wird überhaupt kein sich einstülpender Schlauch bemerkt; hier treten im Innern des „Schlauches“ nur große Sekretropfen auf. Ferner ist der Einstülpungsprozeß als mechanischer Vorgang derartig schwer vorstellbar, daß infolgedessen die ganze Darstellung im höchsten Grade unwahrscheinlich erscheint. Die angeführten Gründe sind so schwerwiegend und überzeugend, daß wir der Will'schen Auffassung ohne weiteres den Vorzug geben müssen, zumal da Schneider's Beobachtungen die Angaben von Will nur bestätigen und Moroff bei Anemonia ebenfalls die intrakapsuläre Bildung des Nesselschlauches beschreibt. Nach Will's Darstellung geht also die weitere Entwicklung der Nesselkapseln folgendermaßen vor sich. Durch die Sekretbahn, die infolge der spiraligen Anordnung der Plasmawaben ebenfalls einen spiraligen Verlauf nimmt, gelangt das Sekret in die Kapsel und wird von der im Innern vorhandenen Flüssigkeit gelöst. Das Sekret tritt bei Hydra in Form eines spiraligen Bandes in die Kapsel ein, die durch die mechanischen Bedingungen hervorgerufen wird. Will hat diese mechanischen Bedingungen nachgeahmt, indem er Schweineschmalz in eine Mischung von Alkohol und Wasser spritzte. Das Fett trat dann in Form einer Spirale aus. Aus der aufgelösten Sekretmasse, der homogenen Substanz, entstehen Nesselschlauch und Halsstück durch „Selbstdifferenzierung“. Auch über die Entstehung der äußeren Wand der Kapsel, die sich inzwischen bildet, haben Schneider und Will entgegengesetzte Ansichten. Während Will sie aus dem umgebenden Plasma entstehen läßt, tritt nach Schneider zunächst innerhalb der Kapsel eine „Skleraanlage“ auf, die später durch die innere Kapselwand hindurchtritt. Auch über diesen Punkt ist die Ansicht Schneider's nach mechanischen Gesetzen unwahrscheinlich, indessen fehlt hier noch eine beweiskräftige Tatsache, die die eine Anschauung über die andere erheben könnte. Ebenso ist es gegenwärtig noch eine offene Frage, aus welchen Substanzen des Zellkörpers sich Kapsel und Sekret bilden. Nach Will vereinigen sich zur Bildung der Kapselsubstanz zwei Substanzen, das flüssige

„Cnidochylem“ und das zähere „Cnidoplastin“; ersteres entsteht aus dem Plasma, während sich das Cnidoplastin in dem Kern bildet. Der zuführende Kanal wird ebenfalls in seiner äußeren Begrenzung aus Cnidochylem gebildet; in seinem Inneren finden sich Ballen cnidoplastischer Substanz, die, sobald sie in die cnidochylemhaltige Kapsel gelangen, in dieser allmählich aufgelöst werden. Nach Moroff dagegen entstehen Kapsel, Sekret und Nesselschlauch aus Chromatinkörnchen, die sich im Kern bilden und ins Plasma übertreten.

## 2. Die Wanderung und definitive Lage der Nesselzellen.

Alle neueren Untersuchungen haben dargetan, daß die Nesselzellen eine Wanderung durchmachen müssen, um zu ihrem Verbrauchsort zu gelangen. Ich konnte diese Wanderung, die Hadzi kürzlich bei anderen Hydroidpolypen nachgewiesen hat, auch bei Hydra feststellen. Was die Art und Weise anbetrifft, wie die Wanderung im einzelnen vor sich geht, so bin ich im wesentlichen zu denselben Resultaten wie der vorbenannte Autor gekommen und zwar kommt bei Hydra nicht die intraektodermale Wanderung in Betracht, sondern die Nesselzellen nehmen ihren Weg durch das Gastralumen, wie es Hadzi bei *Tubularia mesembryanthemum* beschrieben hat. Sie durchwandern, wie die Nesselzellen von *Tubularia* die Stützlamelle und gelangen durch das Entoderm in das Gastralumen. Hier werden sie von dem Strom der Nährflüssigkeit fortgeführt, gelangen in die Tentakel und wandern dort durch das Entoderm und die Stützlamelle in das Ektoderm zurück. Leider konnte ich nicht wie Hadzi die Bewegung der Nesselzellen im Zellgewebe durch Lobopodienbildung beobachten. Dagegen gelang es mir leicht, die im Tentakelhohlraum von der Körperflüssigkeit umhergetriebenen Nesselzellen zu bemerken. Daß es sich hier um wirklich lebende Wanderzellen handelte und nicht um Nesselkapseln, die mit der Beute in den Gastralraum gelangt waren, konnte ich nachweisen, wenn das Tier zerfiel, und aus einer Öffnung des Tentakels zuerst die in Frage kommenden Gebilde herausströmten. Es waren Zellen mit einer Nesselkapsel, deren Cnidocil schon teilweise entwickelt war (Hadzi behauptet, daß das Cnidocil erst am Verbrauchsort entwickelt wird), und die im Innern eine große Vakuole aufwiesen. (Taf. II, f. 19). Diese Wanderzellen traten im Tentakelumen auch auf, wenn das Tier längere Zeit lang keine Nahrung zu sich genommen hatte. Ferner fand ich auf Schnittpräparaten häufig Stadien, in denen die Nesselzellen Stützlamelle und Entoderm durchwandern (Taf. I, f. 4–6 u. 13, Taf. II, f. 14–15); ebenso zeigten sich Wanderzellen im Gastralraum. Ob neben dieser Wanderung bei Hydra auch noch eine intraektodermale vorkommt, wage ich nicht zu entscheiden; jedenfalls fand ich nichts, was besonders darauf hinwies. Die Nesselzellen wandern, wie ja Murbach und Schneider schon hervorhoben, mit dem basalen Pol voran, und nach Murbachs und Hadzis Ansicht geht die Wanderung im Gewebe durch Lobopodienbildung vor sich. Da ich wandernde Nesselzellen nur auf Schnitten und im Gastral-

lumen beobachtet habe, kann ich zu dieser Frage keine Stellung nehmen; auf eine Tatsache, die mir besonders auffiel, möchte ich indessen aufmerksam machen. Hadzi gibt an, daß die Nesselzellen zwischen den anderen Zellen des Tierkörpers hindurchwandern. Während ich nun im Ektoderm Wanderzellen zwischen den übrigen Zellen fand, bemerkte ich sie im Entoderm nur innerhalb der Zellen. Es handelte sich hier um Nesselzellen mit Kern, die nicht etwa mit Kapseln, die mit der Nahrung in das Gastralumen gelangt waren, verwechselt werden können. Ob diese Tatsache mit dem regen Stoffwechselverkehr der Entodermzellen mit dem übrigen Gewebe im Zusammenhang steht, kann ich nicht entscheiden; jedenfalls wüßte ich keine andere Erklärung dafür anzugeben.

Nach Hadzi wird die Richtung der wandernden Nesselzellen durch einen „Verbrauchsreiz“ bestimmt. Er begründet diese Ansicht durch folgende Tatsache. Wenn man an dem Stiel von *Tubularia* zwei gegeneinander gerichtete schiefe Einschnitte macht und ihn dadurch zur Hydranthenbildung anregt, so wandern die Nesselzellen aus der Umgebung auf den Hydranthen zu, dasselbe erfolgt, wenn man dem Tiere einen Tentakel abschneidet, und dieser sich von neuem bildet. Der Schluß, daß der beschriebene Vorgang zeige, daß auf jede Zelle ein Reiz ausgeübt werde, ist wohl nicht in jeder Weise einwandfrei, da die Wanderung auch an andere Bedingungen geknüpft sein kann. So könnte die genannte Erscheinung auch dadurch bedingt sein, daß ein Wundreiz eine vermehrte Stoffzufuhr bewirkt, die ja zur Heilung und evtl. zur Neubildung von Hydranthen erforderlich ist. Natürlich wären in dieser Stoffzufuhr auch die Nesselzellen einbegriffen, man brauchte aber durchaus nicht anzunehmen, daß auf jede Nesselzelle ein besonderer Reiz ausgeübt werde.

Nachdem die Nesselzellen durch die Stützlamelle und das Entoderm in das Ektoderm zurückgekehrt sind, nehmen sie daselbst ihre definitive Aufstellung. Da sie zwischen den Ektodermzellen hindurchwandern, sollte man annehmen, daß sie diese beiseite schieben und dann gebrauchsfertig zwischen den Ektodermzellen eingekeilt lagern.

Nach meinen Beobachtungen stimmt diese Annahme auch mit den Tatsachen überein, indessen stehen die Angaben anderer Forscher hiermit in Widerspruch. Um dieser Frage näher zu treten, muß ich zunächst auf die Histologie von *Hydra* eingehen. Nach der letzten eingehenden Arbeit über *Hydra* von K. C. Schneider überzieht das Ektoderm das ganze Tier gleichmäßig als einschichtiges Epithel; es finden sich außerdem im Ektoderm nur noch subepitheliale Zellen, die sich aus Gauglienzellen, Geschlechtszellen und Bildungszellen (Nesselkapselbildungszellen und indifferente Zellen, aus denen die Epithelmuskelzellen entstehen) zusammensetzen. Die fertigen Nesselzellen indessen sollen innerhalb der Epithelmuskelzellen liegen. Diese Ansicht ist auch heute noch die herrschende, und ich fand sie auch in neueren Aufsätzen über *Hydra* vertreten (Hadzi, Nervensystem. v. Hadzi 1909. K. C. Schneider Histol. Praktikum 1908). Wie schon erwähnt, weisen meine Beobachtungen dagegen darauf hin, daß die

Nesselzellen nicht innerhalb, sondern zwischen den Epithelmuskelzellen liegen. Zur Untersuchung dieser Verhältnisse eignet sich am besten *Hydra oligactis*, da der Stiel dieser Species die einfachsten Verhältnisse in dieser Beziehung aufweist.

Einen Ausschnitt dieses Stieles, von der Oberfläche gesehen, stellt die Figur 16 Tafel II dar. Wir sehen hier ganz deutlich, daß die wenigen Zellen, die die Oberfläche erreicht haben, zwischen den Ektodermzellen gelegen sind. Es wäre ja möglich, daß die Linien, die durch die Färbung scharf hervortreten, nicht die Zellgrenzen darstellen, (da die Präparate nicht durch die Silbermethode dargestellt werden konnten, die einen strengeren Beweis geliefert hätte), und ein dünnes Häutchen, der Epithelmuskelzelle angehörig, sich über die Nesselzelle ausspannt. Ich konnte aber von einem derartigen Häutchen nichts bemerken und möchte auf folgende zwei Punkte hinweisen, die das Vorhandensein eines Häutchens unwahrscheinlich machen. Zunächst ist es auffällig, daß die Nesselzellen an den Ecken aufgefunden werden, wo mehrere Zellen zusammenstoßen; außerdem erscheint es auch bedeutungsvoll, daß sich über der Nesselzelle keine Cuticula vorfindet, eine Tatsache, die man allerdings auch mit dem Entladungsvorgang im Zusammenhang bringen könnte. An den Figuren 16c, b und d sieht man, wie der Prozeß der Verdrängung der Epithelmuskelzellen durch die Nesselzellen immer weiter fortschreitet, je mehr man sich der Oralfläche und den Tentakeln nähert; zugleich bemerkt man, wie sich die Nesselzelllager durch besondere Erhöhungen markieren. An den Tentakeln erblickt man die Epithelmuskelzelle nur noch seitlich dem Nesselzellwulst angelagert, indessen erscheinen hier die Muskelfasern der Epithelzelle um so reicher ausgebildet. Die an Totalpräparaten gemachten Beobachtungen konnte ich auch an Schnitten bestätigen und verweise hierzu auf die Abbildungen der Tafel I.

### 3. Die gebrauchsfertigen Nesselzellen.

Wie Toppe in seiner Abhandlung über die Nesselzellen auseinandersetzt, kommen bei allen Hydraarten vier verschiedene Nesselzellformen vor, die bei den einzelnen Species kleine Abweichungen aufweisen. Eine große gedrungene ovale Form, eine große und eine kleine längliche ovale Form und eine kleine birnförmige Art. Sie unterscheiden sich außer durch ihre Form auch noch durch ihren Nesselschlauch. Bei der großen gedrungene ovalen Form beginnt der Schlauch mit einem verdickten Teil, dem sogenannten Axenkörper, an dessen Ende sich drei große Stilette befinden, darauf folgt ein weniger verdickter Teil, der sich nach oben zu verjüngt, das konische Zwischenstück. Dieser Teil ist mit kleinen Härchen besetzt, die ihn in drei an den Stiletten beginnenden Spiralen umziehen. Dann folgt der glatte Faden, der an seiner ganzen Oberfläche winzige Öffnungen aufweist, durch die das Sekret bei der Entladung austritt. Bei der großen längliche ovalen Form ist der ganze Schlauch von einer Haarspirale umwunden; er weist ebenso

wie der Schlauch der großen gedrungen ovalen Form feine Öffnungen zum Austreten des Sekretes auf. Ebenso ist der Schlauch der kleineren länglich ovalen Form mit feinen Öffnungen versehen; der ganze Schlauch ist hier dicker und auch kürzer. Ob er mit Härchen besetzt ist, ist zweifelhaft; während Schneider angibt, daß hier Härchen vorhanden sind, hat Toppe bei dieser Art keine Härchen feststellen können; ich habe ebenfalls hier keine Härchen gesehen. Von besonderer Art ist der Schlauch der vierten birnförmigen Nesselkapsel. Er hat die Eigentümlichkeit, bei der Entladung alle Gegenstände spiralig zu umklammern, und dient wahrscheinlich dazu, die mit vielen Härchen und Anhängen besetzten Extremitäten der Krebse, die meist als Beute in Betracht kommen, zu fesseln. Wie Toppe zuerst bemerkte, ist er an den inneren Spiralwindungen mit Härchen besetzt, die dem Faden ein besseres Festhaften ermöglichen. Der Schlauch dieser Nesselkapsel besitzt keine Öffnungen; die Flüssigkeit im Innern desselben tritt nicht aus und scheint hier nur den Zweck zu haben, den Schlauch auszuschleudern.

Was die Zusammensetzung der Nesselkapsel selbst anbetrifft, so besteht sie nach übereinstimmenden Angaben der neueren Autoren (außer Iwanzoff, der von Schneider widerlegt wurde) aus einer äußeren Kapselwand, die sich in den Nesselschlauch fortsetzt. Dagegen finden wir in Bezug auf die Gestaltung des Cnidoblasten noch ziemlich widerspruchsvolle Angaben vor. Sicher festgestellt ist nur, daß der Cnidoblast als Plasmanschlauch die Kapsel umzieht und am oberen Pol (Entladungspol) eine Öffnung freiläßt. Der Teil unterhalb der Kapsel, der den Kern enthält, endigt häufig mit einem Fortsatz, dem sogenannten Stiel. Eine der umstrittensten Fragen ist nun die, ob der Cnidoblast muskulöse Elemente enthält. Wie ich in der historischen Darstellung geschildert habe, hatten Claus, Ciamician und Korottneff den Stiel der Nesselzelle für muskulös erklärt, ohne besondere Gründe für diese Ansicht anzugeben. Ebenso waren Jickeli und Chun für die muskulöse Natur des Stieles eingetreten und hatten außerdem noch Muskelfasern konstatiert, die die ganze Kapsel umgeben sollten. Der letzte Autor hatte seine Ansicht dadurch gestützt, daß er angab, der Stiel sei quergestreift, eine Beobachtung, die andere Forscher wie Bedot und Murbach als Spiralgebilde gedeutet hatten. Schneider wiederum hatte die ganze Plasmahülle der Nesselkapsel als „Muskelschlauch“ aufgefaßt, von dem der Stiel nur eine Fortsetzung bilden sollte.

Während nun von den neueren Autoren Iwanzoff die Annahme muskulöser Strukturen im Cnidoblasten nicht für begründet hält, indem er die Querstreifung und die erwähnten Spiralgebilde dadurch erklärt, daß er eine Spiraldrehung des Stieles selbst annimmt, und ebenso Schneider in seinen neueren Untersuchungen der Meinung Ausdruck gibt, daß wir nach den vorliegenden Befunden nicht berechtigt sind, muskulöse Strukturen im Cnidoblasten anzunehmen, liegen aus der neuesten Zeit die beiden bereits erwähnten Arbeiten von Will und Toppe vor, in denen wieder „kontraktile Elemente“ beschrieben werden. Welche Gründe veranlassen nun diese beiden Autoren neuerdings wieder, muskulöse Elemente im Cnidoblasten anzunehmen? Soviel

ich aus der Abhandlung Wills ersehen kann, hat er nur die Beobachtung beizubringen, daß bei Hydra die Nesselkapsel von fadenartigen Strukturen umgeben ist, die er eben für muskulös hält. Allerdings liegen bei der von ihm untersuchten Physalia die Dinge anders, denn hier handelt es sich um spiralförmige Fäden, die sich nach seinen Angaben noch überdies teils in dichteren, teils in lockeren Windungen vorfinden, was nach seiner Meinung nur durch Kontraktion zu erklären ist. Ähnliche Angaben macht Toppe über die „kontraktilen Elemente“, nur hat er die fadenförmigen Gebilde auch bei anderen Nesselzellformen festgestellt. Da sich meine Untersuchungen auf Hydra beschränkten, kann ich auf die Spiralgebilde bei Physalia nicht eingehen und nur feststellen, daß im Gegensatz zu Will Schneider, der doch auch sicher die Spiralgebilde aus der früheren Literatur kannte, im Cnidoblasten keine muskulösen Elemente annimmt. Was die fadenförmigen Gebilde bei Hydra anbetrifft, so konnte ich bei frischen, unbeschädigten Nesselzellen solche im Cnidoblasten nicht feststellen, trotzdem ich Osmiumsäure anwandte, durch die Will die Fasern nachgewiesen hat. Fadenförmige Strukturen konnte ich im Cnidoblasten nur wahrnehmen, wenn es sich nicht um ganz intakte oder entladene Nesselzellen handelte, wie sie die Figur 24 und 25, Tafel III zeigen; an der Fig. 24 hat der Faden sogar ebenfalls Spiralform angenommen. Diese Tatsache weist darauf hin, daß es sich bei den fadenförmigen Bildungen oft um Faltungen des Plasmanschlauches zu handeln scheint. Es müßten also in Zukunft bei der Beurteilung dieser Frage alle Fälle ausgeschaltet werden, wo durch die Konservierung oder durch eine Beschädigung Kunstprodukte entstanden sein könnten.

Ich gehe dann auf die weiteren Differenzierungen des Cnidoblasten ein und muß zu diesem Zweck nochmals auf die Abhandlung Wills zurückkommen. Nach Will umgeben die erwähnten Fasern die ganze Kapsel und setzen sich nach unten in den Stiel fort. Nach oben endigen die Fasern bei Hydra frei kurz vor der Entladungsöffnung. Die Entladungsöffnung selbst ist von einer Anzahl von Stäbchen umgeben, die auch die Cnidocilröhre, die das Cnidocil umgeben soll, zusammensetzen; die Gesamtheit dieser Stäbchen bezeichnet Will als Stäbchenkranz. Sie stellen wahrscheinlich dasselbe Gebilde dar, das Grenacher und Schneider als feine Fältelung der Plasmahaut aufgefaßt hatten. Nach meinen Beobachtungen scheint der Entladungspol indessen anders gestaltet zu sein. Was zunächst die Entladungsöffnung selbst anbetrifft, so bildet sie ein fast gleichseitiges Dreieck mit abgerundeten Ecken (Fig. 18, Taf. II), wie sie bereits von Toppe abgebildet wurde. Sie ist im ganzen Umkreise von einer feinen radiären Streifung umgeben. Ob es sich hier um eine Fältelung oder um eine streifenförmige Verdickung handelt, läßt sich durch Beobachtung wegen der Feinheit der fraglichen Gebilde nicht sicher entscheiden. Es kommt also bei der Beurteilung dieser Frage ganz darauf an, welche Bedeutung man diesen Strukturen bei der Entladung zuschreibt. Wenn ich daher

diese Streifung vom rein physiologischen Gesichtspunkte zu deuten versuche, so muß ich mich gemäß meiner Erklärung des Entladungsvorganges, den ich später auseinandersetzen werde, auf die Seite Wills und Toppes stellen und sie als streifenförmige Verdickung der Öffnung erklären, die den Zweck hat, die Kapsel im Cnidoblasten zurückzuhalten.

Zu einer von dem Standpunkt der neueren Forscher ganz abweichenden Auffassung bin ich über den Bau des Cnidocils gelangt, das sich mir folgendermaßen darbot (siehe Figur 20 a, b, c, Tafel II und Tafel III). Es erscheint aus drei Stäbchen zusammengesetzt, von denen das eine die beiden anderen an Länge bedeutend überragt. Das längere Stäbchen steht zur Ebene, die die dreiseitige Öffnung bildet, ungefähr in einem Winkel von 45°; die beiden anderen Stäbchen treten seitlich an das längere heran und scheinen an ihm befestigt zu sein. Die Stäbchen entspringen zwischen der Kapsel und dem umgebenden Plasmanschlauch, und zwar tritt aus je einer Ecke der dreiseitigen Öffnung ein Stäbchen heraus. An welcher Stelle sie ihren Ursprung nehmen, wie weit sie zwischen Kapsel und Plasma nach unten ziehen, und ob sie dort befestigt sind, konnte ich leider nicht ermitteln.

Zur Begründung dieser Auffassung verweise ich auf die Abbildungen der Tafeln II und III. Figur 19 stellt eine noch unentwickelte Nesselzelle dar, an der die einzelnen Strukturen noch nicht zu erkennen sind. Figur 20a stellt die Kapsel so dar, daß die beiden seitlichen Stäbchen nach vorn gerichtet sind. In Figur 20b ist das längere und ein seitliches Stäbchen nach vorn gerichtet; in Figur 20c entspringt das längere Stäbchen an der uns zugewandten Ecke, während die beiden seitlichen Stäbchen schräg nach der dem Beschauer abgekehrten Seite ziehen. Da bei dieser Ansicht die beiden seitlichen Stäbchen von hinten an das längere Stäbchen herantreten, sieht es hier so aus, als wenn die Seitenstäbchen plötzlich wie abgeschnitten unterhalb des längeren Stäbchens endigten. Figur 21 endlich stellt eine Ansicht schräg von oben auf den Entladungspol dar. Die übrigen Figuren (22 u. 23) zeigen, daß die kleineren Nesselzellformen ähnliche Verhältnisse aufweisen. Indessen scheint hier keine Öffnung vorhanden zu sein, sondern der vorn zugestülpte Plasmanschlauch scheint hier direkt von allen Seiten an das einteilige Cnidocil heranzutreten und an ihm befestigt zu sein.

Wie sind nun mit diesem Befunde die Angaben anderer Autoren in Übereinstimmung zu bringen? Nur F. E. Schulze stellt das Cnidocil ebenfalls aus drei Stäbchen bestehend dar; spätere Forscher geben an, daß das Cnidocil aus einer Plasmaröhre herausrage, eine Angabe, die vielleicht in der Fig. 20c ihre Erklärung findet. Andere Autoren weisen wiederum darauf hin, daß das Cnidocil aus mehreren Stäbchen zusammengesetzt sei; von diesen letzteren behaupten Will und Toppe, daß sich das fragliche Gebilde aus mehr als drei Stäbchen zusammensetze. Ich richtete daher meine ganze Aufmerksamkeit auf die Bestandteile des Cnidocils, konnte aber immer nur feststellen, daß es aus drei Stäbchen besteht, daß freilich manchmal die streifenförmigen Strukturen eine größere Anzahl von Stäbchen vortäuschen

können, namentlich auf Schnitten, wie sie Toppe in seiner Arbeit abbildet; es handelt sich dann natürlich um eine schräg angeschnittene Zelle. Außerdem möchte ich an die dreiseitige Öffnung erinnern, die ebenfalls auf ein dreiteiliges Cnidocil hinweist, da man sich dieselbe so entstanden denken könnte, daß eine kreisförmige Öffnung mit elastischen Rändern an drei Stellen auseinander gezogen wäre. (Durch divergierendes Wachstum der Stäbchen; siehe zum Vergleich Figur 19 und 20.)

In bezug auf die fadenförmigen Gebilde im Stiele des Cnidoblasten, die von verschiedenen Forschern erwähnt worden sind, kann ich nur das bereits über die kontraktile Elemente Gesagte wiederholen. Überhaupt scheint mir der Stiel nur eine verengerte Fortsetzung des Plasmaschlauches darzustellen. Diese Auffassung drängte sich mir durch eine Beobachtung auf, die zu machen ich oftmals Gelegenheit hatte. Bei der Untersuchung einer absterbenden Hydra lösten sich die einzelnen Nesselzellen nach und nach aus dem Zellverbände.

Dabei boten sich nacheinander folgende Bilder derselben Nesselzelle dar, die wohl keiner weiteren Erklärung bedürfen. Unerwähnt

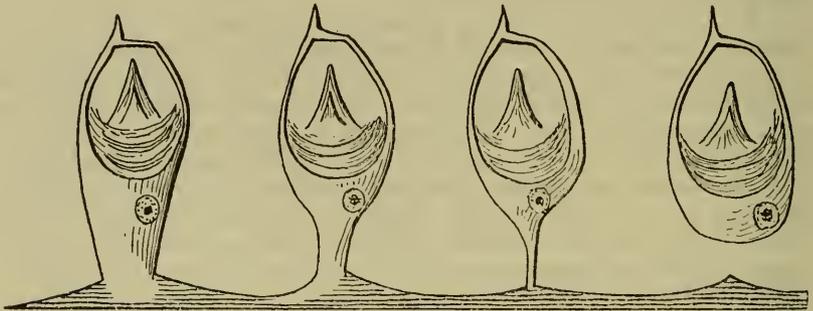


Fig. 3

möchte ich auch nicht lassen, daß ich das von Will aufgefundene „Lasso“, das Toppe ebenfalls gesehen haben will, nur einmal an einer halb entladenen Nesselzelle bemerkt habe (Fig. 25); hier konnte es sich aber ebensogut um das Ende des Nesselfadens handeln, der noch teilweise eingestülpt war.

Endlich möchte ich auch noch auf den Inhalt der Nesselkapsel etwas näher eingehen. Was zunächst die chemische Natur des Kapselinhalts anbetrifft, so wurde diese vor einigen Jahren durch den französischen Forscher Charles Richet untersucht. Dabei wurde durch Versuche an Tieren festgestellt, daß es sich hier um ein Gift handelt, das keine Schmerzen hervorzurufen scheint, das aber unter herabgesetzter Sensibilität und erniedrigter Körpertemperatur einschläfernd wirkt und schließlich durch Lähmung der Atmung zu Tode führt. Verschiedene Angaben dagegen liegen über die physikalische Natur des Kapselinhalts vor. Iwanzoff war es zuerst, der im Gegensatz zu den früheren Autoren behauptete, daß es sich im Kapselinnern

um eine gallertartige Masse und nicht um eine Flüssigkeit handle, und Schneider schloß sich später dieser Ansicht an. In neuerer Zeit hat Will nun in seiner Abhandlung über die Klebkapseln der Actinien diese Anschauung ausführlich widerlegt. Ich möchte seinen Ausführungen noch einen weiteren Beweis für den flüssigen Aggregatzustand des Kapselinhaltes hinzufügen, der tatsächlich geeignet ist, diese Frage unzweifelhaft zu entscheiden. Wenn man der Umgebung einer Nesselzelle alles Wasser entzieht, so entlädt sie sich unter gewissen Umständen dennoch, um ihren flüssigen Inhalt austreten zu lassen. Indessen führt mich dieser Versuch schon zu dem nächsten Problem der Nesselzellularforschung, zu der Entladung.

#### 4. Die Entladung der Nesselzellen.

Der oben erwähnte Versuch wurde folgendermaßen angestellt. Ich brachte eine Hydra auf einen Objektträger (ohne ein Deckglas darüber zu legen, um jeden Druck zu vermeiden), sog vorsichtig mittelst Fließpapier alles Wasser ab und übergieß, um vollends alles Wasser zu entfernen und die Hydra zugleich zu töten, das Tier mit absolutem Alkohol. Diesen sog ich wiederum ab, soweit es möglich war, und brachte dann den Objektträger unter das Mikroskop. Nesselkapseln hatten sich bis jetzt kaum oder nur ganz vereinzelt entladen, und man konnte überdies unter dem Mikroskop bemerken, wie alsbald auch die letzten Spuren des absoluten Alkohols verflogen und das Tier vollkommen eintrocknete. Jetzt erst entluden sich fast alle Nesselkapseln ganz spontan, und man konnte deutlich beobachten, daß überall an den Wänden des Nesselkapselschlauches Sekrettröpfchen heraustraten. Dieser Versuch berührt zugleich sämtliche Erklärungsversuche, die über die Entladung der Nesselkapsel gemacht worden sind. Zunächst ist zu der von Iwanzoff aufgestellten und von Schneider unterstützten Quellungstheorie zu bemerken, daß die Entladung auch ohne Wasser vor sich gehen kann, und wenn dies der Fall ist, ist die Erklärung, wie sie Iwanzoff und Schneider geben, überflüssig. Außerdem wird dieser Theorie dadurch der Boden entzogen, daß der Versuch klar und deutlich zeigt, daß der Kapselinhalt flüssig und nicht gallertartig ist.

Was die Theorie Will's anbetrifft, der die Entladung durch Muskelkontraktion erklärte, so lehrt der Versuch, daß die Entladung nicht von dem lebenden Tier unter allen Umständen abhängig ist. Nun ist es ja nicht undenkbar, daß auch noch nach dem Tode Muskelkontraktionen eintreten; indessen ist hier zu beachten, daß in diesem Falle die Entladung der Kapsel nicht unmittelbar nach dem Tode eintritt, sondern vielmehr mit dem Eintrocknen des Tieres kausal verknüpft zu sein schien. Allem Anscheine nach wird die Entladung hier dadurch hervorgerufen, daß durch das Eintrocknen die Elemente des Gewebes sich voneinander lösen, und dadurch die Kapsel frei wird, was die Sprengung des Kapseldeckels zur Folge hat. Die Kraft, die die Sprengung des Kapseldeckels bewirkt, ist wahrscheinlich in der

Elastizität der Kapselwand zu suchen, die durch die Flüssigkeit im Innern aufs Äußerste gespannt ist. Diese Ansicht von der Entladung der Nesselkapsel findet natürlich nicht in dem angegebenen Versuch ihre vollkommene Begründung; auch wurde ich zu dieser Auffassung durchaus nicht allein durch den erwähnten Versuch geführt, vielmehr konnte ich durch verschiedene Tatsachen feststellen, daß die Nesselkapsel sich entläd, sobald sie von der sie umgebenden Zelle frei wird. So konnte ich häufig beobachten, wie eine Hydra, auch wenn sie mit einem Tropfen Wasser auf den Objektträger gebracht wurde, ebenfalls bald zu Grunde ging, teils wohl, weil das Wasser zu warm wurde, teils, weil vielleicht nicht genug Sauerstoff zum Atmen vorhanden war. Das Tier löste sich dann in seine Bestandteile auf, und man konnte bemerken, daß eine Nesselkapsel sich entlud, sobald sie sich aus dem Zellverbände gelöst hatte. Hierbei konnte man auch die Beobachtung machen, daß die Nesselkapsel einen gewissen Druck auf ihre Umgebung auszuüben scheint; denn häufig schoß die Kapsel kurz bevor sie sich entlud, aus dem Zellverbände hervor, wie etwa ein Kirschkern, den man zwischen zwei Finger klemmt, und der plötzlich einen Ausweg findet. (Natürlich vermied ich auch bei diesem Versuch, um jeden Druck auszuschalten, ein Deckglas auf das Objekt zu decken.)

Ein weiterer Hinweis darauf, daß die Nesselkapseln sich entladen, sobald sie frei werden, wird uns später bei der Besprechung der Nesselzellen von *Microstomum* begegnen.

Wenn wir nun annehmen, daß die Nesselkapsel sich entläd, sobald sie von der umgebenden Zelle frei wird, so müssen gewisse Vorrichtungen vorhanden sein, die unter gewöhnlichen Umständen die Kapsel hindern, sich zu entladen. Diese Vorrichtungen scheinen in dem Cnidocil und dem umgebenden Plasmaschlauch gegeben zu sein. Wie Beobachtungen verschiedener Autoren zeigen, und wie ich ebenfalls bestätigen kann, entladen sich nicht alle Nesselkapseln, sondern einige können selbst durch Essigsäure, die die übrigen Nesselkapseln zur Entladung bringt, nicht gesprengt werden. Es sind dies diejenigen Kapseln, die noch nicht reif sind, was, wie ich glaube, so zu erklären ist, daß in die Kapsel noch nicht genug Flüssigkeit abgeschieden worden ist, um die nötige Spannung herzustellen (die Anhänger der Quellungstheorie meinen, daß sich der Kapselinhalt erst chemisch verändern müsse, um reif zu werden). Wenn ich hier von Abscheiden der Flüssigkeit in die Kapsel spreche, so meine ich damit osmotische Vorgänge, da die Kapselwand selbst wohl kaum sekretorische Fähigkeiten haben kann. Ich nehme also an, daß der Druck im Innern der Kapsel immer mehr zunimmt. Die dadurch elastisch gedehnte Kapselwand drückt auf ihre Umgebung. Nach physikalischen Gesetzen muß der Druck, der sich durch die ganze Flüssigkeit fortpflanzt, am zugespitzten Entladungspol am größten sein und hier besonders darauf hinwirken, die Seitenwände auseinander zu reißen. Dabei würde auch die Öffnung des Plasmaschlauches zerreißen, wenn nicht der dreiteilige Cnidocilapparat, der sich zwischen Kapsel und Plasmaschlauch befindet, ein Hindernis böte. (Siehe die

schematischen Zeichnungen Fig. 17 a. b. c. Taf. II). So wird also der Druck zunächst auf die drei Stäbchen übertragen. Diese drücken auf die Öffnung des Plasmaschlauches und dehnen die ursprünglich runde Öffnung zu einer größeren dreieckigen aus. Unterstützend hierzu kommt noch das Wachstum der Stäbchen, die wir uns elastisch vorzustellen haben, hinzu. Dieses Wachstum bewirkt nämlich, da der längere Stab den beiden seitlichen schräg entgegenwächst, eine Biegung der seitlichen Stäbchen. Der Hauptteil der lebendigen Kraft, die teils durch die elastisch gespannte Kapselwand, teils durch die infolge Wachstums elastisch gespannten Stäbchen aufgespeichert wird, überträgt sich indessen auf den Punkt, wo die drei Stäbchen miteinander verlötet sind, und wird durch diese Verlötung im Gleichgewicht gehalten. Sobald aber die Verlötung durch irgend einen Umstand gelöst wird, bewirkt die lebendige Kraft vermittelt der Stäbchen ein Zerreißen der Öffnung des Plasmaschlauches. Die Kapsel wird dadurch frei und kann sich entladen. Wir sehen also, wie hier die Natur durch den Cnidocilapparat nicht nur eine Sicherung hergestellt, sondern zugleich die Kraft, durch die die Kapsel zur Entladung gebracht werden soll, auf einen Punkt konzentriert hat, der noch überdies eine äußerst zweckmäßige Lage erhalten hat. Ein neues Faktum, das geeignet ist, uns mit ehrfurchtsvollem Staunen zu erfüllen, daß die Natur mit so einfachen Mitteln so fein wirkende Gebilde herzustellen vermag!

Einfachere Verhältnisse liegen bei den kleinen Nesselzellen vor, bei denen der Plasmaschlauch einfach direkt an dem Cnidocil befestigt zu sein scheint. Aber auch hier scheint der Plasmaschlauch vermittelt des Cnidocils bei der Entladung zerrissen zu werden. Auf welche Weise wird nun die Kapselentladung beim Fang der Beute bewirkt? Nach übereinstimmendem Urteil aller neueren Autoren soll ja das Cnidocil einen Reiz aufnehmen und dieser die Kapsel zur Entladung bringen. Diese Behauptung ist aber nicht durch beweiskräftige Tatsachen gestützt. Die Versuche, die besonders in neuerer Zeit zu der oben erwähnten Ansicht führten, wurden nämlich im wesentlichen so ausgeführt, daß man eine chemisch mehr oder minder stark wirkende Flüssigkeit an eine Hydra heranbrachte und dabei fand, daß durch gewisse Substanzen eine Entladung bewirkt wird. Daraus schloß man, das Cnidocil müsse einen chemischen Reiz aufnehmen. Dabei gibt aber z. B. Wagner, der hauptsächlich derartige Versuche angestellt hat, an, daß die betreffende Flüssigkeit (Essigsäure und Methylblau) direkt in ziemlich konzentrierter Menge mit den Nesselzellen in Berührung treten müsse. Derartige Versuche bieten natürlich durchaus keinen Beweis dafür, daß das Cnidocil einen chemischen Reiz aufnimmt, denn die Entladung konnte hier auch dadurch bewirkt werden, daß die die Kapsel umgebenden Strukturen zerstört wurden, oder daß durch osmotische Vorgänge der Druck im Kapselinneren so gesteigert wurde, daß die Kapsel einen Widerstand zu überwinden vermochte, den sie vorher nicht bezwingen konnte. Wenn man also Aufschluß über das Wirken der Nesselzellen beim Beute-

fang haben will, so bleibt nichts übrig, als eine Hydra und ein Beutetier zusammenzubringen und dann die weiteren Vorgänge unter dem Mikroskop zu beobachten. Diesen Weg schlug ich denn auch ein und kam dabei zu einem Resultat, das von der oben erwähnten Ansicht ganz verschieden ist. Zunächst möchte ich aber noch eine Bemerkung aus der älteren Literatur erwähnen, die mir bei der Beurteilung dieser Frage einen wertvollen Hinweis bot. F. E. Schulze gibt in seiner Abhandlung an, daß er festgestellt habe, daß die Nesselzellen sich nur lokal entladen. Diese Angabe macht von vornherein ein mechanisches Wirken des Cnidocils wahrscheinlich, und ich konnte durch meine Versuche, die ich in der angegebenen Weise anstellte, auch tatsächlich eine rein mechanische Entladung der Nesselzellen feststellen, die allerdings durch gewisse Bewegungen von dem Tiere geregelt wird. Es ist also mit der Erklärung, die ich im Folgenden geben werde die oft geäußerte Ansicht vereinbar, daß es im Belieben des Tieres steht, seine Nesselzellen zu entladen.

Ich brachte nämlich eine Hydra zusammen mit einer Daphnia auf einen Objektträger. Sobald die Hydra des Beutetieres habhaft werden konnte, legte sie den Fangarm mit einer möglichst großen Fläche an die Beute heran (das Beutetier konnte sich im vorliegenden Fall wohl bewegen, konnte aber nicht von der Stelle gelangen). Dabei konnte ich bemerken, daß die Cnidocile in direkte Berührung mit dem Beutetier traten, ja, sogar an dieses herangedrückt wurden, ohne daß eine einzige Nesselzelle sich entlud. Dann aber zog die Hydra mit einem plötzlichen Ruck den Fangarm zurück, sodaß sich die Cnidocile an dem Beutetier rieben, und es trat eine Entladung fast aller beteiligten Nesselzellen ein. Je mehr das Beutetier jetzt zappelte, desto günstiger war es für die Hydra, denn durch seine Bewegungen brachte das Beutetier auch noch die Nesselzellen der anderen Tentakeln zur Entladung, die jetzt schnell an die Beute herangebracht wurden und sie umschlangen. Jetzt verstehen wir auch, weshalb das Cnidocil mit der Tentakelfläche einen spitzen Winkel bildet. Die Cnidocile können nämlich infolge dieser Anordnung als Widerhaken wirken und erhalten so eher die Möglichkeit, einen Angriffspunkt zu gewinnen und auseinander gerissen zu werden. Die Anordnung der Nesselzellen ist für diesen Zweck besonders bei Hydra vulgaris eine äußerst praktische. Die Nesselzellen sind hier in dem sogenannten Nesselzellwulst derartig gestellt, daß die Cnidocile sämtlich einen spitzen Winkel mit der Längsachse des Tentakels bilden und zwar so, daß immer eine Anzahl von Cnidocilen als Widerhaken wirken muß, nach welcher Seite auch der Tentakel gezogen wird. (Fig. 1. Taf. I).

Endlich möchte ich auch noch auf die Wirkungsweise der Nesselzellen etwas näher eingehen. Allem Anscheine nach dienen die Nesselzellen nach den vorliegenden Angaben sowohl zum Festhalten als auch zum Vergiften der Beute. So scheint z. B. die kleine birnförmige Nesselkapsel von Hydra, die sich nach der Entladung spiralförmig aufwindet, lediglich den Zweck zu haben, die Extremitäten des Beutetieres zu fesseln, um so jede Bewegung zu hindern; die übrigen Nessel-

zellen dagegen scheinen eine Vergiftung zu bewirken, wobei der Stilettapparat der großen Kapsel noch den Zweck zu haben scheint, eine Verwundung des Beutetieres herbeizuführen. In einer Beziehung bestehen jedoch, was das Verhältnis der Nesselzellen zum Beutefang anbetrifft, noch Widersprüche, auf die ich hier aufmerksam machen möchte. Bei der Entladung werden die meisten Nesselkapseln aus dem Gewebe direkt herausgeschleudert. Wie ist diese Tatsache damit in Einklang zu bringen, daß die Tentakeln vermittelt der Nesselkapseln die Beute festhalten? Es wird ja vielfach geltend gemacht, daß wahrscheinlich immer noch genug Nesselkapseln im Gewebe blieben, um die Beute am Entrinnen zu hindern, und daß die Nessel-schläuche, die mit Haaren besetzt seien, durch Adhäsion an der Beute hafteten. Wie aber findet das Aufheben dieser Kräfte statt, die doch ziemlich beträchtlich sein müssen, da es einer großen Daphnia oftmals trotz größter Anstrengung nicht gelingt, sich frei zu machen; wie kommt es, daß die Beute sich von den Tentakeln loslöst, wenn sie an die Mundöffnung gebracht worden ist und verschlungen werden soll? Diese Widersprüche werden durch die Vorstellung überwunden, daß das Sekret, das, wie auch andere Autoren angeben, klebrig zu sein scheint (es spricht hierfür auch ihr Austreten in Form kleiner Kügelehen), Tentakel und Beutetier miteinander verklebt. Diese Verklebung könnte dann später durch gewisse Substanzen, die die um die Mundöffnung gelagerten Sekretzellen absondern, gelöst werden. Eine Beobachtung, die vielleicht zugunsten dieser Annahme zu deuten wäre, möchte ich noch angeben. Einer Daphnia war es gelungen, sich von dem Tentakel, an dem sie einen Augenblick festhaftete, zu befreien; sie blieb indessen gleich darauf an dem Fuß der Hydra hängen, obwohl hier kaum Nesselzellen vorhanden sind.

#### IV. Die Nesselzellen von *Microstomum*.

Bis vor einigen Jahren wußte man nicht, wie man sich das Vorkommen von Nesselorganen bei den Aeoliden und bei *Microstomum* erklären sollte, da man die Nesselkapseln sonst nur in der ganz festbegrenzten Tiergruppe der Cnidarien vorgefunden hatte. Im Jahre 1903 aber wurde von Grosvenor festgestellt, daß die Nesselkapseln der Aeoliden von gefressenen Cnidarien herrühren. Bei *Microstomum* dagegen nahm man noch vor kurzem an, daß die Nesselorgane dem Tiere eigentümlich seien, bis im Jahre 1908 auch betreffs dieses Tieres die Behauptung aufgestellt wurde, daß seine Nesselkapseln von gefressenen Cnidarien stammen. C. H. Martin, der diese Behauptung aufstellte, suchte den Beweis für seine Behauptung zu bringen, indem er *Microstomum* mit lebend gefärbten Hydren zusammenbrachte. Er fand dann gefärbte Nesselkapseln im Körper von *Microstomum* vor. Ferner beobachtete er, daß sich im Körper von *Microstomum* verschiedenartige Nesselkapseln vorfanden, wenn er sie mit verschiedenen Cnidarienarten zusammenbrachte. Er hatte damit also bewiesen, daß Nesselkapseln von Cnidarien in den Körper von *Micro-*

stomum gelangen können. Um die Frage aber völlig zu entscheiden, suchte er nesselkapselfreie Microstomen aus dem Ei zu züchten, was ihm nicht gelang. Ich versuchte die Frage auf einfachere Weise zu lösen, indem ich einige nesselkapselhaltige Microstomen isolierte und sie weiter zu züchten suchte, ohne ihnen Cnidariennahrung zuzukommen zu lassen. Nach einigen mißlungenen Versuchen gelang es mir, eine Microstomenzucht herzustellen. Die Tiere vermehrten sich durch Teilung sehr schnell, und schon nach einigen Wochen konnte ich nesselkapselfreie Microstomen vorfinden. Diese konnte ich wiederum mit Nesselkapseln infizieren, indem ich ihnen Hydren zur Nahrung gab, und so konnte ich nach Belieben nesselkapselfreie und nesselkapselhaltige Tiere züchten. Damit ist es wohl unzweifelhaft entschieden, daß die Nesselkapseln von Microstomum von gefressenen Hydren stammen.

Besonders interessierte mich nun das Schicksal der gefressenen Nesselzellen. Wie Martin bereits angibt, findet man die Nesselkapseln später im Microstomumkörper in Vakuolen vor. Diese Vakuolen halte ich für das Überbleibsel der eigentlichen Nesselzelle. Allerdings steht hiermit die Angabe Martins im Widerspruch, daß sich manchmal mehrere Nesselkapseln in einer Vakuole finden. Ich habe indessen niemals mehrere Nesselkapseln in einer Vakuole gesehen. Manchmal konnte ich auch Andeutungen von einem Cnidocil bemerken, das aber in allen Fällen rudimentär zu bleiben scheint. Bedeutungsvoll für die Beurteilung der Nesselzellen ist, daß sie auch hier imstande sind, sich zu entladen; und zwar findet eine Entladung statt, sobald die Kapseln von dem umgebenden Gewebe frei werden. Man kann dies sehr schön an einem absterbenden Microstomum beobachten. Die Nesselkapseln sind die ersten Elemente, die frei werden und mit einer gewissen Kraft aus dem Körper hervorschießen, die hier noch größer als bei Hydra zu sein scheint. Dieses Hervorschießen wird vermutlich dadurch hervorgerufen, daß sich die Kapsel hier in einer Flüssigkeit befindet, die durch die umgebende Vakuolenwand zusammengehalten wird. Übrigens trifft man auch im Microstomenkörper häufig unreife Nesselkapseln an, die sich durch kein Mittel zur Entladung bringen lassen. Ich stelle mir also die Übertragung der Nesselzellen in den Microstomumkörper folgendermaßen vor: Nur die unreifen Nesselzellen gelangen durch die Darmwand. Die Zellen behalten aber die Fähigkeit, den Kapseln Stoffe zuzuführen, so daß diese nachreifen können. Zugleich wandern auch hier die Nesselzellen in das Ektoderm. Allmählich scheint dann die umgebende Zelle zu verkümmern; jedenfalls nimmt sie hier nicht die hochdifferenzierte Gestalt wie bei den Cnidarien an. Es bleibt gewöhnlich nur eine dünne Wand, die im Innern Flüssigkeit und manchmal auch noch einen mit Plasmaresten umgebenen Kern enthält. Ich möchte ausdrücklich feststellen, daß ich diese Auffassung nicht als eine bewiesene Tatsache angesehen haben will, sondern lediglich auf einen Weg hinweisen möchte, von dem spätere Untersuchungen feststellen mögen, ob er gangbar ist. Wie weit die oben beschriebene Vorstellung

richtig ist, ändert jedoch nichts an der Tatsache, daß die Nesselkapsel sich hier, sobald sie frei wird, ohne Beihilfe eines hochdifferenzierten Cnidoblasten entlädt.

### Zusammenfassung.

Die Nesselzellen entstehen an bestimmten Bildungsstätten im Ektoderm des Körpers zu mehreren aus Mutterzellen. Sie bilden in ihrem Innern die Nesselkapseln durch sekretorische Vorgänge, deren Einzelheiten noch nicht gänzlich geklärt sind. Allem Anscheine nach ordnet sich das Sekret zunächst in Form einer Kapsel an, in der sich dann das übrige Sekret ansammelt. Im Innern der Kapsel scheint sich dann aus dem Sekret der Nesselschlauch zu bilden. Über die Bildung der Differenzierungen des Cnidoblasten ist noch nichts bekannt. Wie weit der Kern bei der Bildung der Nesselkapseln beteiligt ist ist zweifelhaft, da sich widersprechende Angaben hierüber vorliegen.

Die Nesselzellen wandern von ihren Bildungsstätten zu den Verbrauchsstätten. Die Art der Wanderung scheint bei den verschiedenen Arten in verschiedener Weise vor sich zu gehen. Aktive Wanderung durch Lobopodienbildung ist beobachtet worden, jedoch scheint die Wanderung auch teilweise passiv zu erfolgen. Die Frage, in welche Beziehung die Nesselzellen zum Organismus treten und wie weit sie physiologisch selbständig sind, ist daher vom allgemein zoologischen Standpunkt äußerst interessant und bedarf weiterer Untersuchung. Hiermit berührt sich auch die Frage, welche Lage die Nesselzellen an ihrem Verbrauchsort, im Verhältnis zu den Muskel-epithelzellen einnehmen. Die bis jetzt herrschende Ansicht, daß bei Hydra die Nesselzellen in den Ektodermzellen liegen, erscheint nach meinen Untersuchungen sehr unwahrscheinlich, und die Vorstellung, daß die Nesselzellen zwischen den Muskel-epithelzellen liegen, scheint mehr Berechtigung zu haben.

Die Nesselkapsel besteht aus einer inneren Kapsel, die sich in den im Ruhezustande handschuhfingerförmig eingestülpten Schlauch fortsetzt, und einer äußeren allseitig geschlossenen Kapsel, die die innere umgibt. Der Cnidoblast besitzt die Form eines Schlauches, der sich nach unten zu verengt. Daß er besondere Muskelfasern enthält, ist noch nicht genügend bewiesen, da es sich bei den Gebilden, die als Muskelfasern beschrieben werden, auch um Kunstprodukte handeln kann, und dieselben an frischen Objekten vermißt wurden. Das Cnidocil besteht nach meiner Beobachtung aus drei Stäbchen, eine Beobachtung, die mit den Angaben der meisten übrigen Autoren im Widerspruch steht und daher noch einer Bestätigung von anderer Seite bedarf. Der Inhalt der Nesselkapsel ist nicht gallertartig, sondern flüssig.

Die Entladung der Nesselkapseln scheint dadurch bedingt zu sein, daß die Kapseln frei werden. Gewisse Beobachtungen am lebenden Tiere sprechen dafür, daß die Nesselkapseln durch Zerstörung des dreiteiligen Cnidocils, das eine Sicherung darstellt, ihre Freiheit erhalten. Wie weit diese Vorstellung auf sicherer Basis beruht, hängt davon ab,

ob es gelingt, bei anderen Cnidarienarten ähnliche Sicherungen aufzufinden. Jedenfalls ergab die Beobachtung einer beutefangenden Hydra, daß das Cnidocil nicht als reizpercipierender Apparat dient. Es ist daher äußerst unwahrscheinlich, daß die Entladung durch Muskeln bewirkt wird. Ebenso ergab die Untersuchung, daß eine Entladung bei völliger Abwesenheit von Wasser erfolgen kann.

Das Festhaften der Beute an den Cnidariententakeln braucht nicht durchaus dadurch bedingt zu sein, daß die Kapseln selbst Verbindungsglieder zwischen Beute und Tentakeln darstellen; es kann ebenfalls als Verklebung von Tentakel und Beute vermittelt des Sekretes der Nesselkapseln angesehen werden. Diese letztere Vorstellung steht nicht wie die erstere damit in Widerspruch, daß die Nesselkapseln bei der Entladung meistens aus dem Gewebe ausgestoßen werden; auch ist sie besser damit in Einklang zu bringen, daß die Beute beim Verschlingen sich wieder von den Tentakeln lösen muß.

Die Nesselzellen können auch in fremde Organismen übertreten. Die Nesselzellen der Aeliden und von *Microstomum* stammen von Cnidarien. Die Tatsache, daß auch hier eine Entladung stattfindet, sobald die Kapsel frei wird, ohne Mitwirkung irgend welcher besonderer Nesselzellstrukturen bestätigt die oben gegebene Erklärung des Entladungsvorganges.

### Literaturverzeichnis.

1835. **Ehrenberg**, Abhandlung Akad. Wiss. Berlin, den 21. Mai.  
**Wagner**, Wiegmanns Archiv. 1835 II. pag. 215.  
**Corda**, Anatome Hydrae Fuscae.
1841. **Erdl, P.** Ueber Organisation der Fangarme der Polypen im Archiv Anat. Physiol. 1841. (Muellers Archiv.)  
**Wagner, R.** Ueber mutmassliche Nesselorgane d. Medusen. Archiv Naturg. Jg. 1841. Bd. 1.
1845. **Dujardin, F.** Mémoires sur le développement des Méduses et des Polypes. Ann. des sc. nat. Zool. 3. Sér. T. IV.
1847. **Quatrefages, A.** Mémoires sur les Edwardsies. Ann. des sc. nat. Zool. XVIII. II. Série.
1848. **Siebold, Th. v.** Vergleichende Anatomie.  
**Frey, H.** Bedeckungen der wirbellosen Tiere.
1851. **Hollard.** Monographie anat. du genre Actinia. Ann. ges sc. nat. Zool. XV.
1853. **Leuckart, R.** Zool. Untersuchungen I. Die Siphonophoren.
1854. **Leydig, F.** Bemerkungen über den Bau von Hydra. Müllers Archiv. Jg. 1854. (Arch. Anat. Physiol.)
1858. **Gräffe.** Beobachtungen über Radiaten und Würmer in Nizza. Denkschrift d. schweiz. naturforschend. Gesellschaft. Band XVII.

1860. **Claus, C.** *Physophora hydrostatica*. Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. X.  
**Gosse.** *Actinologia Britannica*.
1866. **Möbius, C.** Ueber den Bau und Mechanismus der Nesselkapseln. Abt. d. naturwissenschaftlichen Vereins zu Hamburg.
1871. **Schulze, F. E.** *Cordyloph. lacustris*.  
**Allmann, G.** A Monograph of Gymnoblatic Hydroids.
1872. **Kleinenberg.** *Hydra*.  
**Schulze, F. E.** *Syncoryne Sarsii*.  
**Eimer.** Nesselzellen bei Seeschwämmen. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. VIII.
1878. **Hertwig, O. R.** Nervensystem u. Sinnesorgane d. Medusen.  
**Claus.** *Halistemma tergestinum* Arb. a. d. Zool. Inst. Wien.
1879. **Ciamician.** Ueber den feineren Bau und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum*. Zschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.
1882. **Hamann, O.** Der Organismus der Hydroid-Polypen. I. u. II. Jena. Zschr. f. Naturw. Vol. 15.  
**Jickeli, C.** Ueber den histol. Bau von *Eudendrium racemosum* und *Hydra*. II. Bau d. Hydroidpolypen. Morphol. Jahrb. Vol. 8.
1884. **Bedot.** Sur l'organ central etc. des Velelles. Recueil zool. suisse. T. I.
1886. **Korotneff, A.** Zur Histol. d. Siphonophora. Mitteil. a. d. Zool. Inst. Neapel Bd. IX.
1888. **Bedot.** Recherches sur les cellules urticantes. Recueil zool. suisse. T. IV.
1890. **Schneider, K. C.** Histologie von *Hydra fusca*.
1891. **Chun.** *Stephanophyes superba*. Abhandlung d. Senkenberg. Nat.-Ges.
1892. **Schneider.** Histolog. Funde bei Coelenteraten. Jen. Zschr. Bd. 27.
1893. **Chun.** Monophyiden. Abhandlung d. Senkenb. Naturf. Ges.
1894. **Murbach.** Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und der Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden. Arch. Naturgesch. Bd. 60.
1895. **Grenacher, H.** Ueber die Nesselkapseln von *Hydra*. Zool. Anz. Bd. 27.
1896. **Iwanzoff, N.** Ueber den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. Bull. Soc. Nat. Moscou, Vol. X.
1900. **Schneider, K. C.** Mitteil. über Siphonophoren. Arb. Zool. Institut Wien, Bd. 12.
1909. **Hadzi.** Über die Nesselzellwanderung der Hydroidpolypen. Arb. Zool. Inst. Wien 1909.  
**Hadzi.** Über das Nervensystem von *Hydra*. Arb. Zool. Inst. Wien 1909.

- Will.** Über d. Vork. kontrakt. Elemente in d. Nesselzellen. Sitzber. u. Abt. naturf. Ges. Rostock N. F. Bd. 1. 1909.
- Will.** Die Klebkapseln der Actinien. 1909.
1910. **Moroff. Th.** Entw. d. Nesselzellen bei Anemonia. Arch. für Zellforschung 1909/10.
- Toppe.** Über die Wirkungsw. d. Nesselk. d. Hydra. Zool. Anz. Jg. 33.
1911. **Will.** Die sekretorischen Vorgänge bei der Nessel-Kapselbildung der Coelenteraten. Sitz.-Ber.-Abt. nat. Ges. Rostock. N. F. Bd. 2.

---

## Über einige Spinnen aus Travancore in Indien.

Von

**Embrik Strand.**

---

Durch das Zoologische Museum in München (Geheimrat R. Hertwig) erhielt ich zur Bearbeitung eine kleine Sammlung Spinnen aus Travancore in Indien, die von Mr. Padmanabha Pillai gesammelt waren, und jetzt Eigentum des Museums in Hull sind (geschenkt von Sir Strickland). Zu der Sammlung gehörten auch eine Anzahl Notizen bezw. Briefe und Figuren; erstere waren teils rein descriptiv, teils behandelten sie biologische Beobachtungen, von denen nach Ansicht des Sammlers bezw. Stricklands besonders wertvoll sei, daß „a large number of spiders have the faculty of changing their eyes' colours at will.“ — Leider war die Erhaltung der Sammlung größtenteils nicht gut, weshalb eine ganze Anzahl Exemplare als unbestimmbar oder wenigstens spezifisch unbestimmbar hier unberücksichtigt gelassen werden müssen, außerdem mußte ich die Bearbeitung, ehe sie noch zu Ende geführt war, unterbrechen. Das Nennenswerte aus den Ergebnissen dieser Bearbeitung wäre etwa folgendes.

*Argiope* sp.

Eine fragliche Form. — Mit *A. taprobanica* Th. jedenfalls nahe verwandt, aber Adbomen ist oben dunkel mit 3 hellen, etwa gleichbreiten, scharf markierten Querbänden, die sich ähnlich wie bei *undulata* Th. verhalten. Die eine Epigynengrube zeigt die der *tapro-*

## Erklärung der Abbildungen

zur Arbeit **Jacobsohn.**

### Tafel I.

**Fig. 1.** Aufsicht auf einen Tentakel von *Hydra vulgaris*. Färbung Methylenblau. Vergrößerung 500.

**Fig. 2.** Optischer Schnitt durch die Tentakelwand einer *Hydra oligactis* im wenig ausgestreckten Zustande. Färbung Methylenblau. Vergrößerung 500.

**Fig. 3.** Optischer Schnitt durch die Tentakelwand einer *Hydra oligactis* im halbausgestreckten Zustand. Färbung Methylenblau. Vergrößerung 500.

**Fig. 4, 5, 6.** Querschnitte durch die Tentakelwand einer *Hydra oligactis*. Färbung Wasserblau - Eosin. Vergrößerung 500.

**Fig. 7.** Optischer Schnitt durch die Tentakelwand einer *Hydra oligactis* im ganz ausgestreckten Zustande. Färbung Methylenblau. Vergrößerung 500.

**Fig. 8, 9, 10.** Schnitte durch die Tentakelwand von *Hydra vulgaris* (Längsschnitte) in verschiedenen Kontraktionszuständen. Färbung Wasserblau-Eosin. Vergrößerung 500.

**Fig. 11, 12.** Längsschnitte durch die Wand des Mauerblattes von *Hydra vulgaris* (nur das Ektoderm bis zur Stützlamelle ist dargestellt). Färbung Wasserblau-Eosin. Vergrößerung 500.

**Fig. 13.** Querschnitte durch die Wand des Mauerblattes von *Hydra oligactis*. Färbung Wasserblau-Eosin. Vergrößerung 500.

### Tafel II.

**Fig. 14, 15.** Querschnitt durch die Wand des Mauerblattes von *Hydra oligactis*. Färbung Wasserblau-Eosin. Vergrößerung 500.

**Fig. 16a.** Aufsicht auf einen Hydrantentakel *Hydra olig.* (Stück aus der oberen Tentakelgegend). Färbung Orcein-Wasserblau. Vergrößerung 500.

**Fig. 16b.** Aufsicht auf einen Hydrantentakel *Hydra oligactis* (Stück aus der unteren Tentakelgegend). Färbung

Orcein-Wasserblau. Vergrößerung 500.

**Fig. 16c.** Aufsicht auf den Hydrankörper (Stück aus dem Mauerblatt einer *Hydra oligactis*). Färbung Orcein-Wasserblau. Vergrößerung 500.

**Fig. 16d.** Aufsicht auf den Hydrankörper (Stück aus dem Stiel einer *Hydra oligactis*). Färbung Orcein-Wasserblau. Vergrößerung 500.

**Fig. 17a, b, c.** Schematische Darstellung zur Erklärung des Entladungsvorganges: a) Zelle deren Cnidocil noch nicht vollkommen entwickelt ist; b) entwickelte Nesselzelle; c) entladene Nesselzelle.

**Fig. 18.** Entladungsöffnung. Ansicht von oben. Färbung *intra vitam* Methylenblau. Vergrößerung 2000.

**Fig. 19.** Unreife Nesselzelle *Hydra vulgaris*. Färbung *intra vitam* Methylenblau. Vergrößerung 2000.

**Fig. 20a, b, c.** Reife Nesselzellen *Hydra vulgaris* von verschiedenen Seiten gesehen (große ovale Form). Färbung *intra vitam* Methylenblau. Vergrößerung 2000.

### Tafel III.

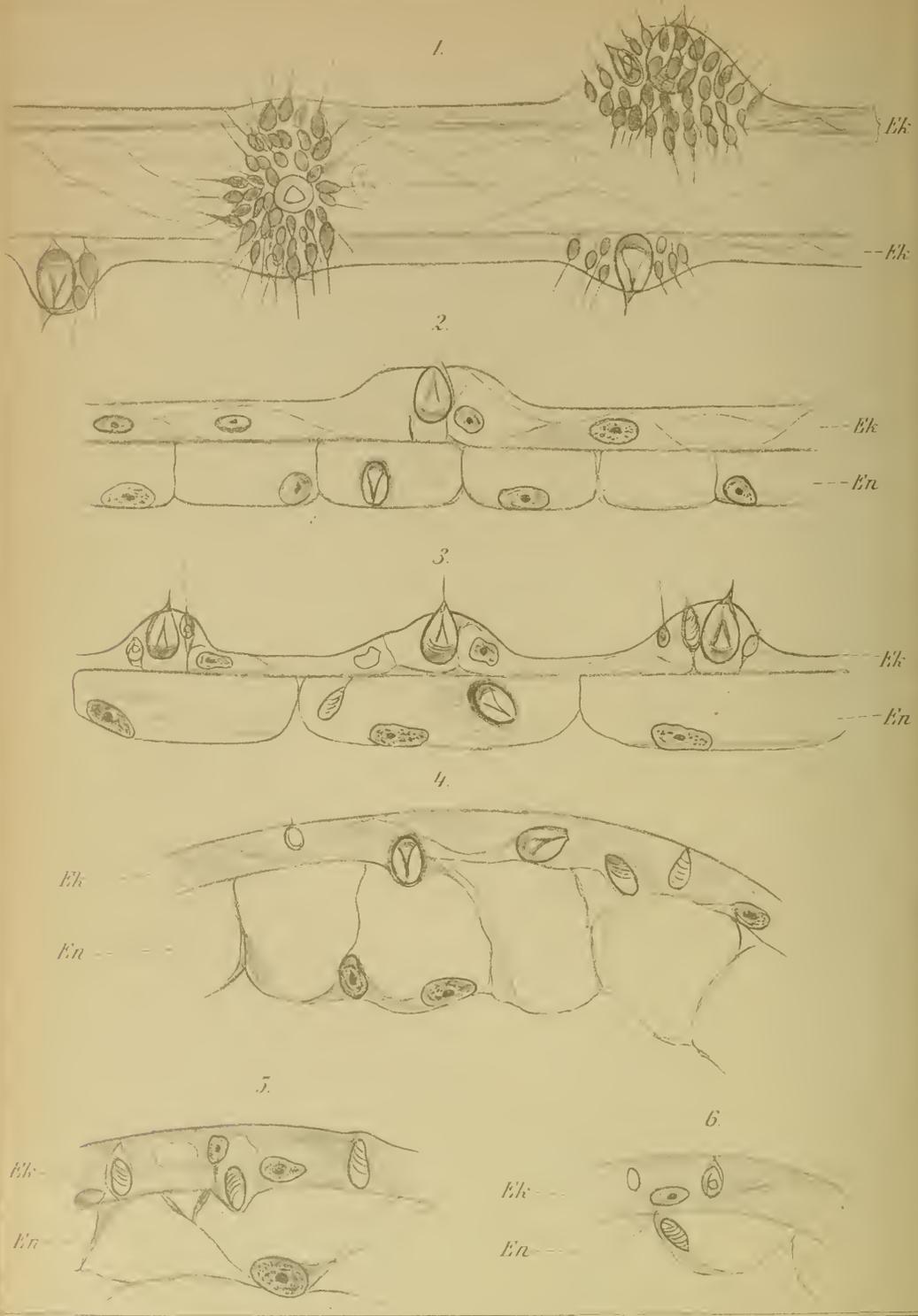
**Fig. 21.** Entladungsöffnung. Ansicht schräg von oben. Färbung *intra vitam* Methylenblau. Vergrößer. 2000

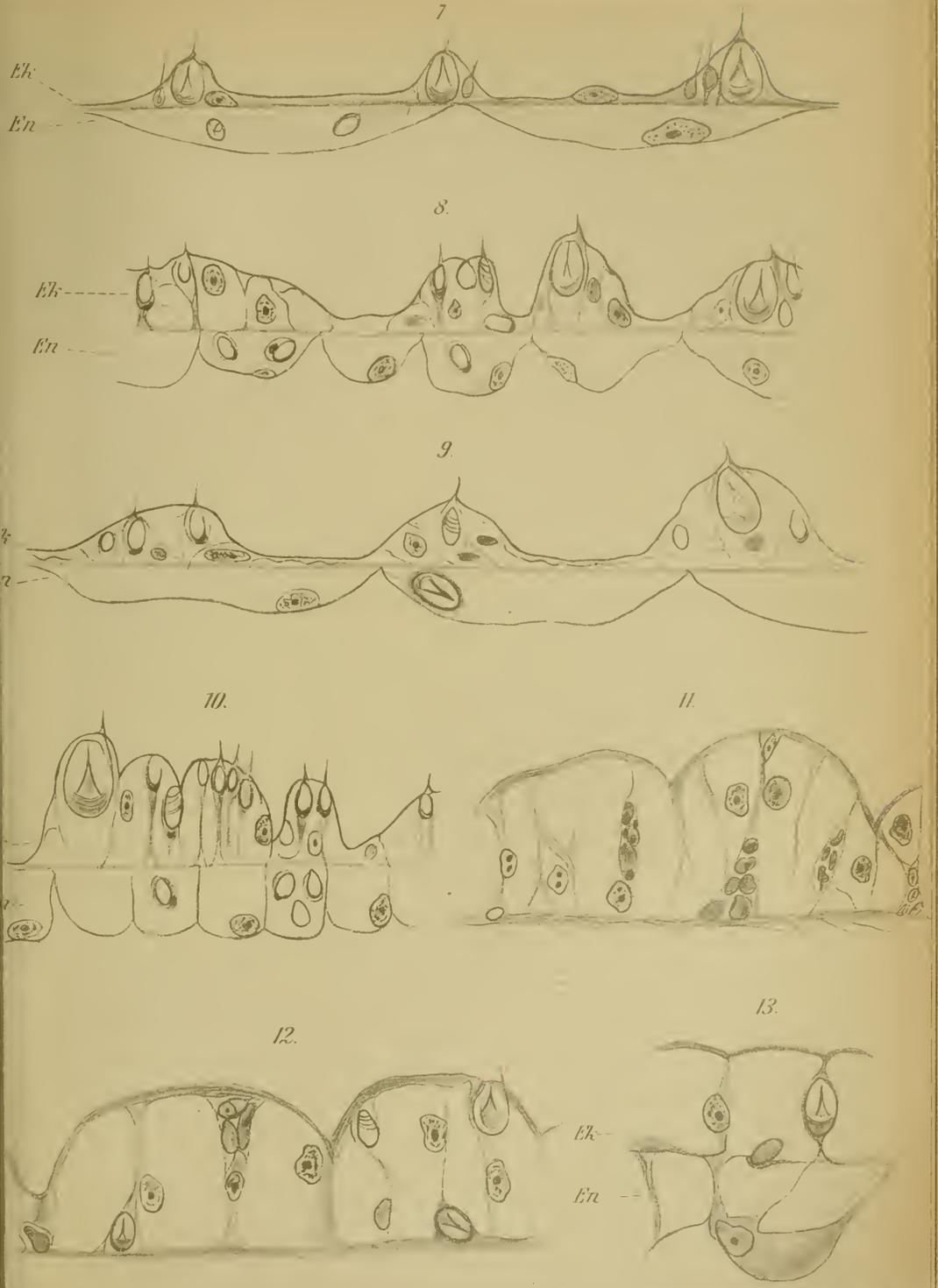
**Fig. 22a, b.** Kleine birnförmige Nesselzellen von *Hydra vulgaris* von verschiedenen Seiten. Färbung *intra vitam* Methylenblau. Vergrößer. 2000.

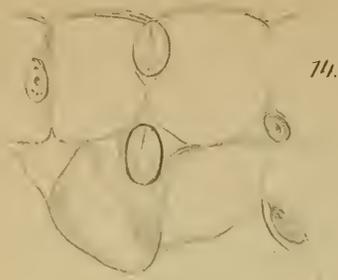
**Fig. 23a, b, c.** Große zylindrische Nesselzellen von *Hydra vulgaris* von verschiedenen Seiten. Färbung *intra vitam* Methylenblau. Vergrößer. 2000.

**Fig. 24.** Entladene Nesselzelle. (Große ovale Form *Hydra vulg.*). Färbung *intra vitam* Methylenblau. Vergrößerung 2000.

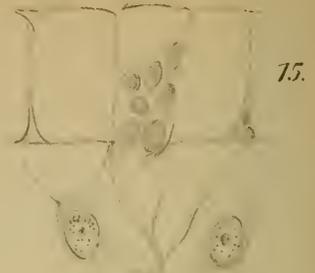
**Fig. 25.** Entladene Nesselzelle. (Große ovale Form *Hydra vulg.*). Färbung *intra vitam* Methylenblau. Vergrößerung 2000.



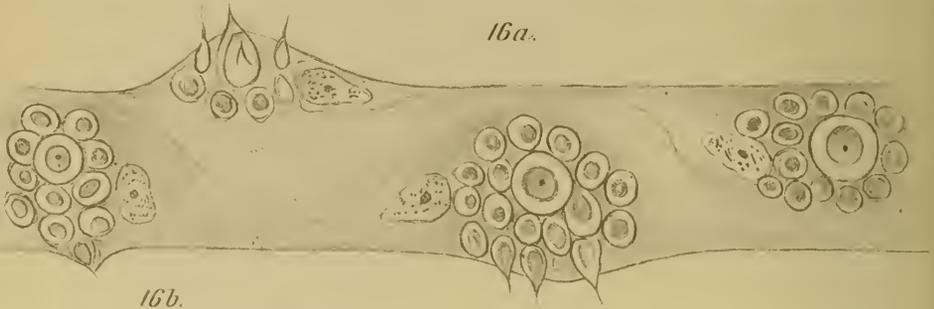




74.



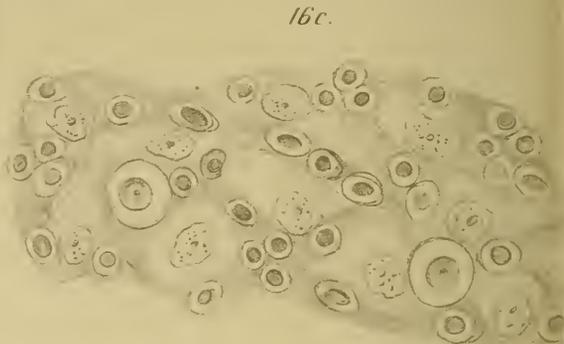
75.



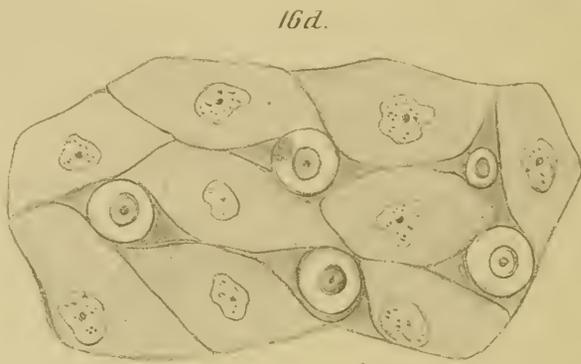
16a.



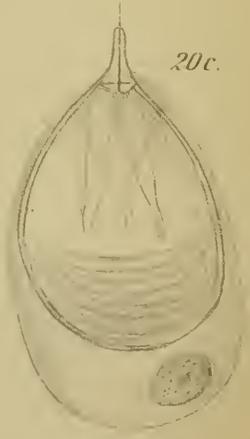
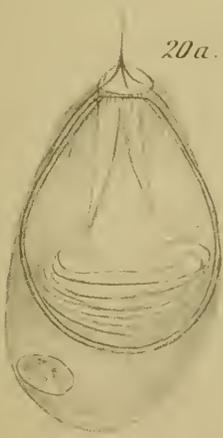
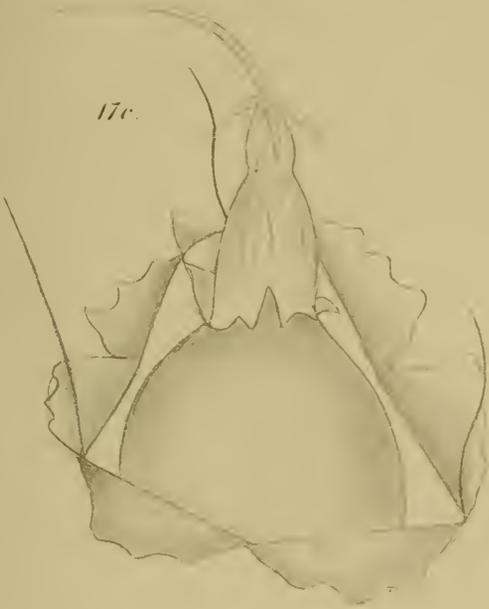
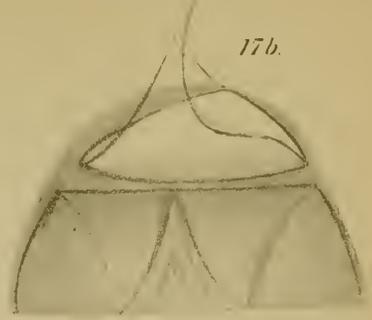
16b.



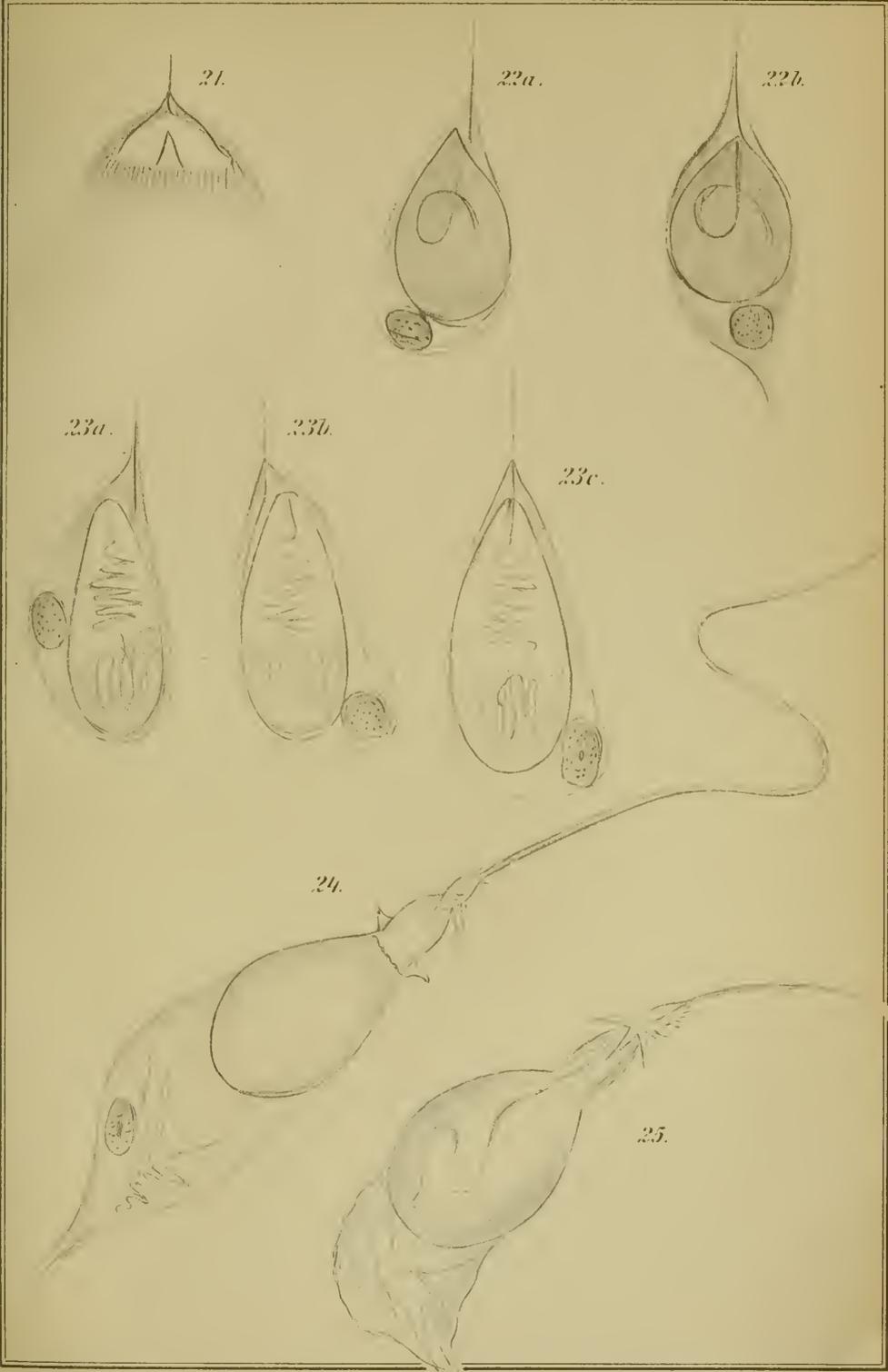
16c.



16d.







A. Jacobssohn, d. 1912

Verlag von J. Neumann, Neudamm

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [78A\\_8](#)

Autor(en)/Author(s): Jacobsohn Albert

Artikel/Article: [Die Nesselzellen. 111-144](#)